

# Evolusjon - utvikling av liv og artene på jorda

©Halvor Aarnes 2003. S.E. & O. Sist oppdatert 05-02-2006

## Innholdsfortegnelse

Biogeografi .....	9
Arter og klassifikasjonssystem .....	10
Geologisk tidsskala .....	14
Fossiler.....	16
Datering .....	17
Platetektonikk og kontinentaldrift .....	19
Evolusjon av planteriket .....	21
Blader utvikles fra mikrofyll til makrofyll.....	22
Tørketålende hud med gassutveksling .....	22
Transportsystem og styrkevev .....	23
Reproduksjon på land.....	23
Generasjonsveksling mellom sporofytt og gametofytt.....	24
Homospore planter .....	24
Heterospore planter .....	25
Mosene - de første landplanter .....	25
Ekte moser ( <i>Bryophyta</i> ) .....	26
Levermoser ( <i>Hepatophyta</i> ) .....	26
Nålkapselmoser ( <i>Anthocerophyta</i> ) .....	27
Karsporeplanter - frøløse vaskulære planter ( <i>Pteridophyta</i> ).....	27
Psilofytter ( <i>Psilophyta</i> ).....	28
Sneller ( <i>Equisetopsida</i> ) (l. <i>equus</i> - hest; <i>seta</i> - bust, kort stivt hårstrå).....	28
Kråkefotplanter/lykofytter ( <i>Lycophyta</i> ) (gr. <i>lycos</i> - ulv; <i>pous</i> - fot) .....	28
Frøplantene ( <i>Spermatophyta</i> ) .....	29
Bartrær ( <i>Coniferophyta</i> ) .....	30
Konglepalmer/cycadeer ( <i>Cycadophyta</i> ) .....	31
Ginkofytter ( <i>Ginkgophyta</i> ) .....	31
Gnetofytter ( <i>Gnetophyta</i> ) .....	32
Blomsterplanter ( <i>Magnoliophyta</i> ).....	32
Planter i jordas oldtid (Palaeozoikum) Silur- Devon - Karbon - Perm.....	33
Plantene i jordas mellomtid (Mesozoikum) i Trias - Jura - Kritt .....	36
Plantene i Cenozoikum .....	38

Evolusjon av dyreriket .....	40
Prekambrium.....	40
Paleozoikum - Oldtid (Kambrium, Ordovicium, Silur, Devon, Karbon og Perm).....	40
Kambrium - adaptive radiasjon av den marine fauna (544-495 mill.år) .....	40
Ordovicium (495-443 mill. år) .....	41
Silur (443 - 417 mill. år) .....	42
Devon (417 - 354 mill. år) .....	43
Tetrapoder og dyreliv på land .....	45
Karbon (354 - 290 mill. år) .....	53
Perm (290 - 251 mill. år) .....	53
Mesozoikum - Mellomtid (Trias, Jura, Kritt) .....	54
Trias (251 -206 mill. år) .....	54
Jura (206 - 142 mill. år) .....	55
Kritt (142 - 65 mill. år) .....	56
Cenozoikum - Nytid (Tertiær, Kvartær).....	57
Tertiær (65 - 1.8 mill. år) .....	58
Paleocen (65-56), Eocen (56-34) og Oligocen (34-24).....	58
Neogen (Miocen (24-5.3), Pliocen (5.3-1.8), Pleistocen 1.8-)) .....	59
Utvikling av hesten - fra <i>Hyracotherium</i> til <i>Equus</i> .....	60
Utvikling av hval og sjøpattedyr .....	61
Kvartær .....	62
Pleistocen og Holocen.....	62
Masseutryddelse (ekstinksjon) - fem store .....	62
Primatene og evolusjon av mennesket.....	64
Tenner.....	72
Seksuell seleksjon og reproduksjon.....	73
Jordas tilblivelse .....	74
Gener og evolusjon.....	81
Migrasjon, seleksjon og genetisk drift.....	86
DNA-markørsystemer .....	87
Menneskepopulasjonen, evolusjon og mat.....	88
Sosialdarwinisme .....	90

## Innledning

Utvikling av livsformene er preget av stort mangfold av nålevende og utryddete arter. Evolusjon og naturlig utvalg gir en forklaring på artsmangfoldet på jorda, og er et biologisk grunnprinsipp (aksiom) som forklarer artenes utvikling og tilpasning til

leveområde, samt fordeling av organismene. Evolusjon (utvikling) er selve fundamentet i all biologi, læren om livet. Den naturlige seleksjonen virker på individet, men evolusjonen gir endring i populasjonen. Artene konkurrerer konstant med andre arter i den samme økologiske nisjen og adapterer seg til endringer i det biotiske og abiotiske miljøet. Bestander av predatorer og byttedyr utvikler seg samtidig. Det samme gjelder blomsterplanter og tilhørende pollinerende dyr (insekter, fugl, smågangere, flaggermus). Arter utrykkes kontinuerlig under evolusjonen. Mange dyr blir større under evolusjonen, men i en tropisk regnskog finnes arter med alle kroppsstørrelser, og i tørre områder kan kroppsstørrelsen minke. Store bjørner har mindre forhold overflate/volum enn små bjørner, noe som betyr at store bjørner selekteres i kalde perioder, mens små bjørner selekteres i varme perioder. Antall arter øker fra polområdene mot ekvator. Kampen for tilværelsen og den sterkeste overlever er ikke alltid dekkene for evolusjonsprosessen. F.eks. vil den som spiser mest effektivt få mest avkom. Hos slanger har evolusjon av bevegelige kjevebein i overkjeven gjort at de kan sluke et bytte som er større enn dens eget hode.

Seleksjonen virker bare på eksisterende variasjon, og må basere seg på tidligere kroppsanatomi. Ofte gir evolusjonen kompromisser. En sel med luffer beveger seg klumpete på land, men er størmlinjeformet tilpasset et liv i vann. Før Linné hadde artene lange polynomnavn og lite enhetlige trivialnavn. Samme arten kunne ha flere forskjellige navn. Latin var datidens *lingua franca*, slik engelsk er det i dag. Den binomiale navnsettingen av artene med et slektsnavn og et artsepitetnavn utviklet av Linné i *Species Plantarum* fra 1753 gjorde identifiseringen av artene mye enklere. Hver art har i tillegg til navnet en latinsk beskrivelse, og typearten (holotypen) som danner grunnlag for den opprinnelige beskrivelsen av arten finnes i et museum.

Intil begynnelsen av 1800-tallet var man oppmerksom på at liv var utviklet i en evolusjon, men det var Darwin og Wallace som kunne forklare mekanismen bak evolusjonen. Grunnlaget for evolusjon er variasjon blant individene i en populasjon og at variasjonen er arvbar, med nye variasjoner i hver generasjon. Det produseres mer avkom enn det som er nødvendig for å erstatte foreldrene. Konkurransen om begrensede ressurser og "kamp for tilværelsen" gjør at alt avkom ikke kan opprettholde livet. Noen variasjoner er bedre tilpasset til å overleve sammenlignet med andre, og bare noen få individer overlever og reproducerer seg. Dette gir naturlig seleksjon av individene som er best tilpasset (adaptert) til miljøet, og reproduktiv suksess. Hvis begge ytterlighetene av en populasjon selekteres vekk virker dette som stabiliserende seleksjon. Noen ganger kan ytterlighetene i en populasjon få en selektiv fordel, f.eks. meget små nebb eller meget store nebb hos fugl, noe som kan gi en todeling av populasjonen.

Naturlig utvalg ga en elegant og revolusjonerende forklaring på utvikling av alt liv på jorda. Over geologiske tidsperioder vil evolusjon og naturlig utvalg gi store forandringer. Artenes overlevelse avhenger av individenes evne til å skaffe seg mat, forvandle energi, finne ly og tilpasse seg omgivelsene, finne partnere og reproducere seg, sikre avkommets oppvekst, samt beskytte seg mot sykdom og predatorer. Det dreier seg om å overleve og ha evolusjonær suksess. Evolusjonen er en stokastisk prosess med tilfeldigheter og ikke deterministisk. Evolusjonen er ikke retningsbestemt og det har ikke vært noe mål å lage mennesker. En egenskap som gir fordeler i et miljø øker i frekvens over tid. Seleksjonen skjer ikke på individnivå, men det er egenskapen som selekteres. Hvert trinn i utviklingen har et selektivt

fortrinn i forhold til det foregående. Evolusjon og naturlig utvalg skjer hver dag. Vi kan se den i kampen om mat på fuglebrettet, eller i rovdyrenes kamp med å fange bytte på savannene, eller i bakterier som selekteres i å tåle antibiotika. Antibiotika brukes i store mengder i husdyrhold og fiskeoppdrett, og hos mennesker. Resultatet av evolusjonsprosessen er meticillinresistente gule stafylokokker. Bevisene for en evolusjonsprosess er fullstendig massive, ethvert normalt tenkende intelligent menneske forstår dette.

Darwin utviklet også en likevektsmodell for artsmangfold, hvor det er samme antall arter over lange tidsrom. Tidligere trodde man at en gud hadde skapt et bestemt antall arter og at utryddelse ikke fantes. Naturlig seleksjon er materialistisk, skjer uten hensikt og inngripen fra den designer-gud. Organismenes struktur er ikke laget av en skaper. Evolusjon er overlevelse av de best tilpassete, og evolusjonens mål er ikke å lage mennesker.

Arter forsvinner og nye arter blir dannet, men med hvilken hastighet? Årsaken til artsstabiliteten er ifølge Darwin naturlig seleksjon pga. konkurranse. I de moderne fossilrekkene er det et tilnærmet konstant antall arter, men på Darwins tid hadde man ikke samme kunnskap om artsvariasjonen blant fossilene. Darwin antok at det var en fysisk begrensning for antall arter på et område. Når det dannes nye arter vil gamle arter bli utkonkurrert slik at det blir samme antall arter over lange tidsrom. Hastigheten for ekstinksjon (utryddelse) og nydannelse av arter avhenger av artsmangfoldet og det finnes et likevektsantall arter i et økosystem. Er et økosystem under likevektsantallet kan er det plass for nye arter, er man over likevektsantallet vil arter forsvinne.

Mennesket har med kunstig kryssing og seleksjon skapt en rekke nye sorter og varieteter innen land- og hagebruk. Domestiseringen av dyr og planter viser hvor raskt evolusjonen virker. Tamhunden (*Canis familiaris*) har ved kunstig seleksjon utviklet seg fra ulv (*Canis lupus*), og utvalget har gitt hunderaser som Grand Danois, Pekingneser, St. Bernards, bulldogg og dachs, og hadde man funnet fossiler av dem ville man ikke trodd det var samme art. Alle duerasene har utviklet seg fra klippedue (*Columba livia*). Hodekål, blomkål, spisskål, brokkoli og rosenkål er alle selektert fra kål (*Brassica oleracea*). Da skjønner man hva som kan skje når fire tusen millioner år stilles til disposisjon for evolusjonsprosessen.

Alle levende organismer er bygget opp av ikke-levende materiale, vesentlig karbon, hydrogen og oksygen, men også av andre makronæringsstoffer (nitrogen, fosfor, kalium, kalsium, magnesium, svovel) og mikronæringsstoffer bl.a. jern, kobber, zink, noe forskjellig hos dyr og planter.

Et individs utvikling fra egg til fullt utviklet stadium og død er en ontogeni, og et genetisk program koder for utviklingsprosessen. Vertebratene har lik embryoutvikling, segmenterte muskler, gjellespalter, rørformet hjerte delt i høyre og venstre side. Det er likheter i alt liv og livsprosesser, som viser at alt liv må ha et felles opphav. At den genetiske koden er universell viser evolusjon og at alle arter har samme opprinnelse. Tripletten koder for de samme 20 forskjellige L-aminosyrene som danner protein. Tripletten AAA i DNA og UUU i mRNA koder for aminosyren fenylalanin og er felles for alle dyr. Celledeling og reduksjonsdeling er omtrent like hos flercellede organismer. Alle organismene har omtrent samme

biokjemiske omsetningsveier: glykolyse, Krebszyklus, respirasjonskjede, beta-oksidasjon og oksidativ pentosefosfatvei. ATP er den kjemiske energi, og reduksjonskraft finnes som NAD(P)H. I fotosyntesen er Calvin-syklus en reversert reduktiv pentosefosfatvei, og noen fotosyntetiske bakterier kan reversere Krebszyklus for å assimilere karbondioksid. Symbiose mellom anaerobe grønne svovelbakterier og purpurbakterier dannet en bakterie som kunne produsere oksygen, samtidig som de hentet elektroner og protoner fra vann for å drive metabolismen. Oksygen som mottaker av elektroner og protoner gir en mye mer effektiv energiproduksjon enn den anaerobe respirasjonen. Ved sekvensiell endosymbiose ble bakterier tatt opp som ga opphav til mitokondrier. Mitokondrier med aerob respirasjon ga effektiv frigivelse av store mengder fri energi fra næringsmolekylene. Oksygen ga i tillegg et beskyttende ozonlag som beskyttet mot UV-stråling slik at livet også kunne utvikle seg på landjorda. Lav er sopp i symbiose med grønnalger eller blågrønnbakterier og lever på stein og jord i meget ugjestmilde områder. For 450 millioner år siden koloniserte plantene land, ofte i symbiose med sopp. Lavsyrene løser opp stein gir vekstforhold for moser. På land ble det utviklet støttestrukturer som kunne bære vekten av en organisme, som ikke lenger ble støttet av det omgivende vannet.

Alle slekter og arter har utviklet seg fra eldre grunnformer (fylogeni). Det er en sammenhengende linje fra dagens celler til de første cellene på jorda. Proteiner og DNA inneholder også en evolusjonshistorie. Rekkefølgen av nukleotider og de tilførende aminosyrene i cytokrom c som deltar i elektrontransporten viser at hval og flodhest atskilte seg seint i evolusjonsprosessen. Lignende studier kan gjøres av blodproteinene hemoglobin, og brukes som en **molekylær klokke**. Den molekylære klokken må imidlertid kalibreres mot en kjent tidsskala.

Menneskenes omfattende bruk av antibiotika og den samtidige utviklingen av antibiotikaresistente (antibiotikatolerante) bakterier viser evolusjonsprinsippet i praksis. Generasjonstiden for bakteriene er svært kort og antibiotika gir et seleksjonstrykk som gjør at det er de antibiotikatolerante bakteriene som vokser opp og formerer seg. Insekter og planter utvikler toleranse mot sprøytemidler i landbruket, på samme vis som malariaparasitten og hodelus blir resistente (tolerante) overfor de bekjempningsmidlene vi har utviklet.

Likhet som resultat av felles opphav kalles homologi. **Homologe strukturer** finnes hos to eller flere arter, avledet fra samme struktur i et felles opphav. F.eks. er forbein hos pattedyr, beina i vingene hos fugl og flaggermus, og beina i hvalveier homologe. Forlemmene hos pattedyrene er adaptert til å løpe, grave, gripe, fly eller svømme. Det er like bein og muskler hos pattedyrene, og hos alle blir overarmsbeinet (*humerus*) etterfulgt av spolebeinet (*radius*) og albuebeinet (*ulna*) og nederst er håndroten (*carpus*) med varierende antall håndrotsbein, og forholdet mellom armbeina utvikles avhengig hvilken form for bevegelse de skal utføre. Strukturer eller former som tilsynelatende er homologe, men ikke er det kalles **homoplasi**. Homoplasi kan skyldes **konvergens** (parallelisme) eller reversering (tap av avledete karakterer eller reetablering av opprinnelig form). Konvergens vil si uavhengig evolusjon av like egenskaper i to eller flere utviklingslinjer. Eksempler på homoplasi med konvergent utvikling er strømlinjeform hos hai, fisk og delfiner og pingviner, eller vinger hos fugl og sommerfugl. Med slyngtråder kan planter heve bladene uten å måtte investere i stengel eller stamme, og utnytter i stedet strukturen

til naboplantene. Slyngtrådene kan være modifisert blad, stengel, bladstilk eller stipuler (brakter/blad ved basis av bladstilk).

Blomsten hos flytebladplanten andemat (*Lemna*) har utviklet en redusert blomst uten blomsterdekkblad.

Morfologisk homologi antyder felles opphav, og med homologi menes her likheter som ikke har funksjonelle årsaker. **Analoge strukturer** betyr at de trengs for samme levemåte (funksjon) og derfor ser de like ut. Det skjer en uavhengig og parallell spesialisering som gir felles bygningstrekk. Strukturer som er like fordi de har samme funksjon kan ha utviklet seg uavhengig av hverandre fra forskjellig opphav og startpunkt (konvergent evolusjon) f.eks. vinger hos fugl og insekter; strømlinjeformet kropp for bevegelse i vann hos fisk, fugl (pingviner), og pattedyr (hval, delfiner). Insektvingen har utviklet seg fra gjellevedheng hos akvatiske insekter, mens fuglevingen har utviklet seg fra forbein hos krypdyr. Torner fra hagtorn er en modifisert stengel, og torner fra kaktus er bladtorner, begge skal beskytte mot planteetere (herbivore) og er et annet eksempel på konvergent evolusjon. Kaktus fra Amerika og euphorbiaer fra Afrika har likt utseende og form pga. tilpasning til likt levemiljø, men de har forskjellig taksonomi og evolusjonshistorie.

Se på hånden din, og tell fingre fra lillefinger (1) til tommeltott (5). Hestebeinet utviklet seg slik at hesten ble stående på pekefingeren (3). Se på sporene etter elg, hjort, rådyr, gris eller ku. Klovene er finger 3 og 4, mens biklovene litt høyere opp på leggen er finger 1 og 4. Se på en hunde- eller revepote hvordan klørne tilsvarer våre negler. Sett avtrykk av hånden på en våt tavle så ser du tråputene nedenfor fingrene. Gå ned på fire og gå, du går akkurat som dyrene og setter hender og føtter akkurat som dem. Den måten vi svinger armene når vi går er akkurat den samme bevegelsen som når vi beveget oss på fire. Svinger vi arm og bein på samme side samtidig fram blir det passgang, det ser rart og komisk ut (benyttet av Trond Kirkvåg & Co.). Sammenlign hånden til en menneskeape med vår, du vil bli overbevist, og se hvor vakkert og imponerende det er.

Numbat/maurpungdyr (*Myrmecobius fasciatus*), maursluker (*Myrmecophaga jubata*), og skjelldyr/kinesisk pangolin (*Manis pentadactyla*) spiser alle termitter eller maur, og alle har fått lang snute, lang stikkende klebrig tunge, skarpe klor og reduserte tenner. Strømlinjeform hos fisk og delfin er nok et eksempel på konvergent evolusjon.

**Plesiomorfe strukturer** eller karakterer var tilstede i det opprinnelige opphavet og er nå tilstede i alle etterkommere etter dette opphavet. En **apomorfi** er en evolusjonær nyhet, og en apomorfi som kobler to eller flere utviklingslinjer kalles synapomorfi. En apomorfi med bare en utviklingslinje kalles autapomorfi. **Synapomorfier** er delte avledete egenskaper, strukturer eller karakterer, som finnes i to eller flere taxa, og som først viste seg i deres siste felles opphav/forfeder, mens plesiomorfe var altså delte opprinnelige karakterer. Delfiner som er uten hår er en avledet karakter hos pattedyr, men hår er opprinnelig hos pattedyr. Tre ørebein i midtøret representerer et dele mellom krypdyr og pattedyr. Alle pattedyr deler imidlertid den avledete opprinnelig karakteren med tre ørebein, og dette kan derfor ikke brukes til å skille de forskjellige taksa med pattedyr. Apomorfier i de vaskulære plantene (*Tracheophyta*) er bl.a. lignin i sekundær cellevegg i sklerenkym og xylem, langlevet sporofytt, sekundært floem, og endodermis.

Valg av taksonomiske karakterer er viktig. Nebbdyr legger egg og har nebb, men er ingen fugl. Fugler har fjær, men det fantes også krypdyr med fjær, og inne kladistikk danner dinosaurer, reptiler og fugl en klade, slanger og øgler danner en klade, og pattedyr danner en klade. Innen kladistikk legges det vekt på felles opphav, og man bruker avledete karakterer for å lage en **fylogeni** (kladogram), hvor hver grein gir en splitting i to eller flere grupper. Evolusjonær systematikk er fylogenetisk klassifisering som viser evolusjonær sammenheng i fylogenetiske trær med evolusjonær greining baserte på opprinnelige og avledete karakterer. Et kladogram bør ha færrest mulige evolusjonære forandring av karakterer (parsimoni). I en monofyletisk gruppe må alle artene ha minst en avledet karakter f.eks. Alle ryggstrengdyr som har rygggrad, unntatt lansettfisk; alle som har kjeve unntatt niøye; alle som har fire lemmer; alle som er amniote; alle som har brystmelk og pletter; alle som har motsatt tommel; alle primater som går på to bein, hvor vi ender med menneske. Nebbdyr legger egg, har nebb, men er ingen fugl. Sopp er evolusjonært nærmere dyr enn planter, slik at sopp og dyr deler felles opphav.

Man kan lage et mønster av likheten i aminosyresekvens i et protein. Fossiler gir evidens for nye arter. Tennene og kjevene sier noe om hva slags mat dyrene er tilpasset, bestemt av munnpartene. Kjøtteterere (karnivore) har skjæretenner, mest utviklet hos pattedyr. Flaggermus som suger nektar får lang snute og tennene reduseres. Rudimentære strukturer og ikke-funksjonelle deler degenereres og reduseres i størrelse. Eksempler på rudimentære strukturer hos mennesker er visdomstener, muskler til å bevege øret og reduserte og fusjonerte halebein. Appendiks hos mennesket er rudimenter fra den lange blindtarmen (caecum) hos herbivore pattedyr. Darwins ørelapp er en liten utvekst på den øverste bakre kanten av menneskeøret, og tilsvarer spissen på øret hos andre pattedyr f.eks. hjortedyrene. Se deg selv i speilet. Hval og primitive slanger har rudimentære bakbein, som viser at deres forløpere gikk på fire bein. Pytonslangen har rester av baklemmer inne i kroppen. Den vingeløse fuglen kiwi har rester av vingebein. Gravende dyr eller dyr som lever i komplett mørke kan bli blinde og få rudimentære øyne. Involution (l. *involutus* - innrullet) er tilbakedannelse og skrumping av organer med redusert fysiologisk funksjon.

Innen fylogeni starter man med taksonomiske grupper (taxa), levende eller fossile. Valg av taxon omfatter alle gruppene man studerer og kalles en inngruppe. Et **taxon** (fl.t. taxa) er en taksonomisk enhet på ethvert trinn i hierarkiet. Mus og pattedyr er begge taxon, men på forskjellig hierarkisk nivå. For å finne en rot i evolusjonstreet velger man en eller flere utgrupper. En ideell utgruppe er nærmeste slektning eller søstergruppe som ikke har endret seg siden opprinnelsen og inneholder opprinnelige karakterer. Lengden av de evolusjonære greinene avhenger av antall apomorfe forandringer. Frukttypen, fruktvegg, embryosekkens utforming, blomsterbladens plassering antall og utforming, samt pollineringsmekanisme er eksempler på karakterer som kan brukes i fylogeni hos planter. Det kan være korrelasjon mellom karakterer, hvor forandring i en karakter gir forandring i andre. Nektar i blomstene dannes ved basis av kronbladene og lokker til seg insekter som sprer pollen som sikrer krysspollinering som øker variasjonen som evolusjonen kan virke på. Utvikling av kroppsstørrelse og munnpart på det pollinerende insekt, kolibri eller flaggermus skjer i koevolusjon med utvikling av blomstene, en spesialisering som kan ende med at bare en art kan pollinere blomsten. Noen insekter stjeler nektaren uten å bidra til pollinering.

Den opprinnelige klassifiseringen, innbyrdes slektskap, var basert på morfologiske karakterer. Klassifikasjonssystemet og evolusjonshistorien (fylogien) til artene har blitt noe endret basert på gensekvenser.

Ved hjelp av sekvensering av ribosomalt RNA kunne Woese i 1970 dele organismene i tre hovedgrupper: De ekte bakteriene, ekstremofile arkebakterier, og eukaryotene. Vi har bakterier på huden, i munn, nese, svelg og tykktarm, i alt flere hundre arter. Melkesyrebakterier hindrer at andre mer skadelige bakterier får infeksjonsmuligheter. Vi kan ikke overleve uten våre bakterier, men bakteriene overlever godt uten oss. De ekstremofile bakteriene kan leve i varme kilde, i sterk syre, på store havdyp og dypt inne i jorda i oljebønner. Noen tåler ekstrem radioaktiv stråling. Imidlertid kan noen bakterier og virus gjøre verten syk, og de blir spredd med hoste, nysing, oppkast, diaré eller de kan spres med et bevegelig insekt. Virus, som er cellulære parasitter, kan skjule seg i genomet.

Platon, grunnleggeren av Akademiet og den filosofiske skolen i Aten, redegjør i *Timaios* om tilblivelsen av verden, hvor det er en universell kraft som skaper orden, stabilitet, harmoni og maksimalt artsmangfold. Ifølge Platon var khora, perfekt uorden, i mosetning til en gud, skaperen Demiourgos (gr. *demiurgos* - håndverker) som bringer orden i et kaotisk protomateriale, og det var et kompromiss mellom orden og uorden. Platon klassifiserte det levende i himmellegemene, mennesker, fugler, landdyrene og vanndyrene. Metaforen *Livets tre* er et bilde på utvikling av liv, fylogenetisk slektskap og splitting av artslinjer, først introdusert av Aristoteles med *Scala naturae*, og seinere videreutviklet av Ernst Haeckel i 1866.

Lamarck presenterte sin teori for evolusjon i perioden 1815-1822, men hadde allerede i 1801 tanker om en evolusjonsprosess. Ifølge evolusjonslæren til Lamarck (Lamarchisme) kom strukturene fra et "indre ønske" i organismen, og strukturer ble ervervet som svar på behov, og disse ervervete egenskapene kunne således nedarves til seinere generasjoner. Et mye brukt eksempel for å vise forskjellen mellom Lamarchisme og Darwinisme er hvorfor sjiraffene har lang hals. Ifølge Lamarchismen hadde sjiraffene opprinnelig kort hals. Behovet for å kunne strekke seg for å kunne få tak i blader høyt oppe i trærne ga lenger og lenger hals og dette ble således nedarvet. Ifølge Darwinismen var det opprinnelig variasjon blant giraffene, noen med kort hals og noen med relativt lenger hals. Det naturlig utvalg (seleksjon) ga individer med forholdsvis lang hals en konkurransemessig fordel i forhold til de med kort hals i konkurranse om matressursene høyt oppe i vegetasjonen. De med lang hals hadde derfor mulighet til å få flere og mer livskraftig avkom. Seleksjonen ga etter hvert opphav til sjiraffer med lang hals, men blant de nålevende sjiraffene er det fremdeles variasjon i halslengden. Sjiraffen har syv halsvirvler som de andre pattedyrene, men genene som gir strekning av halsen er påskrudd i lenger tid sammenlignet med andre pattedyr. Et av problemene med Lamarchisme er at informasjon som ligger i somatiske celler ikke kan overføres til kjønnsceller, slik at det blir umulig å nedarve ervervede kunnskaper. Det vil alltid være variasjon blant en gruppe individer fra en art. Det blir produsert flere befruktete egg enn det som overlever og omgivelsene plukker ut de best tilpassete og spesielle egenskaper favoriseres ved seleksjonen. Det var Mendel som fant faktorene (genene) som ble nedarvet, gjenoppdaget i 1900 av deVries, Correns og Tschermack. Ronald A. Fisher og Sewall Wright viste at evolusjonen ikke virker på individuelle gener, men på en gruppe individer av samme art. Det vil skje en



evolusjon når den genetiske Hardy-Weinberg likevekten blir forstyrret og forskjøvet. Forskjellige uttrykk av et gen kalles alleler. Diploide individer kan bare ha to alleler for et gen, men i en populasjon finnes mange alleler for et gen. Hos diploide er mye av variasjonen skjult som recessive egenskaper. Seleksjonen kan fjerne ekstreme varianter, men det kan også skje at ekstremene i populasjonen blir selektert. Genlageret vil bli forandret fra en generasjon til den neste ved seleksjon, migrasjon og genetisk drift.

Alle organismer har gener som koder for proteiner og genene finnes i to eller flere alternative former innen en populasjon. Et allel kan ha større mulighet enn et annet til å bli ført videre i populasjonen hvis det koder for en egenskap som gir en selektiv fordel for individet. Ifølge Richard Dawkins er kroppen bare bærer for de "egoistiske" genene ("The Selfish Gene").

## Biogeografi

Organismene er ikke jevnt fordelt på jorda. **Biogeografi** omhandler geografisk fordeling av dyr og planter og understøtter at det skjer en evolusjon. Australia, Afrika og S-Amerika har felles breddegrader men har forskjellig dyre- og planteliv, og floraen og faunaen er mest lik på samme kontinent. Kontinentaldrift og Wegeners platetektonikk via Pangaea, Gondwanaland til atskilte kontinenter forklarer den geografiske fordelingen av mange arter.

Opplysningstiden startet med Linné. Naturhistorieinteresserte oppdagelsesreisende og samlere dro ut for å finne nye arter og lage utbredelseskart. Darwin hadde botanisert sammen med professor i botanikk ved Cambridge, John Stevens Henslow, og da Henslow skulle anbefale en person med interesse for naturhistorie og vitenskap for å bli med kaptein Robert Fitzroy på hans ekspedisjon, så måtte det bli Darwin. Da Hennes Majestets Skip "Beagle" forlot Plymouth 27. desember 1831 var dette starten på en skjellsettende nesten 5 år lang reise til Sør-Amerika via Kanariøyene og Kap-Verde-øyene utenfor Vest-Afrika. Reisen gikk til, Buenos Aires, Bahia blanca i NØ-Brasil, langs østkysten til Uruguay, Argentina og Patagonia, Ildlandet, Falklandsøyene, Kapp Horn, gjennom Magellanstredet til Valparaiso i Chile, Lima i Peru. Det var mye sikksakkseiling Fra kysten av Sør-Amerika ved Ecuador gikk kursen ca. 950 km vestover langs ekvator mot Galápagosøyene, femten vulkanske øyer på hver sin side av ekvator. De gikk først i land på Chathamøya (Isla San Cristobal) dekket av svart vulkanaske. Der fant Darwin tilnærmet tamme svarte sjøiguaner som spiste alger. Deretter videre til Charlesøya (Isla Santa Maria) til den største av øyene, Albermarle (Isla Isabela) videre til Jamesøya (Isla San Salvador). Darwin noterte og hadde øye for detaljer, merket og samlet, og ble kalt "philos" av kaptein Fitzroy. Kjempeskilpaddene hadde forskjellig skallform på de forskjellige øyene. På Isla Isabela var det fargete herbivore landiguaner, men forskjellige fra dem på Isla Santa Maria. Darwin observerte tre arter spottfugl (*Mimus polyglottus*), de varierte mellom øyene, var lik dem han hadde observert i Chile, men hadde en annen sang. I alt 15 arter finker (Darwins finker) ble observert, og de hadde forskjellig nebbform avhengig av hva hovedføden på øya var. Artene var ikke konstante, og det var egne utviklingsveier på de forskjellige isolerte øyene. Reisen gikk videre til Tahiti, New Zealand, Australia, Tasmania, deretter over det Indiske hav med korallrev til Cape Town og Kapp det gode håp i Sør-Afrika via Cap Verde og tilbake til Storbritannia 2. oktober 1836. Darwin var ikke

bare interessert i dyre- og planteliv på reisen. Via Lyells bok "Geologiens grunnsetninger" fikk Darwin også interesse for hvordan tolke jordskorpen. Darwin kom med ny teori hvordan koralløyer ble dannet, han oppdaget hvite bånd med koraller og muslingskall mange meter over havoverflaten, noen steder sedimentært lagdelt stein med fossiler. Det måtte ha vært kontinentale løft mente Darwin. Da Darwin besøkte Kap Verde- og Galapagosøyene oppdaget han mange dyr som var særpreget for øyene (endemiske), men han observerte også at dyrene på øyene lignet mest på artene fra nærmeste fastland. Artene hadde migrert fra det kontinentale fastlandet til øyene og utviklet seg der. I Australia som hadde vært atskilt fra andre kontinenter i millioner av år ble det utviklet et særpreget dyreliv. Pungdyrene (marsupialene) i Australia fyller nisjene som placentale pattedyr har i Afrika og S-Amerika. Livsformene som lever på isolerte og fjerntliggende øyer får karakteristisk utvikling. Dyrene har forskjellig migrasjonsevne. Det finnes ikke pattedyr og amfibier på Stillehavsøyene hvor det er mer enn 50 mil til nærmeste kontinent, men det finnes flaggermus. På noen av øyene var det et forholdsvis stort antall fugler som ikke kunne fly. Den klumpete duefuglen dronte (*Ruphus cucullatus*) på Mauritius, dodoen (*Ruphus solitarius*) på Réunion og solitæren (*Pezophaps solitaria*) på Rodriguez var alle ikke flyvedyktige fugl og trengte ikke å fly for å kunne unslippe predatorer. De vingeløse fuglene ble utryddet av urfolk og europere som kom til øyene.

Underjordiske vann, huler og grotter utvikler et særegent dyreliv. Noen dyr søker bare ly i hulene f.eks. flaggermus, men mange insekter som lever av organisk materiale som bringes inn i hulene beveger seg aldri ut i dagslys. Andre dyr som lever i tilknytning til vann og elver i grotter er fisk, krepsdyr og paddler. Disse dyrene som lever i totalt mørke har ikke behov for øyne, og øynene er mer eller mindre redusert mens følehorn og følehår blir velutviklet. Det er ikke behov for vernefarger og grottedyrene blir hvite, men gjeller og blod er rødfargete. Dyrefaunaen i grottene var sannsynligvis opprinnelig dyr som trivdes best i skyggefulle områder, og organer som ikke har noen funksjon blir redusert under evolusjonen. Keiserpingvin i Antarktis ruger eggene på et kontinent uten rovdyr, men den lange rugetiden gjør at rugingen skjer i mørke gjennom den arktiske vinteren hvor temperaturen kan synke under 50 kuldegrader, men utenfor iskanten er leopardsel en aktiv predator. Ved dyphavsvulkaner utvikler det seg et spesielt dyreliv, det samme gjelder på store havdyp i stummende mørke hvor fisk, bløtdyr, krepsdyr og pigghuder lever av organisk materiale og døde dyr som synker mot havbunnen. Challengerekspedisjonen fra 1872-1876 ga nytt innblikk i hvilke skapninger som levde i dyphavet. Mange av dyphavsformene tilpasset enormt trykk har lysorganer og bioluminiscens. Hvis dyphavsfisk med lukket svømmeblære bringes til havoverflaten utvider luften seg så kraftig av svømmeblæren sprekker og presser innvollene ut gjennom munnen og øynene presses ut av hodet, og fisken kan sprenge i stykker.

## Arter og klassifikasjonssystem

Aristoteles laget et hierarkisk system med dyreriket og planteriket som høyeste kategori. Linné laget et system bestående av syv kategorier: Rike, divisjon, klasse, orden, familie, selkt og art. Kategoriene ble seinere inndelt i underkategorier.

Utviklingen av mikroskopet førte til at Ernst Haeckel i 1866 innførte riket Protista som inneholdt protozoer, sopp og primitive alger, en samling organismer som man ikke klarte å plassere noe annet sted. I 1969 tok Robert H. Whittaker sopp ut fra Protista og laget sopp til et eget rike., og det ble fem riker: Animalia (dyr), Plantae (planter), Fungi (sopp), Protista (protister) og Monera (bakterier) Lynn Margulis opererte med superrikene Prokaryota med prokaryotene og Eukaryota med eukaryotene.

Enheten i biologi er arten. Det biologiske artsbegrepet ble innført av Ernst Mayr i 1942 hvor en art defineres som en eller flere populasjoner som krysser seg med hverandre og gir fertilt avkom. Imidlertid er det flere populasjoner som ikke formerer seg seksuelt, og noen formerer seg både seksuelt og aseksuelt Et evolusjonært artsbegrep er et fylogentisk artsbegrep. Et økologisk artsbegrep er basert på forskjellige nisjer. Et morfologisk artsbegrep er basert på kroppsform og størrelser. Taksonomi navngir, beskriver og klassifiserer organismene. Klassifikasjon er å ordne organismene i grupper basert på like evolusjonære utviklingslinjer. Systematikk omhandler studiet av diversitet og evolusjonær sammenheng mellom arter. Økologien beskriver de evolusjonære tilpasningene til levemiljø og habitat. Molekylærbiologi og PCR har gjort det mulig å gi alle organismer en DNA-strekkode.

Noen arter er begrenset til en type habitat som ørken eller vann og adaptert til det ytre livsmiljø. Prezygotiske barrierer hindrer befruktning via reprodutiv isolering og det dannes aldri noen zygote. Habitatisolering vil si at to nærstående arter er i samme område, men i to atskilte habitater. Mekanisk isolering mellom arter kan skyldes at genitalia er inkompatible. Atferdisolasjon (seksuell isolasjon) og manglende evne til å motta signaler for parring kan hindre krysning. F.eks. vil løvhyttefugl (*Ptilonorhynchus*) bygge en løvhytte av greiner som den dekorerer med blå og hvite gjenstander, sammen med dans, sang og dekorasjoner som den holder i nebbet er dette atferd som hindrer krysning med andre arter. Gametisolasjon vil si at parring har skjedd, men gametene fusjonerer ikke. Postzygotiske barrierer vil være at embryo aborterer eller at hybridene blir sterile. En krysning mellom en hestehoppe og et hannesel vil gi et mulesel som er sterilt. Hest har 64 kromosomer, esel har 62 kromosomer, og sterile muldyr har 63 kromosomer.

Atferd og immunsystem nedarves. Seleksjon av altruistisk atferd kan forklares ved seleksjon på gen-nivå som f.eks. sosiale insekter. Slektseleksjon gir indirekte fordel ved å hjelpe nære slektninger. Hunnbier er arbeidsbier avler ikke selv avkom som seleksjonen kan virke på, men er i slekt med en reproduserende dronning som gir avkom parret av hannbier (droner). En befruktet dronning danner en ny koloni og alle de andre dør. Kjønnbestemmelsen hos bier skyldes haplodiploidi, hvor droner dannes fra ubefruktede haploide egg, mens dronning og arbeidsbier dannes fra diploide befruktete egg, men hvor utviklingsveien er styrt av mat og hormonell påvirkning. Eksempler på sosiale insekter er bier, veps og maur (*Hymenoptera*), termitter (*Isoptera*) og bladlus (*Homoptera*). Mutualisme er samarbeidsatferd hvor begge tjener på dette. Et individ kan lures til å samarbeide via manipulasjon f.eks. gjøk og reirparasittisme. Resiprositet vil si at et individ hjelper et annet og får seinere tilbake en fordel. Noen individer kan hjelpe moren, og hjelperen kan ha en selektiv fordel av å forbli i territoriet noe som medvirker til gruppestabilitet.

Fenotypeeffekter av immungener (histokompatibilitetsgener) kan bidra i valget av

parringspartner ved seksuell seleksjon. Fisher viste på 1930-tallet at kjønnsforholdet mellom hanner og hunner i en populasjon med kryssbefruktning er ca. 50%. Unntak finnes som hos parasittveps hvor det er flere hunner enn hanner. Hos reptiler kan kjønnsutviklingen bli påvirket av temperaturen under klekkingen. Hos fugl har hannen to kjønnskromosomer W og Z, mens hunnen er homogametisk med kjønnskromosomer ZZ.

Former som inntar bestemte geografiske og økologiske områder atskilt ved fysiske barrierer (økogeografiske barrierer som øyer, elver, isbreer, fjell og landbrobrudd) kalles **allopatriske populasjoner** (gr. *allos* - andre; *patra* - hjemland) Allopatrisk artsdannelse vil si geografisk artsdannelse. Reproductive isolerende barrierer kan være økogeografisk isolasjon, økologisk isolasjon, sesongisolasjon, gametinkompatibilitet, hybridsterilitet og for planter spesielt blomstringstidspunkt og blomster som tiltrekker seg forskjellige pollinatorer. **Prezygotiske barrierer** for artsdannelse er habitatisolering, atferdisolering, tidsisolering (parring til forskjellig tid i sesongen), mekanisk isolasjon (kopulasjonsapparatet lite effektivt), samt gametisolering (sperm befrukter ikke egget). For eksempel vil en mutasjon som gjør at skallet vrir seg den andre veien kunne medføre at den ikke kan parre seg. **Postsynaptiske barrierer** er redusert levedyktighet (viabilitet) hos hybridene, eller redusert hybridfertilitet. Hybridene kan møtes i geografiske hybridsoner. Få individer koloniserte Hawaii og Galapagos og dette har ført til mye endemisme. Genetisk drift og naturlig seleksjon gir forandring i allelfrekvens. Utseendet til en art kan påvirkes av hva de spiser, f.eks. vil innholdet av karotenoider i maten kunne påvirke farge på fjærdrakten hos fugl. **Mikroevolusjon** er endring i allelfrekvens over tid. Bananflue (*Drosophila*) er heterozygot for 14% av det totale antall genloci (heterozygositet 14%). Nye alleler kan bli dannet ved mutasjoner. En punktmutasjon i en base har en uforutsigbar virkning. Mutasjonsraten er i størrelsesorden 1 mutasjon per 100.000 gener per generasjon. RNA er mer ustabil og har større mutasjonsrate enn DNA.

**Sympatriske populasjoner** er atskilt fra hverandre, ikke i rom, men av fysiologiske uttrykk av genetiske forskjeller, og det skjer ikke genetisk utveksling mellom dem. Cichlider er fargerike fisk i sjøer i Øst-Afrika og hvor det skjer rask utvikling av nye arter. DNA viser at cichlide-arter i samme sjø er i slekt. Ved seksuell seleksjon er det ved seksuell seleksjon i Victoriasjøen i Afrika blitt dannet 600 arter cichlider i løpet av 100.000 år. Sympatrisk artsdannelse kan skje bl.a. ved apomiksis.

Mange arter danner hybrider. Hybrider er ofte svake og sterile, men ikke alltid. Hos planter er allopolyploidi og autopolyploidi ikke uvanlig. To arter kan danne en hybridzone hvor de er i kontakt med hverandre, Ved tilbakekryssing, **introgressiv hybridisering**, vil hybridene kunne krysse seg med opphavet. Selvbefruktning kan gi reprodutiv isolasjon, men kan reetablere variasjon ved kryssbefruktning på et seinere stadium. Tilfeldig variasjon og økologisk variasjon deler artene inn i bredegradavhengige klimaraser eller økolyter fordelt på forskjellige habitat som kyst, innland eller fjell.

Det manglende mellomledd ("Missing link") er en art som binder sammen taksonomiske kategorier f.eks. ape-menneske, fisk-amfibi, og mange slike mellomledd er allerede funnet. Stadig nye oppdagelser fyller gapene i fossilrekken.

Nye strukturer dannes via modifisering av allerede eksisterende struktur som får en

ny funksjon. Fugle fjær er utviklet fra reptilskjell som virket som termisk isolasjon hos dinosaurer og primitive fulg

Niles Eldredge og Steven Jay Gould introduserte i 1972 en evolusjonsteori om **punktuert likevekt**, dvs. den evolusjonære forandringen skjer bare i kort tid hvor nye arter dannes, etterfulgt av lange stabile perioder, før det igjen skjer store forandringer. Denne saltatisme i motsetning til **fyletisk gradualisme** hvor evolusjonen skjer sakte med små kontinuerlige forandringer over tid. Mosaikkevolutjon vil se at det skjer lokale adaptasjoner avhengig av regional variasjon av biotiske og abiotiske faktorer.

Når vi snakker om lavere- og høyerestående dyr og planter, mener vi at de høyerestående er mer spesialisert og adaptert, bedømt ut fra menneskelige forhold. Allikevel er bakterier som vi betrakter som laverestående, minst like vellykket som andre organismer, og mer adaptert til skiftende forhold enn mange dyr og planter.

På 1870-tallet hadde Darwinismen blitt akseptert hos de fleste med utdanning, noen var likegyldige, og de religiøse var sterkt negative siden det skapte komplikasjoner med bibelens skapelsesberetning. Det savnede mellomledd (the missing link) var et populært argument. Et problem for Darwin var at han ikke fant intermediære former, eliminert av de bedre tilpassete, men dette skyldtes mangel på fossiler. Darwin spekulerte over hvordan øyet skifter fokus, tilpasser seg lysmengde, samt sfærisk og kromatisk aberrasjon. Øyet har utviklet seg ved naturlig seleksjon, og det er overgangsformer av øyet i de forskjellige dyregruppene. Hvordan kunne evolusjon av atferd og instinkt resultere i sterile arbeidsbeier, hvis seleksjonen ikke kunne virke på noe avkom? Svaret var at seleksjonen skjedde på familie- eller gruppenivå.

Etter hvert viste deg seg at Darwinismen var et vindu mot en ny vitenskapelig verden. Mendel besvarte et av de fundamentale spørsmål: Hva nedarves fra en generasjon til den neste? Det er en kontinuerlig rekke fra dagens celler til de første cellene på jorda for ca. 3 milliarder år siden, et evolusjonært slektskap. Evolusjonens topologi er avbildet som et tre eller buskas med en rekke forgreininger. De minste endegreiningene på diagrammet tilsvarer arter, og disse samles i større greiner (slekter) som kan inneholde fossile arter.

Så seint som i 1925 ble det anlagt rettsak mot læreren John Scopes fra Dayton, Tennessee, som underviste i evolusjonslæren. Dommen ble opphevet i 1927.

I 1996 aksepterte pave Paul II Darwinistisk evolusjon som prinsipp for utvikling av liv på jorda, men den katolske kirke mener fremdeles at evolusjonen er styrt av gud, og gud kan gripe direkte inn i evolusjonsprosessen. Kreasjonisme = religiøs antidarwinisme. Ifølge Fred Flintstone-effekten (oppkalt etter en amerikansk TV-tegnefilmserie) tror noen at mennesker levde samtidig med dinosaurene.

Stadig ny molekylærbiologisk kunnskap og nye fossilfunn gjør det stadig vanskeligere for kreasjonistene å benekte evolusjon og naturlig utvalg. Jorda er meget gammel, med en serie masseutryddelser, versus kreasjonistenes en skapelseshistorie på en noen få tusen år gammel jord med gud som designer.

Fjorder, som man kan finne langs norskekysten, på Grønland og New Zealand er resultat av isbreer dannet gjennom en rekke istider, smeltet i mellomistider, etterfulgt

av nye istider, en prosess som har pågått gjennom mange millioner år.

## Geologisk tidsskala

Den første som forstod rekkevidden av de geologiske prosessene var James Hutton (1726-1797) med verket *A theory of the earth with proofs and illustrations* (1759). Hutton viste at eruptive bergarter kom fra størkning av magma som kom opp til jordoverflaten. Huttons tilhengere ble kalt plutonister, i motsetningene til neptunistene som mente det skyldtes endret havnivå. Huttons bok var tungt skrevet, og hans tanker ble først kjent da hans verk ble seinere utgitt av hans elev John Playfair: *Illustrations of the Huttonian theory of earth* (1802). Jordsmonn ble dannet ved nedbrytning av fjell og jordsmonn over lange tidsperioder. Roderick Murchinson gjorde viktige studier av Silur og Devon utgitt som *The Silurian system* (1839). Oslofeltet ble dannet fra tykke havsedimenter i Silur, ble foldet i den Kaledonske fjellkjedefolding i i Devon, og i Karbon var det vulkansk aktivitet, riftdannelse, eruptive bergarter (Drammensgranitt, Larvikitt) trengte opp i sedimentene og det ble dannet tykke lag med rombeporfy. Den geologiske arven ble videre ivaretatt av professor i geologi, Charles Lyell, som med verket *The principles of geology*, ble en av Darwins inspiratorer og hjelpesvenn.

Den geologiske tidsskala deles i **eoner** (Hadean, Archaen, Proterozikum); **eraer** (Paleozoikum, Mesozoikum og Cenozoikum) ; **perioder** (Kambrium, Ordovicium, Silur, Devon, Karbon, Perm, Trias, Jura, Kritt, Tertiær, Kvartær) og **epoker** (Paleocen, Eocen, Oligocen, Miocen, Pliocen, Pleistocen, Holocen). Den geokronologiske tidsskala er basert på i hvilke lag man finner dyrefossiler, jfr. navnet på eraene. Sedimentene befinner seg imidlertid ikke alltid i horisontale lag. Fossiler er begrenset til bestemte deler av begrunnen.

Skalaen blir inndelt i tre store era Paleozoikum, Mesozoikum og Cenozoikum, som samlet hører til et eon kalt Phanerozoikum. Paleozoikum er inndelt i seks perioder. Kambrium, et gammelt romersk navn for Wales, Ordovicium og Silur har fått navn etter de keltiske stammene fra Wales, Ordovicere og Silurere. Orthocerkalk (knollkalk) fra Ordovicium, med fossile blekkspruter (*Orthoceras*), finnes på Huk, Bygdøy utenfor Oslo, og finnes også som kvaderstein i grunnmuren på klosterruinene på Hovedøya. Devon fikk navn etter Devonshire i England, og kalles det gamle røde kontinent pga. rustrød sandstein farget av oksidert jern. I Devon er det stor elveerosjon og sand og grus ble ført ut på elvesletter, og rød sandstein ble avleiret i tykke lag i laguner og innsjøer. I Norge finnes bl.a. Hornelenbassenget på Vestlandet fra Devon. I midten og sein Devon splittes **Pangaea** i en del bestående av N-Amerika, Grønland, Europa og Russland, og en del med S-Amerika, Afrika, India, Australia inkludert Antarktisdelen av Australia. I Devon lå Grønland langs ekvator. Pangaea hadde en kyststripe hvor marine organismer kunne komme opp på land og unnslippe predatorer.

Berggrunn som inneholdt kull ble av europeere ført til tidsperioden Karbon. I Amerika bruker man begrepene Mississippian og Pennsylvanian i stedet for Karbon. Karbonsedimenter i form av steinkull, brunkull og antrasitt finnes i alle lag fra Devon og seinere. Rike kullforekomster finnes i Rhur (Tyskland), Appalachia (USA) og

Svalbard. Kull fra kulleiene er dannet fra frøbregner, sneller, kråkefotplanter og gymnospermer som vokste året rundt i godt klima. Plantemateriale dekket av sedimenter og under høyt trykk og temperatur utviklet seg anaerobt til kull. Landhevninger hevet kulleiene.

Mesozoikum inneholder periodene Trias (etter fjell fra Tyskland med tre stratigrafiske lag med forskjellige farger, navn gitt av August von Alberti i 1834), Jura (etter Jura-fjellene, en del av Alpene i Frankrike), og Kritt (som inneholder kritt). Cenozoikum, de siste 65 millioner år, deles i periodene Paleogen og Neogen (også kalt Tertiær), samt Kvartær. Cenozoikum er i tillegg finere oppdelt i epokene Paleocen, Eocen og Oligocen som inngår i **Paleogen**, samt Miocen og Pliocen som inngår i **Neogen**. Kvartær er inndelt i epokene Pleistocen (istidene) og Holocen (vår tid) og omfatter de siste to millioner år. Strandflatene langs norskekysten er et resultat av nedising, og fjordarmene langs norskekysten er et resultat av istider. Inndelingen av Cenozoikum i epoker baserer seg på i hvilken grad bløtdyr dør ut. Den **kambriske eksplosjon** med sterk økning i antall flercellede dyr skjedde i overgangen Paleozoikum til Prekambrium for ca. 543 millioner år siden.

**Adaptiv radiasjon** er et begrep som ble innført av Osborn, og er det samme som makroevolusjon, en rask utbredelse av organismegrupper som fyller ledige økologiske nisjer. Adaptiv radiasjon gir oppblomstring av nye typer, er et evolusjonsutbrudd som danner nye utviklings- og evolusjonslinjer. Observeres lettest på øyer f.eks. finker og spottefugl på Galapagos øyene. Cichlide fisk i riftsjøer i Øst-Afrika, samt pungdyr (marsupialer) i Australia eller rosettformete sølvsverdplanter (*Argyroxiphium*, *Daubautia* og *Wilkesia*) på Hawaii. Adaptiv radiasjon er en evolusjonær forandring av mange nærstående arter fra en eller flere opprinnelige arter, og forandringen skjer i løpet av relativt kort tid. Det skjer når en økologisk nisje (adaptiv sone) gir nye økologiske muligheter som ikke ble utnyttet av tidligere arter.

**Utryddelse** (ekstinksjon) skjer når det siste individ på en utviklingslinje dør, og når en art dør ut blir dens økologiske nisje ledig og kan utnyttes av andre. Det skjer gjennom evolusjonen en kontinuerlig utryddelse (bakgrunnutryddelse), men enkelte ganger skjer det en masseutryddelse som f.eks. for 65 millioner år siden da dinosaurene døde ut, forårsaket av meteoritnedslag eventuelt kombinert med massive vulkanutbrudd og flodbølger (tsunamier). Det er flere hypoteser på den kambriske radiasjonen: Hardt skall som ga beskyttelse mot predatorer. Rustningskappløp mellom predatorer og bytte. Evolusjon av gener som ga mange utviklingsformer. Høyere oksygenkonsentrasjon i atmosfæren som ga spesielle gunstige forhold for aerob metabolisme med større energiutnyttelse fra organiske molekyler i maten.

Prekambriske fossiler, de eldste indikasjoner på liv fra denne tiden ble først funnet ved **Ediacara Hills** i Australia, kalt Ediacara fossiler. Ediacara-faunaen for 650 millioner år siden bestod av flercellede organismer med bløt kropp, og kroppsform avvikende fra nålevende. Siden har man mange steder i verden bl.a. N-Canada og Namibia funnet fossiler fra samme tidsperiode blir kalt Ediacara organismer (biota). Den siste perioden av Prekambrium (650-544 millioner år siden) kalles Vendian, og Vendia organismer (Vendia biota) brukes synonymt med Ediacara biota. I den kambriske eksplosjon for ca. 550 millioner år siden dukket de fleste dyregruppene opp, med fossiler bl.a. fra Burgess Shale, Rocky Mountains i Canada. I "Petrified forest national park" i Arizona kan man se fossile trær. Ved overgangen fra

Mesozoikum til Cenozoicum for 65 millioner år siden døde dinosaurene ut og mange marine organismer, men de ledige nisjene ble utnyttet av pattedyrene.

I kronostartigrafiske enheter kaller man fjell som er dannet i en periode for systemer, i en epoke for serier. Geokronologiske enheter kan deles i tidlig, middels og sein.

De første prokaryotene var formet som kokker, staver eller spiriller. **Stromatolitter**, kjent fra Hamelin Pool, Shark Bay i Vest-Australia og Onverwacht Group i Sør-Afrika, er peleformete strukturer lagdelt i lyse og mørke lag, oppstått fra mikrobielle matter med primitive bakterier og alger, samt kalsiumkarbonat. Jern og oksygen ga båndformete jernavsetninger. I grønnsteinbeltet Pilbara Craton i Australia er det blitt funnet 2.7 milliarder år gamle organiske molekyler. Warrawoona Group i V-Australia inneholder 3.5 milliarder år gamle fossiler. I Gunflint Chert ved kysten av Lake Superior er det stromatolitter med fossiler som er 2.1 milliarder år gamle. Chert (flint) er dannet ved herding og gelatinering av silisiumoksid ( $\text{SiO}_2$ ). Det letes også etter liv i Barberton grønnsteinsbelte i S-Afrika.

Jernmalm ble laget i sedimentære bergarter, omdannet ved den Kaledonske fjellkjedefoldingen i jordas urtid. Kvartsbåndjernformasjoner består av lag av rødfarget silisiumrik kvarts (jasper) og grå bånd med jernoksidmineraler hematitt ( $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ) og magnetitt ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ) fra Prekambrium 2.5 - 1.8 milliarder år siden. Før oksygen var tilstede i atmosfæren ble toverdig ferrojern ( $\text{Fe}^{2+}$ ) oppløst i vann. Når det kom oksygen fra fotosyntetiserende organismer ble ferrojern utfelt som treverdig ferrijern ( $\text{Fe}^{3+}$ ) med meget lavt oppløselighetsprodukt. Oksidasjon av oppløst jern i havvann, fra hydrotermiske utbrudd, ga utfelling av uløselige jernoksider. Båndjern virket som et sluk som fanget opp oksygen. Jern finnes også i myrmalm. Etter at det kom oksygen i atmosfæren fikk alle organismene vanskeligheter med å ta opp jern som de trengte til elektrontransporten i metabolismen. Kjente jernmalforekomster er Dunderlandsdalen, Sydvaranger, Kiruna, samt takonittmalm ved Lake Superior i USA.

Dansken Nicholas Steno (1638-1686) oppdaget ved å dissikere tenner på en hai at disse hadde så stor likhet med *glossopetrae* - tungesteiner, at Steno mente at disse måtte være fossile haitenner. Hans samtidige Robert Hooke og John Ray støttet dette synet. Steno studerte "solid bodies within bodies", og la grunnlag for moderne geologi. Steno mente også at sedimentene opprinnelig legges horisontalt og at de yngste lagene er på toppen

## Fossiler

Navnet fossil kommer fra det latinske *fossilis* som betyr gravet opp eller ut. Fossilene kan deles i hovedtyper. Noen fossiler er laget ved sammenpressing og avtrykk hvor biologisk materiale begraves i sedimenter med vann, sand eller silt. Flere lag sedimenter gjør at vannet presses ut, og sedimentene sementeres sammen. Det kan lages et avtrykk hvor alt organisk materiale er borte. Mineralisert vann trenger inn og erstatter det originale materiale og det kan felles ut salter.



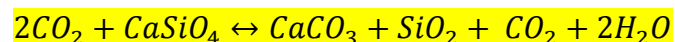
Erstatningsmaterialer kan være kalsiumkarbonat ( $\text{CaCO}_3$ ) som gir kalsitt. Jernoksider i vann gir limonitiserte, jernsulfid ( $\text{FeS}_2$ ) gir pyritiserte avtrykk, spesielt i områder med mye organisk materiale, jern og svovel. Silisium gir silifiserte avtrykk. En tynn karbonfilm med stabile karbonforbindelser kan bli igjen ved sammenpressing, men i avtrykk mangler karbonmateriale.

Kull er en samling omdannet planter og annet biologisk materiale fra store skoger i Karbon, dannet ved høyt trykk og temperatur uten tilgang på oksygen. Lite presset plantemateriale kalles **lignitt** (brunkull), og er en mellomting mellom kull og brenntorv, dannet vesentlig i Tertiær. De største trærne i karbonleiene fra Karbon var en kråkefotplante (*Lepidodendron*) med spiralførmert plassering av bladarrene, samt **calamitter** (*Calamites*) som var treformete planter i slekt med sneller (*Equisetum*) og kunne bli opptil 20 meter høye. *Sigillaria* var et kråkefottre (lykofytt). Et annet vanlig tre som ga kulleier var **cordaittene** (*Cordaites*) som tilhørte en orden utdødde bartrær (*Cordaitales*) og kunne bli opptil 30 meter høye. *Gigantopteris* var klatrende. Kullballer ("coal balls") er kalkmasse med forsteinet myrmateriale og inneholder fossiler.

Fossiler i kalkstein kan være permineralisert hvor organisk materiale finnes. Klorofyll kan nedbrytes til pristan og fytan som er stabile organiske molekyler og danne kjemiske fossiler. En stabil kutikula kan i fravær av oksygen gir et avtrykk. Uforandret plantemateriale og dyr kan være fanget i fossil harpiks (rav). Pollen ble bevart pga av stabil exine med sporopollenin.

Fossil skog i Arizona i USA ("The Petrified Forest") fra Trias 230 millioner år siden, er forsteinet skog av *Calamites* og *Psaronius*. Trærne ble dekket av vann, leire og sand og treverket har blitt erstattet av kisel i en forsteiningsprosess

Skog kjent fra overgangen Devon til Karbon fra 395 til 290 millioner år siden. Karbondioksid, metan og vanddamp er viktige drivhusgasser som absorberer varmestråling utsendt fra jorda. Økt planteaktivitet ga reduksjon i konsentrasjonen av karbondioksid i atmosfæren og avkjøling. Kjemisk forvitring av silikater gir også forbruk av karbondioksid.



Hvis forbruket av karbondioksid er større enn det som kommer fra vulkaner etc. minsker drivhuseffekten og det blir kjøligere

Organiske syrer fra plantene kunne gi økt forvitring.

Enkelte steder finnes **levende fossiler** som har blitt igjen i **refugier**. Eksempler er urbløtdyret *Neopilina* i Stillehavet på 3000 m dyp, som man trodde var utdødd. Det samme gjaldt kvastfinnefisker *Latimeria* utenfor Madagaskar. Muslingen *Trigonia* var et vanlig fossil i Mesozoikum, ble seinere funnet utenfor Australia. *Archimedes* var en pigghud (blastoid), men finnes nå ved Timor og Indonesia.

## Datering

Datering av fossiler er viktig. Til **radiometrisk datering** av hendelser de siste ca.

50.000 år kan man bruke karbonisotopen  $^{14}\text{C}$  med halveringstid 5.730 år. For lengere tidsskalaer må man bruke naturlige radioaktive serier. F.eks. kan man bestemme hvor mye som finnes av uranisotopen  $^{238}\text{U}$  som en mornuklide og blydatternukliden  $^{206}\text{Pb}$ , ( $t_{1/2}=4.470$  millioner år). Uranisotopen  $^{235}\text{U}$  brytes ned til blyisotopen  $^{207}\text{Pb}$ , og thoriumisotopen  $^{232}\text{Th}$  brytes ned til  $^{208}\text{Pb}$ . Blyisotopen  $^{204}\text{Pb}$  er stabil og kan brukes som referanse. Noen feilkilder er det bl.a. går alle naturlige radioaktive serier via radon (Rn) som lekker ut og derfor gir for lav verdi på aldersbestemmelsen. Overgangen fra kaliumisotopen  $^{40}\text{K}$  til argonisotopen  $^{40}\text{Ar}$  har en halveringstid på 1.250 millioner år. Bruk av desintegrasjon av radioaktive isotoper gir en **absolutt datering**. Relativ datering plasserer hendelser som man er enige om i en skala fra ung til gammel.

$^{14}\text{C}$ -datering baserer seg på at kosmisk stråler som inneholder bl.a. protoner kolliderer med kjerner i atmosfæren og det slås løs nøytroner. Når nitrogen  $^{14}\text{N}$  mottar et nøytron og avgir et proton dannes den radioaktive isotopen  $^{14}\text{C}$ . Plantene tar opp radioaktiv karbondioksid ( $^{14}\text{CO}_2$ ) som blir inkorporert i organiske forbindelser og føres over til primær og sekundær konsumenter. Innholdet av  $^{14}\text{C}$  er konstant så lenge organismen dør, men når den dør minsker innholdet ved  $\beta$ -desintegrasjon. Innholdet av  $^{14}\text{CO}_2$  i atmosfæren er ikke stabilt over tid, bl.a. økning fra atombombep prøver, men man kjenner til variasjonen og korrigerer for dette. Alderen bestemmes ut fra hvor mye  $^{14}\text{C}$  som er igjen i prøven.

Andre dateringsmetoder er indeksfossiler eller **ledefossiler** som man kjenner alderen til og som kan gi indikasjoner i hvilken geologisk tidsskala man befinner seg i (biostratigrafi). Slike sonefossiler bør ha levet bare noen millioner år. Fusulinider er en gruppe utdødde protister som har vært brukt til inndeling av Karbon. Luminiscensdatering baserer seg på at kvarts og feltspat har blitt utsatt for radioaktiv stråling ( $\alpha$ ,  $\beta$ , og  $\gamma$ ) og kan brukes for datering med alter 1.000- 8 millioner år. I alt protein foreligger aminosyrene som L-aminosyrer. L- til D- racemerisering vil skje over tid og kan gi en indikasjon på hvilken tidsskala man befinner seg.

De første forsøk på datering : Buffon mente at jorda var en jernkule som ble avkjølt og mente den måtte være eldre enn 7.500 år. Hvor salt var vannet egentlig på den tiden ? Den irske geologen John Jolly forsøkte å beregne jordas alder utfra at vannet opprinnelig var ferskvann og ble salt. Han antok at det ville ta ca. 100 millioner år før vannet ble så salt som det er nå. Vannet kom med kometer. Lord Kelvin forsøkte å beregne jordas alder ut fra avkjøling. Beregnet varmestrøm fra stein ca. 40 kalorier per år per kvadratcentimeter. Jordtemperatruen øker med dybden ca. 2 °C per 100 m. Kelvin bestemte i 1897 alderen til jorda omkring 20-40 millioner år.

Copes´regel om det er en generell tendens til at kroppsstørrelsen øker gjennom evolusjonen er omdiskutert.

Tidlig i evolusjonen har karbondioksid, metan og vanddamp vært viktige drivhusgasser i atmosfæren, med lite oksygen og mye UV-stråling. Utviklingen av oksygen ga grunnlaget for et beskyttende ozonlag.

## Platetektonikk og kontinentaldrift

Kontinentene hadde tidligere en helt annen plassering på kloden enn de har i dag. Den tyske meteorologen Alfred Lothar Wegener (1880-1930) formulerte i 1915 en teori om kontinentaldrift ut fra et superkontinent kalt **Pangaea** som brøt fra hverandre i begynnelsen av Jura. Wegener beskrev også de store riftdalene i Ø-Afrika. En rift i Pangaea skapte Atlanterhavet, men kontinentalplatene, som er tykkere, sprekker også. En sørafrikaner, geologen Alexander Du Toit (1878-1948) videreutviklet teorien. Man hadde lagt merke til kysten på begge sider av Atlanterhavet passet sammen som brikker i et puslespill, vestkysten av Afrika sammen med østkysten av S-Amerika. Jordskorpen og den øvre del av jordskorpen består av kontinentalplater (platetektonikk) som som flyter på den indre flytende delen av jordskorpen. Konveksjon i mantelen er drivkraften for forflyttingen av platene. Kontinentalplatene består av litosfæren og landplatene er ca. 150 km tykke og havplatene ca. 70 km tykke. I tillegg til den euroasiatiske og nordamerikanske platen har vi den afrikanske-, australske-, antarktiske-, stillehavs-, sydamerikanske-, arabiske-, indiske-, filippinske-, nazca-, scotia-, karibiske-, cocos- og anatoliaplatten.

Den sveitsiske geologen Edward Seuss hadde tidligere (1900) gitt et superkontinent navnet **Gondwana**, oppkalt etter en område i India. Wegener mente at Pangaea hadde delt seg i Paleozoikum i et nordlig område kalt **Laurasia** og et sydlig hvor han opprettholdt navnet Gondwana. Laurasia bestod av N-Amerika, Europa og Asia. For ca. 200 millioner år siden begynte Europa og Amerika å skille lag. For 150 millioner år skilte India og Australia seg fra Afrika, og for 100 millioner år siden, tidlig i Miocen, drev India nordover, kolliderte med S-Asia og presset opp Himalaya. For 50 millioner år siden skilte Australia og Antarktis lag. Når platene presser mot hverandre skyver de opp fjellkjeder. Den afrikanske platen drev nord og østover i Miocen, kolliderte med den eurasiatiske platen, skjøv opp Alpene og lagde Middelhavet, Svartehavet og det Kaspiske hav. San Andreas forkastningen i California er skjøten mellom stillehavsplaten som beveger seg nordvest og den nordamerikanske platen. Andesfjellene derimot er ikke laget ved kollisjon av plater, men skyldes at nytt materiale tilføres nedenfra. Darwin fant marine fossiler fra Cenozoikum i Andesfjellene.

Laurasia bestod av dagens N-Amerika, Grønland, Sibir og Baltikum. Ø-Gondwana bestod av S-Afrika, India og deler av Australia og Ø-Antarktis. V-Gondwana bestod av S-Amerika og V-Afrika. Man ser ikke bare på kystlinjene når man studerer kontinentalplatene, men det blir mer overbevisende når man også omfatter kontinentalsoklene under havoverflaten. Den midtatlantiske ryggen som danner en dypvannsrenne mellom Amerika og Afrika/Europa gir flere indikasjoner på at kontinentene har blitt revet fra hverandre og mellomrommene blir fylt med hav. Den midtatlantiske rygg, som skyldes at den amerikanske og eurasiske platen glir fra hverandre, når opp til havoverflaten ved Azorene i S-Atlanteren, og ved Island (Tingvellir) og Jan Mayen, hvor det finnes vulkanøyer (guyots, etter geografen Arnold Guyot). Mellom platene blir det tensjon, kompresjon, skjærstress, og lava kan fylle igjen forkastningssprekker. Avsetningsbergartene sandstein (yngst), konglomerat, og brekasje (eldst) ligger over grønnstein som er lava avsatt på havbunnen mellom Europa og Amerika i Kambrosilur. Lava som avkjøles under vann danner putebasalt. Det viser seg at havbunnen er bare 200 millioner gammel, relativt unge havbasseng. Ny havbunn skapes når magma kommer opp, en teori om sjøbunnsbredning ble

foreslått av Harry Hess i 1962. Havbassenger kan både åpnes og lukkes. Hess viste at jorden har en væskemantel delt i konveksjonsceller. Når ny havbunn dannes mellom to kontinentalplater hever det seg opp en rygg med en dyp fure mellom dem. Materiale fra den øvre mantelen kommer opp igjennom sprekke og danner ny jordskorpe under vann. Når arealet av havbunnen øker må noe forsvinne igjen, og det skjer ved at en kontinentalplate glir ned i mantelen under en annen plate (**subduksjon**, i. *sub* - under; *ducere* - lede). Når en plate skyves under en annen oppstår det spenninger pga friksjonen, og når en plate pluselig glir blir det et jordskjelv. Platetektonikk omfatter både kontinentaldrift og spredning av sjøbunn. Indonesia ligger langs en ildring som går rundt Stillehavet. I 1883 forsvant 2/3 av Krakatau mellom Sumatra og Java og det ble dannet en 40 meter høy flodbølge (tsunami). På samme sted kom det i 1928 opp en ny vulkanøy, Anak Krakatau ("barnet til Krakatau"). Det dannes kjedeøyer når platene beveger seg over hot-spots hvor det er liten bevegelse f.eks. Hawaii, Galapagos, og Island. Vanligvis vil et jordskjelv av styrke 8 på Richters skala (logaritmisk skala) ødelegge omtrent alle menneskelagde byggverk. Av kjente jordskjelv er bl.a. Thera/Santorini (ca. 1450 f.kr.), Lisboa (1755), San Francisco (1906), og Tangshan i Kina (1976).

Det gamle kontinentet Gondwana var isdekket og man kan se hvordan isen har beveget seg på kontinentene som hang sammen. Når jernkrystaller fra lava smelter blir de orientert i jordens magnetfelt og opprettholder plassen som en permanent magnet. Ved å studere denne forhistoriske plasseringen (paleomagnetisme) kan man se hvordan dagens magnetiske nordpol og sydpol har forflyttet seg fram og tilbake gjennom geologiske tidsperioder. Tidligere posisjon kan bestemmes ut fra magnetisert stein.

Pangaea og **Rodinia** er navn på det store superkontinentet, men angir litt forskjellige tidsperioder. Rodinia eksisterte for 1.1 milliarder år siden. For ca. 800-700 millioner år siden delte Rodinia seg opp i deler, laget Stillehavet, men som kom sammen igjen for ca. 600 millioner år siden og dannet superkontinentet **Pannotia**. Pannotia delte seg også opp i mange deler som Laurentia, Baltica og Siberia pluss mange smådeler som til sammen dannet Gondwana og Laurasia som igjen gikk sammen for ca. 275 millioner år siden og dannet Pangaea, som igjen delte seg opp, en prosess som pågår fremdeles.

På Pangaea ble livet relativt homogent, men i det øyeblikket kontinentene ble atskilt av hav som virket som barriærer for spredning utviklet organismene seg i forskjellige retninger. Kystlinjen på et superkontinent blir svært mye lengre enn når landmassivene ble atskilt fra hverandre, med resultat lange kystlinjer, og det er langs kystlinjene livet er rikest. Kullleier må ha krevet et varmt fuktig klima.

Artene som finnes på alle kontinenter kalles **kosmopolitter**, mens arter som bare befinner seg innen et lite begrenset geografisk område kalles **endemiske**. Større like biogeografiske områder kalles en provins, f.eks. Australia er en egen **bioprovins** kalt Australis omfattende både flora og fauna. Det samme gjelder den holoarktiske region på den nordlige halvkule (Holoarktis) som omfatter Europa, N-Amerika og deler av Asia, den gamle verden (Palaeotropis) med størstedelen av Afrika og den nye verden (Neotropis) med Mellom- og S-Amerika. Andre slike mindre områder er

## Evolusjon av planteriket

Det finnes fossile eukaryoter som er ca. 2.1 milliarder år gamle. Prokaryotene er delt i to fundamentalt forskjellige organismegrupper, arkebakteriene (*Archaeobacteria*) og de ekte bakteriene (*Eubacteria*). Eukaryotene som omfatter alle dagens organismer med ekte kjerne, er i fylogentisk slektskap med arkebakteriene, med utviklingsmessig splitting fra disse for ca. 3.5 milliarder år siden. Fotosyntese utviklet seg for 3.3 milliarder år siden. Man antar at endosymbiose mellom grønne ikke-svovelbakterier (med fotosystem I og Calvinsyklus) og grønne svovelbakterier (med fotosystem II og CO<sub>2</sub>-fiksering med revers Krebsyklus) ga opphav til eukaryote fotosyntetiserende celler som brukte vann som elektron- og protonkilde og utskilte oksygen, slik man finner det hos blågrønnbakteriene. For 2.8-2.4 milliarder år siden finnes aerob metabolisme med de første mitokondrier. Plantene har utviklet seg fra grønnalger og det var flere fordeler og utfordringer på land. Det er lettere å få tak i karbondioksid på land pga. høyere konsentrasjoner, og større diffusjonshastigheter av gasser i luftfase enn i væskefase. Det blir mer lys tilgjengelig. Vinden kan spre sporer og frø. Det blir værre å få tak i næringsstoffer, spesielt hvis man mangler røtter. Landplantene mister lett vann, og måtte kunne tilpasse seg tørke. Fra tiden før det ble dannet planter med frø måtte plantene ha vann tilgjengelig for at sperm skulle kunne svømme over til egget. Frøene frigjorde plantene fra vannet i befruktningsprosessen og de kunne kolonisere tørt land. Oksygen i atmosfæren la grunnlag for nitrat som er et viktig næringsstoff for plantene. Lufta har mindre tetthet enn vann og landplantene trengte en stilk eller stamme forankret til jorda med et rotsystem. De første plantene manglet røtter og blad.

---

<sup>1</sup>Takhtajan, A. Floristic Regions of the World (1986)

*Grypania* er den eldste kjente spiralformet alge og er funnet i lagdelte jernformasjoner i N-Michigan i USA. I Huntington formasjonsjonen i arktisk N-Canada finnes fossiler av rødalger som ligner på dagens *Bangia*. Flercellete grønnalger funnet på Svanbergfjellet på Spitsbergen ligner på dagens *Cladophorales* med filamentformet thallus og sylindriske celler festet til hverandre med septalplater.

Under evolusjonen fikk landorganismene en reproduksjon som var mindre avhengig av vann i reproduksjonen. Det er funnet sporer fra planter fra Ordovicium for ca. 450 millioner år siden og hele planter fra tidlig i Devon for ca. 408 millioner år siden. På denne tiden har man observert meiose av en diploid celle som ga en tetrade.

Landplantene har sannsynligvis utviklet seg fra grønnalger (*Chlorophyta*) f.eks. fra kransalger (*Chara*) tilhørende klassen *Charophyceae*. Både landplanter og grønnalger inneholder fotosyntesepigmentene **klorofyll a og b** i kloroplaster og **cellulose** i veggene. Begge har **stivelse** som opplagsnæring. For planter som har bevegelige celler er **flagellapparatet** det samme som hos grønnalger. Det finnes også biokjemiske likhetspunkter. Glykolat oksidase finnes hos planter og **kransalger** (*Chara* og *Nitella*), mens grønnalger for øvrig bruker glykolat dehydrogenase, og på denne måten resirkuleres karbon som ellers ville ha blitt tapt i fotorespirasjon. CuZn superoksid dismutase (SOD) finnes både hos *Chara* og planter. Arter i *Charophyceae* som *Chara*, *Spirogyra* og *Coleochaete* har sporopollenin i zygoten. Sporopollenin finnes i pollen fra planter.

## Blader utvikles fra mikrofyll til makrofyll

Bladene utfører fotosyntese, og er torneformete utvekster som under evolusjonen blir til nåleformete blad med en bladnerve med ledningsvev. Disse kan etter hvert utvikle seg til større bladplate med mer nervatur. Blader kan også ha utviklet seg av flate dikotome greiner som har vokst sammen.

**Mikrofyll** er små utvekster (blad) rett ut fra stengelen med en ugreinet streng med ledningsvev. Mikrofyll finnes hos kråkefotplantene. Bower presenterte i 1935 en Enation-teori (l. *enatus* - vokser ut fra) hvor en tornelignende utvekst kunne bli koblet til en enkel sentral streng med ledningsvev. Slike tornete utvekster kan man finne hos *Sawdonia* og andre arter i *Zosterophyllum*. Torneutvekstene fikk først ledningsvev ved basis, som hos *Asteroxylon*. Seinere vokste ledningsvevet ut i hele mikrofylllet som hos kråkefot (*Lycopodium*). Telomteorien til Zimmermann fra 1952 sier at sammenvoksing av dikotome gaffeldelte greiner etter hvert ga en flat bladplate kalt **megafyll** (eufyll) som inneholdt ledningsvev i form av en sifonostele eller eustele. Mellom de gaffeldelte greinene som lå i en plan flate ble det dannet vev. En av greinene blir dominerende og det dannes en plan bladflate optimalisert for å fange opp sollys. Megafyll er det mer komplekse blad som danner **bregnefronder**, og finnes hos sneller og gymnospermer. Megafyll utvikles i Devon hvor konsentrasjonen av karbondioksid i lufta blir lavere.

## Tørketålende hud med gassutveksling

Den økologiske nisjen til alger i tidevannssonen krevde at algene måtte tåle uttørking ved fjære sjø. Det er sannsynlig at de første plantene lignet alger f.eks. *Coleochaete* som vokser på jord og *Parka* med thallus med pseudoparenkym, som vokste utover underlaget med sporangier fra overflaten. Det er rimelig å anta at ikke-vaskulære planter som moser, levermoser og nålkapselmoser var de første til å bli terrestre og kolonisere land. Overgangen fra vannliv til landliv krevde store endringer i morfologi og anatomi. Det ble behov for en vanntett epidermis og kutikula med gassutveksling gjennom porer (spalteåpninger). Plantene trenger karbondioksid fra lufta, men taper samtidig vann. Dyrene utviklet lunger.

## Transportsystem og styrkevev

Planter og dyr som lever neddykket i vannmettede omgivelser kan ta opp vann fra omgivelsene. Plantene lager strukturer som tar opp vann fra jorda. Det fantes rotlignende systemer hos alger som kunne ta over denne funksjonen. Dyr som kan forflytte seg må ha en vannkilde i nærheten som de kan drikke av. Dyr har et sirkulasjonssystem som vannet kunne forflyttes i kroppen med.

Vann er et mye tettere medium enn luft. Under vann trenger ikke en plante støtte i reisverket for å kunne stå oppreist sammenlignet med luft. For å klare dette har de terrestre dyrene et skjelett. En oppreist plante krevde styrkevev med lignin og et system for langdistansetransport, vaskulært vev bestående av xylem (vedvev) som frakter vann og næringssalter fra jorda opp i planten og floem (silvev) som frakter fotosynteseprodukter til den delen av planten der det er størst behov. Høyere planter krevde et mer effektivt transportsystem med utvikling av en **stele**. **Protostele** hos de første plantene som kråkefotplanter (lycopsider) og snelleplanter (sphenopsider), bestående av en solid streng med xylem omgitt av floem, og ytterst en endodermis. En mer avansert stele var **sifonostele** som består av en sylinder med marg som er omgitt av xylem og floem, og utenfor floemet en endodermis. Denne finnes hos bregner (filicopsider), kråkefotplanter (lycopsider) og sneller (sphenopsider). **Eustele** består av atskilte strenger som inneholder xylem og floem, atskilt av parenkym. Ledningsstrengene kan ligge i en sirkel eller spredt over hele stengeltverrsnittet hos urtaktige planter.

Plantene spiller en viktig rolle for vannsyklus på jorda. En sentral stele med xylem omgitt av floem var nok for lave vaskulære planter, men etter hvert som plantene ble høyere krevdes mer avansert ledningsvev. Først ble det sentrale vaskulære vevet fylt med en sylinder med parenkym. Det primære vaskulære vevet er ikke treaktig. Ved (sekundært xylem) er treaktig og gir mer styrke. Tre mest vanlig å finne i fossilt materiale siden det er mer resistent mot nedbrytning og hardere.

## Reproduksjon på land

Algene hadde sporer som kunne spres med vannstrømmer. De første landplantene hadde sporer som kunne spres med vann og vind. Sporene måtte også kunne tåle uttørking. Reproduksjon hos vanddyr og alger går ut på å utveksle gameter under vann og det skjer en ytre befruktning. De viktigste forandringene som skjedde med

landplantene var utvikling og spesialisering av de reproduktive strukturene, tilpasset et stadig tørrere habitat etter som de koloniserte mer og mer av tørt land.

## Generasjonsveksling mellom sporofytt og gametofytt

Algene har en diploid sporofytt og en haploid gametofytt som frigir hannlige og hunnlige gameter. Ved befruktningen smelter gametene sammen (fusjon) og gir en zygote som vokser opp til en ny diploid sporofytt, en generasjonsveksling. Gametofyttgenerasjonen kan leve på sporofyttgenerasjonen. Sporofyttgenerasjonen kan også lage en uavhengig gametofytt. Hos karplantene (vaskulære planter) er sporofytten størst og mest synlig dominerende. Plantene veksler mellom en flercellet diploid fase (sporofyttfase) og en haploid fase (gametofyttfase). Hos mosene (bryofyttene) er det den haploide gametofyttfasen som er dominerende i størrelse.

Ved seksuell reproduksjon, som er vanlig hos eukaryotene, finnes det to kjerner kalt **gameter** som kommer fra hver av foreldrene og som smelter sammen og danner en ny kjerne (zygote). Gametkjernene finnes i en enkelt celle, kalt henholdsvis sperm og egg. Ved definisjon er hannen den som bevegelige gameter. Når gametene smelter sammen blandes to slags kromosomer, en fra hver av foreldrene og kjernen kalles **diploid**. Gametkjernen med bare ett sett kromosomer kalles **haploid**. Haploide celler dannes under reduksjonsdelingen (meiosen).

Bregnene slipper ut haploide sporer laget i en meiose i den diploide planten kalt sporofytt. Sporene kan utvikle seg til små planter som ser helt forskjellig ut fra morplanten og kalles gametofytter fordi de lager gameter som kan være bevegelige (sperm) eller ubevegelige (egg). Hva er fordelene med skifte mellom sporofytt og gametofytt? Plantene trenger ikke nær kontakt med en artsfrende, idet en spore kan havne på et sted med gode vokseforhold. Plantene er stasjonære og kan ikke oppsøke en seksualpartner. De første gametofyttene levde i et fuktig miljø fordi sperm måtte svømme over til egget. Vi kan si at gametofytten egentlig er en vannplante. Sporofytten kan derimot leve under tørrere betingelser. Akkurat som amfibiene var plantene i starten avhengig av vann i reproduksjonen. Hos mosene er det gametofytten som dominerer og sporofytten er uanseelig. Hos bregner blir gametofytten mikroskopisk og atskilt fra sporofytten. Hos frøplantene blir hunngametofytten værende inne i sporofytten og det hannlige gametofytten som er pollenkornt spres med vind, vann eller insekter.

## Homospore planter

Planter som lager to morfologiske forskjellige sporer kalles **heterospore**, og de som lager bare en type sporer kalles **homospore**.

Sporene lages i sporangier som resultat av meiose i sporofyttgenerasjonen. Differensieringen av dem skjer i spesielle flercellete strukturer kalt **sporangier** (ent. sporangium). En homospor plante har homosporer som når de spirer gir en haploid flercellet gametofytt. Frittlevende gametofytter kan leve i symbiose med sopp. Soppene, i form av mykorrhiza, utviklet seg sammen med landplantene. Sporene vokser opp til en klorofyllfri underjordisk eller overjordisk grønn gametofytt med fotosyntese. Det skjer altså ikke noe befruktning eller kjønnslig utveksling før



gametofytten vokser opp. Gametofytten er alltid haploid og kjønncellene kan derfor lages ved vanlig celledeling (mitose). Gametene lages i spesielle organer på overflaten av gametofytten, kalt **gametangier**, hvor egg og spermceller omgis av et hylster. Kammere som gir eggceller kalles **arkegonier**, og de som gir spermceller kalles **anteridier**. Det lages et egg i hvert arkegonium. Befruktningsen skjer ved at **spermatozoider** svømmer ut av anteridene gjennom en åpning (operculum), og i en vannfilm forflytter de seg over til halsen til arkegoniet gjennom en kanal til egget. Den første cellen som dannes etter befruktningsen er en diploid zygote som ved celledelinger vokser til et embryo som utvikler seg i arkegoniekammeret omgitt av gametofyttvev som sørger for næringstilførsel til den voksende embryo. Etter hvert vokser sporofytten ut av gametofytten, danner røtter og fotosyntetiserende blad og danner en selvstendig sporofyttgenerasjon.

Hos en del moser og bregner er anteridier og arkegonier på samme gametofytt. Hvis gametofytten som bærer anteridier og den andre som bærer arkegonier er forskjellig kalles den som danner anteridier **mikrogametofytten**, og den som danner arkegonier kalles **makrogametofytten**. Alle mosene er homosporer. Mosene finnes på fuktige steder, og i Arktis og Antarktis er de de fleste vanlige plantene. Gametofytten hos mosene er grønn og fotosyntetiserende i forhold til sporofytten som får næring direkte fra gametofytten. Tuer med moseplanter gir større mulighet for at svømmende spermceller på en fuktig overflate skal kunne svømme over til egget. Mosene vokser på fuktig skogbunn.

Det skjedde en overgang fra homosporer til heterosporer planter. I Silur var det homosporer planter. I mer spesialiserte vaskulære planter er gametangiene forsvunnet.

## Heterosporer planter

I nesten alle planter kommer gametofytten fra to forskjellige typer sporer (heterosporer) kalt **mikrosporer** og **megasporer**. Megasporer (100-200  $\mu\text{m}$  i diameter) og mikrosporer (diameter mindre enn 50  $\mu\text{m}$ ), ble første gang funnet i Devon. Hvis en plante lager haploide mikro- og megasporer kalles sporeveggene henholdsvis **mikrosporangier** og **megasporangier**. Til forskjell fra de homosporer plantene lager de heterosporer to typer gametofytter, henholdsvis **mikrogametofytt** og **megagametofytt**. Celledelinger i mikrosporen gir en mikrogametofytt med anteridier som lager sperm. Megasporer danner en megagametofytt med arkegonier som inneholder egg. En annen forskjell mellom homosporer og heterosporer er at gametofytten lages på utsiden av sporeveggen ved spiringen hos de homosporer, men på innsiden av sporeveggen hos de heterosporer. Når egget er modent åpnes en spalte slik at spermceller kan komme fram til egget.

Heterosporer er forløperen for frø i gymnospermer og blomsterplanter.

## Mosene - de første landplanter

Bryofytter er (*Bryophyta*) er ikkevaskulære planter og omfatter moser, levermoser og nålkapselmoser.

## Ekte moser (*Bryophyta*)

Mosene har en vekstform hvor hele planten danner lave tuer og de foretrekker fuktige habitater. Det er ikke det samme behov for langdistansetransport hos moser, og mosene mangler avansert ledningsvev med xylem (vedvev) med lignin, samt floem (silvev). Transporten skjer ved diffusjon og osmose, og det begrenser størrelsen på mosene. Hos de mest avansert mosene som bjørnemose er det ledningsvevsceller kalt hydroider og leptoider (gr. *leptos* - tynn, fin). Det finnes ca. 9000 nålevende arter moser. Moseplanten er ikke-vaskulær og består av en stengellignende struktur med bladlignende utvekster bestående av ett lag udifferensierte celler, unntatt ved midtnerven. Moser er festet til bakken med rhizoider. Strukturene i moseplanten er ikke homologe med rot, stengel og blad hos vaskulære planter.

Mosene har et flercellet gametangium, og sterile celler omgir og beskytter gametene. Algene har encellet gametangium. Det befruktete egget gir en zygote som vokser til et beskyttet flercellet embryo. Gametofyttgenerasjonen er den haploide fasen som gir haploide gameter. To gameter fusjonerer og danner sporofyttgenerasjonen som lager haploide sporer via meiose. Den haploide gametofytten lager hannlige gametangier (anteridier) som lager sperm, samt hunnlige gametangier (arkegonier) som lager egg. Gametangiene befinner seg på toppen av moseplanten. Mange moser har atskilte hann- og hunnmoser, men hann og hunn kan også befinne seg på samme mose. Spermceller med flagell er avhengig av vann eller insekter for å komme over til arkegoniene hvor sperm svømmer inn arkegoniehalsen som skiller ut spermtiltrekkene stoffer. Sporofytten vokser opp på toppen av den hunnlige gametofytten. Den første tiden er sporofytten grønn og utfører fotosyntese, deretter styrker den ut. En fot fester gametofytten og består i tillegg av en seta (stilk) og en kapsel med sporogene celler. Kapslen kan være dekket av en kopp (kalyptra). Sporofytten har sporogene celler (sporemorceller) som ved meiose danner sporer. En spore vokser opp til et filament (protonema) som ligner en alge. Protonema danner knopper og vokser opp til en grønn gametofytt. Mosene er med å hindrer erosjon.

## Levermoser (*Hepatophyta*)

Det er ca. 6000 nålevende arter som lever på fuktig jord. Levermosene har et flatt thallus med rhizoider. Noen har bladlingende bald med ett lag udifferensierte celler, og en "stengel" med rhizoider. Levermosene mangler spalteåpninger (stomata), men har porer på overflaten. Den seksuelle formeringen skjer via arkegonier og anteridier på en haploid gametofytt. Hos noen levermoser finnes gametangiene på arkegoniforer og anteridioforer. En regndråpe fører sperm over til arkegoniet. Zygoten danner et embryo som vokser opp til en sporofytt som er festet på gametofytten. Sporofytten består av fot, seta og kapsel med sporogene celler som via meiose gir sporer. Vev fra arkegoniet omgir kapselen. En spore spirer til en ungt gametofytt og det finnes hannlige og hunnlige gametofytter. Aseksuelt kan levermosene formere seg fra groknopper (gemmae, ent. gemma) i koppformete

strukturer på thallus. Utvekster fra thallus kan strekke seg og danne et uavhengig thallus. Det er funnet rester av levermoser i 400 millioner år gamle kulleier.

## Nålkapselmoser (*Anthocerophyta*)

Det finnes ca. 100 nålevende arter som lever i forstyrrete habitater. Thallus ligner det man finner hos levermosene, men de har bare en stor kloroplast i hver celle. Moser og levermoser har mange kloroplaster per celle. Etter befruktning vokser det opp en nålformet sporofytt. En gametofytt lagere flere sporofytter. Det skjer meiose i hver sporangium. Sporene kommer ut i spalte på toppen av sporofytten som fortsetter å vokse fra basis.

## Karsporeplanter - frøløse vaskulære planter (*Pteridophyta*)

Karsporeplantene utviklet seg for 420 millioner år siden fra midten av Silur.

Karsporeplantene har to typer blad: mikroyfill og makroyfill. Hos bregnene er det en flerårig sporofytt som er dominerende i størrelse, i motsetning til mosene. Bregnene har rhizom, og blader som kalles fronder. Tidligere lette man etter "bregnefrø", men man fant ikke noe. Derimot observerte man støvet fra svarte eller brune streker (nå kalt sori) under bregneblad. Linné mente at "pulveret" så ut som pollen. Malpighi og Grew undersøkte "pulveret" i mikroskop. Sporer dannes på områder på frondene som utvikler sporangier. En samling sporangier kalles **sori** (ent. sorus), og hvert sori inneholder hundrevis av kuleformede sporangier med en tynn stilk. Det er ca. 64 sporer i hver sporekapsel, og det går et tykt segmentert bånd, **annulus**, omkring kapselen som skyter ut sporene som en katapult. Hos noen arter er hvert sori dekket av et **indusium** som beskytter sporangiene under. Sisselrot mangler indusium, og *Adiantum* har et falskt indusium dannet fra kanten av fronden. I sporangiet er det sporogene celler som via meiose danner haploide sporer. Lindsay oppdaget i 1794 at det var mulig å få nye bregner fra "bregnefrø", og han sendte slike "bregnefrø" til Joseph Banks i London. Men hvis støvet under bladene var "frø", hvor var så pollen? En spore spirer og danner ved mitose en gametofytt (prothallus). I 1844 oppdaget Karl von Nägeli at på undersiden av de grønnfargete tynne membranformede flate hjerteformede skjellene (bregneprothalliene) som kom fra sporene så var det runde vorter eller papiller. Samme type papiller var blitt funnet hos moser og levermoser. Nägeli fant at i noen av papillene var det mørke spiralfilamenter, og når våte papiller brast kom det ut spiralfilamenter som beveget seg mot en annen type papiller. Hos karsporeplantene vokser det opp en gametofytt fra en spore. En spore er en celle. Gametofyttfasen er en seksuell generasjon som lager kjønns-celler. Sporofyttfasen kommer fra en zygote.

Bregnegametofytten (prothallus) mangler ledningsvev og er festet til bakken med rhizoider, og produserer både arkegonier og anteridier på undersiden. Arkegoniet har en eggcelle. Sperm-celler med flagell svømmer fra et nærliggende prothallus over til arkegoniet, ned arkegoniehalsen og inn til egget. Egg og sperm fusjonerer og det dannes en zygote. Zygoten danner en sporofytt. Sporofytten vokser opp på gametofytten, prothallus dør deretter og det er dannet en selvstendig sporofytt.

Bregnene står evolusjonsmessig nærmere frøplantene sammenlignet med

kråkefotplantene. Lykofyttene er monofyletiske (Lycophytina) og bregner og frøplanter inngår i gruppen med megefayll (Euphyllophytina) (Schneider et al. 2004).

## Psilofytter (*Psilophyta*)

12 nålevende arter som mangler røtter og blad, og sporehuset er inndelt i rom. *Psilotum* som vokser i tropiske og subtropiske områder har dikotom forgreining av en stengel med fotosyntese og sporangier samlet i synangier. Sporene er bønneformete og ikke runde som hos de første landplantene. Det dannes små runde sporangier i enden av stengelgreinene. Haploide sporer spirer til et haploid ikke fotosyntetiserende prothallus som vokser under jorda sammen med mykorrhiza. *Psilotum* står nær *Tmesipteris* som vokser i Australia som en epifytt på trebregner. Psilofytter og sneller er egentlig bregner.

## Sneller (*Equisetopsida*) (l. *equus* - hest; *seta* - bust, kort stivt hårstrå)

15 nålevende arter som vokser i fuktig habitat. Minner om halen på en hest (eng. horsetails). Har rot, hul stengel og kranser med små blad (reduert megafyll) i ringer festet til nodier. I enden av stengelen dannes en konglelignende strobilus. (-*opsida* - klasse). Snellene er egentlig bregner, og i slekt med arter i kongsbregnefamilien (Osmundaceae, orden Osmundales) og Marattiaceae (orden Marattiales).

## Kråkefotplanter/lykofytter (*Lycophyta*) (gr. *lycos* - ulv; *pous* - fot)

Lykofyttene har sporangier på oversiden av blad (mikrofyll) eller i aksilen mellom blad og stengel. Dette er forskjellig fra bregnene som har sporer på undersiden av blad. Dessuten har lykofyttene enkle blad (mikrofyll) med en nerve og uten bladgap, mens bregnene har fronder (makrofyll). Bladgap vil si et gap i det vaskulære vevet der hvor bladet går ut fra stengelen, og gapet er fylt med parenkymceller. Nålevende lykofytter er små planter med skjelllignende blad (mikrofyll). Dagens kråkefotplanter er små planter som dvergjamne (*Selaginella*) i ordenen Selaginnales, kråkefot (*Lycopodium*) i ordenen Lycopodiales og brasmegras (*Isoetes*) i ordenen Isoetales. Brasmegras er en vannplante med kormuslignende jordstengel, hvorfra det kommer opprette smale torne- eller grasformete blad i spiral. Modifiserte blad kalt sporofyll bærer enten makrosporangier eller mikrosporangier på oversiden (adaksialt) av bladbasis. Bladene hos brasmegras har fire luftkanaler som frakter karbondioksid fra bunnsedimentene opp i bladet, og på den måten unngår de problemet med den lave diffusjonshastigheten for gasser i vann sammenlignet med luft. Både Selaginnales og Isoetales inneholder heterospore arter. Tidligere var kråkefotplantene trelignende planter, bl.a. skjelltrær (lepidodrendrider). Sporene hos lykofyttene spirer i mørke og blir til underjordiske prothaller uten klorofyll, og de lever i symbiose med sopp.

*Selaginella* er heterospor med en strobilus med to typer sporangier:

1. Makrosporangier som inneholder megasporocytter (megasporemorceller) som ved meiose danner store megasporer. Megasporene danner en hunnlig gametofytt med egg i arkegonier, men dette skjer innenfor sporeveggen, dvs. det dannes ingen frittlevende gametofytt.

2. Mikrosporangier som inneholder mikrosporocytter (mikrosporemorceller) som ved meiose danner mikrosporer. Mikrosporene danner en hannlig gametofytt med spermceller i anteridier. Hvert anteridium lager mangle spermceller.

Etter et spermcellene har befruktet egg vokser den unge sporofytten ut av den hunnelige gametofytten.

## Frøplantene (*Spermatophyta*)

Det skjedde en overgang fra heterosporer til frø. Hos bartrærne var det ikke bare forskjell i størrelsen på sporene, men de ble atskilt på planten, med mikrosporer og makrosporer i henholdsvis **pollenkongler** og **frøkongler**. En fåcellet mikrogametofytt (pollenkorn) inneholder spermceller i en pollenslange som brukes til å befrukte frøemnet. Det skjer abort av tre av megasporene og en megaspore som overlever, og gir utvikling av et frøemne. Sporangiet blir i tillegg omgitt av integumenter som gir utvikling av frøskall. I spissen av integumentene er det en åpning kalt mikropyle som fører inn til et pollenkammer. Hos gymnospermene skiller frøemnet ut en pollinderingsdråpe fra nedbrytning av integumentene, som pollen spredt med vinden kan feste seg i. Pollen blir overført direkte til frøemnet hos gymnospermene, men via arr og griffel hos angiospermene. Hos heterospore og homosporer kommer sporene ut av sporangiene, men hos frøplantene blir den funksjonelle megasporen holdt innenfor sporangieveggen.

Pollen er forskjellig fra sporer ved hvordan de avgir gameter. Mens mikrosporene gir gameter med flagell som svømmer til arkegoniet fra proksimal ende, vokser pollenslangen ut fra distal ende i pollenkorset.

Hos planter skjer meiosen i spesielle celler kalt **sporemorceller** og resultatet er haploide sporer, de første cellene i gametofyttgenerasjonen. Sporene fusjonerer ikke som gameter, men deler seg ved mitose og gir en flercellet haploid gametofytt. Gametene (egg og spermceller) lages av gametofytten ved mitose. Når gametene fusjonerer danner de en **zygote**, den første cellen til sporofyttgenerasjonen.

Hos de dekkfrøete blomsterplantene (*Angiospermophyta*) består gametofytten av noen få celler (embryosekken og pollenkorset).

Frøemnet med embryosekk tilsvarer den frittlevende gametofytt hos bregner (prothallus). Embryosekken har åtte kjerner dannet ved tre mitotiske kjernedelingene av en megaspore. Megasporen kommer fra en meiose fra opprinnelige fire megasporemorceller. Haploid gametofyttgenerasjon etterfulgt av en diploid sporofyttgenerasjon. Hos plantene forekommer egne hann- og hunnplanter selv om tøkønnete er vel så vanlig. Sakkat pollen (l. *saccus* - sekk) har luftsekker som hjelper til under vindspredning. Pollen kunne ha med lang spalte (suture), og klebrig pollen kunne feste seg. Pollen har en ytre vegg kalt eksine, med tektum og kolumella, og en indre intine. Angiospermene har tradisjonelt vært delt i en- og tofrøbladete planter. Nå delt i to monofyletiske grupper monokoter, og eudikoter som omfatter de fleste, men ikke alle tofrøbladete, og har pollen med tre spalter (aperturer). Pollen med tre spirefurer har lettere for å spire på arret, siden dette øker

sannsynligheten for at en av furene vender ned mot arret. Den andre gruppen tofrøbladete er magnoliidene med pollen med en apertur. De tofrøbladete plantene utviklet seg først. Enfrøbladete planter utviklet seg fra tofrøbladete planter for 135-75 millioner år siden.

**Dobbel befruktning** hvor både sentralkjerne, som danner triploid endosperm, og eggcellen blir befruktet med hver sin spermkjerne, sikrer at bare de frøemnene hvor egget er blitt befruktet fylles med opplagsnæring. Etter befruktning blir frøemne (megasporangium) og omgivende vev til et frø. Integumentene (sporofyttvev) som omgir megasporangiet blir til frøskall. Dobbel befruktning ga frø med opplagsnæring som lettere kunne etablere seg. Frøene er attraktive for dyrene som deltar i spredning av frøene samtidig som opplagsnæringen og den tilhørende frukten ga grunnlag for videre utvikling av pattedyrene.

Gymnospermene (**nakenfrøete**) har ingen fruktknutevegg og frøet blir liggende på et kongleskjell. Angiospermene (**dekkfrøete**) har en fruktknutevegg som omgir fruktknuten som inneholder ett eller flere frøemner. Angiospermene lager frø inne i en frukt, som gir beskyttelse under frøutviklingen og frukten kan delta i spredning av frøene. Det er generasjonsveksling, sporofytten dominerer i størrelse, gametofytten er blitt mikroskopisk og er fullstendig avhengig av sporofytten, og befruktningen er mindre avhengig av vann. *Drimys piperata* har et bladformet fruktblad. Både gymnospermer og angiospermer er heterospore.

Plantene har utviklet seg over mer enn 450 millioner år fra flercellede grønnalger. Plantene ble terrestriske og kolonisert land i overgangen Silur til Devon. For 300 millioner år dannet trær store skoger. Gras hadde sin opprinnelse for ca. 65 millioner år siden. Noen arter er stabile og morfologisk like i millioner av år f.eks. *Ginkgo*, bregner og *Cycas*, og kan eksistere i små populasjoner. Evolusjon er små forandringer over tid, men det kan skje rask artsdannelse avbrutt av stabile perioder (punktuert likevekt). 266.000 arter planter er kjent. Det er ca. 250.000 -300.000 vaskulære planter og 16.000 moser.

Vaskulære planter (karplanter) (*Trachaeophyta*) omfatter karsporeplanter og frøplanter. Mosene og de vaskulære plantene fikk atskilte utviklingslinjer for lang tid tilbake. Mosene levde på fuktige steder og hadde ikke tilpasset seg fullstendig til et liv på land. Mosene hadde ikke nok styrkevev og nok velutviklede transportsystem, og manglet røtter for å kunne vokse på tørrere habitater. Den andre store utviklingslinjen går fra planter som produserte sporer til de som laget frø. De første vaskulære plantene laget bare sporer. Frø var en usedvanlig vellykket spredningsenhet og inneholdt en flercellet liten plante (embryo) omgitt av opplagsnæring og beskyttet av et frøskall. Frø har også betydning for utvikling av menneskelig sivilisasjon. Frøene kunne samles og lagres tørt.

## Bartrær (*Coniferophyta*)

Bruker furu (*Pinus*) som eksempel. Bartrærne er eviggrønne, unntatt lerk (*Larix*), har nåleformete blad, harpiks og trakeider, men mangler vedrør. De er monoike med atskilte hann og hunn på forskjellig sted på samme plante. Megasporer og mikrosporer dannes på forskjellige kongler. Pollenkonglene med sporofyll er en bladlignende struktur med sporganier på undersiden. Ved basis av hvert sporofyll er

det to mikrosporangier med mange mikrosporocytter (mikrosporemorceller). Hver mikrosporocyt danner ved meiose fire haploide mikrosporer. Pollenkorn består av generativ celle og vegetativ celle (tubecelle som danner pollenslange), og to celler degenererer. To luftsekker gir oppdrift av pollenkornt. Frøkonglen (hunnkonglen) er et modifisert greinsystem. Hvert kongleskjell har to frøemner (megasporangier) på overflaten. I hvert megasporangium gir meiose av en megasporocyt fire haploide megasporer. Tre av megasporer desintegrerer, mens den fjerde deler seg mitotisk og danner en hunnlig gametofytt som inneholder et egg i et arkegonium. Frøemne produserer en klebrig dråpe hvor pollen lander under pollenspredningen om våren. Pollenkonglen forsvinner. Pollen utvikler en pollenslange som vokser gjennom megasporangiet til egget i arkegoniet. Pollenkorn med pollenslange er den hannlige gametofytten. Det er den vegetative cellen (tubecellen) som danner pollenslangen. Den generative cellen kommer inn i pollenslangen, deler seg og danner en stilkcelle og en kroppscelle. Kroppscellen deler seg og danner to ubevegelige spermceller som blir frigitt nær egget. En av spermcellene fusjonerer med egget og danner en zygote. Den andre spermcellen desintegrerer. Embryo bestående av embryo, embryokudd og embryorot og flere kimblad er begravet i den haploide hunnlige gametofyttvevet som blir næringsvev i det modne frø. Integumenter danner frøskall som omgir embryo og næringsvevet. Det går lang tid fra pollinering til befruktning. Ved pollineringen er hunnkonglen umoden, og det har ikke skjedd meiose av megasporocytten. Etter at megasporen er dannet mer enn et år i forveien blir det dannet et egg i arkegoniet. Imens vokser pollenslangen sakte gjennom megasporangiet til arkegoniet. Befruktning skjer ca. 15 måneder etter pollinering. Frøutviklingen tar flere måneder. Den hannlige gametofytten lager ikke anteridier og spermcellene er ikke avhengig av vann for å komme fram til egget. En ikkebevegelig sperm blir fraktet via pollenslangen fram til egget, en tilpasning til liv på land.

## Konglepalmer/cycadeer (*Cycadophyta*)

Utviklet seg i Trias for 248 millioner år siden. 140 nålevende arter i tropiske og subtropiske områder, men mange er utdødde. Har sammensatte blad og en tønneformet stamme. Dioiske planter med frøkongler på hunnplanter og pollenkongler på hannplanter. Sperm har en hårlignende flagell, en rest fra den tid da sperm svømte fra anteridium til arkegonium. Nå er det vind eller insekter som frakter pollen som vokser ut i en pollenslange.

## Ginkofytter (*Ginkgophyta*)

*Ginkgo biloba* er den eneste gjenlevende arten. Har vifteformete blad med høstfarger. Har spiselige frø og dyrkes i Ø-Kina. Treet er herdig og tåler luftforurensning og plantes i nåtidens byer. Arten er dioisk med egne hann og hunntrær, men det er hanntrærne som plantes, fordi hunntrærne har frø med et kjøttfylt ytre som gir en ubehagelig lukt av harsknet smør (smørsyre). Lukten kan muligens skremme vekk frøspisere. Spermceller med flageller spres med vinden. Frøene ligger eksponert. Ekstrakt fra blad brukes medisinsk.

## Gnetofytter (*Gnetophyta*)

Består av tre slekter med 70 arter. *Gnetum* har eksponerte frø. *Ephedra* har pollenkongler i nodiene, og vokser i tørre områder. Noen *Ephedra* har grønn stengel og små blad. Inneholder stoffet efedrin som aktiverer hjerte og øker blodtrykket. *Welwitschia* vokser i SV-Afrika og har en lang pelerot. Har to blad som vokser hele tiden, men det ser ut som flere. Kongler langs kanten. Hos gnetofyttene finnes vedrørselementer. *Ephedra* og *Gnetum* har dobbel befruktning, men det dannes en ekstra zygoten istedet for endosperm, og den andre zygoten desintegrerer.

## Blomsterplanter (*Magnoliophyta*)

Deles i klassen enfrøbladete (*Liliopsida*) som omfatter gras, palmer, løk, liljer og orkidéer, og de tofrøbladete plantene (*Magnoliopsida*). Hos blomsterplantene vokser fruktveggen til en frukt som beskytter frøet og hindrer uttørking når frøet vokser og sørger for spredning. Blomsterplantene med dobbel befruktning har stor reproduktiv suksess og dominerer jorda i stort antall. Brede blad samler mye sollys, og bladverket kastes av ved tørke og kulde og derfor kunne blomsterplantene også innta økologiske nisjer som var ugjestmilde en del av året. Opplagsnæring for flerårige planter finnes i jordstengel (rhizom) eller rot. Kaktus tåler tørke, stengelen sørger for vannlagring og fotosyntese, og nålene er omdannede blad som beskytter mot plantespisere.

Det går en utviklingslinje fra karsporeplanter til progymnospermer med megafyll og sekundært xylem. *Archaeopteris* er en progymnosperm mellom sporeplantene og frøplantene. Mikrosporene ble omdannet til pollen, og megasporangium ble til frøemne. Frøplantene utviklet seg uavhengig av hverandre og flere ganger fra Devon for 360 millioner år siden. *Ginkgo* finnes 200 millioner år siden. Progymnospermene hadde utviklingslinjer til bartrærne og en annen linje førte fram til frøbregner og ginkgofytter. *Emplectopteris* er en frøbregne som hadde frø fra bregnelignende blad. De eldste blomsterplantene er kjent fra Jura-Kritt for 125 - 145 millioner år siden.

Fra Silur kan man observere trakeider med veggfortykkelser og plantene kunne stå oppreist og var tilpasset tørke. Dette var de første landplantene fra Silur-Devon som var små planter. Alger og moser levde nær vannkanten før de vaskulære plantene. Det man ser etter i fossiler er ledningsvev (xylem), kutikula, sporer med en eller spalte/porer, og spalteåpninger på blad.

Man har antatt at *Cooksonia*, ca. halvmeter høy, var blant de første vaskulære plantene fra midten av Silur. *Cooksonia* hadde dikotom forgreining med sporangier med sporer i spissen. Det var ingen blader, men hele den grønne stengelen kunne utføre fotosyntese. *Cooksonia* manglet røtter, men var festet med rhizom, en forlengelse av stengelen. Monopodial foregreining som ble utviklet under midten av Devon var en mer avansert greiningsmønster.

*Rhynia* var en ca. 20 cm høy plante festet til jorda med et rhizom, var oppreist og dikotomt forgreinet med sporangier i spissen av greinene. *Rhynia* hadde en stele med trakeider sentralt plassert omgitt av floem (sentrark protostele) *Rhynia* ble funnet i Rhynie Chert i Aberdeenshire i Skotland, et sted som inneholder plantefossiler fra nedre Devon, bl.a. *Aglaophyton*, *Asteroxylon* og *Horneophyton*. Rhyniofytterne vokste sannsynligvis i myrer og på andre fuktige steder.



*Zosterophyllum* er et eksempel på en mer avansert plante som hadde runde eller ovale sporangier på små stilker lateralt på stengelen, og ikke i enden (terminalt) av stilkene som *Cooksonia* og *Aglaophyton*. *Zosterophyllum* fantes fra nedre Devon, hadde ikke røtter, men på stammen hadde den grønne tornelignende utvekster som var forløperen til blader. Fra *Zosterophyllum* kunne det gå en utviklingslinje til kråkefotplantene (lykofyttene), som hadde sporangiene på oversiden av mikrofyll eller i hjørnet mellom stengel og mikrofyll. Hos *Zosterophyllum* hadde også grønne greiner som kom opp fra basis, og som manglet sporangier og utførte fotosyntese. *Baragwanathia* fra Australiadelen av Gondwana hadde lang stengel med rhizom, og var en primitiv kråkefotplante.

I *Trimerophytina* forekom arter som *Trimerophyton* og *Psilophyton*. *Psilophyton* hadde rikere forgreining med vegetative og reproduktive greiner, var små planter og fantes i midten av Devon. Sporangiene var samlet i hoper på enden av greiner. Tornelignende utvekster fantes på stengelen. De vaskulære plante (trakeofyttene) med trakeider deles i *Rhyniopsida* med *Rhynia* og *Eutracheophyta*.

*Eutracheophyta* deles i:

1) *Lycophytina* hvor sporangiene er plassert lateralt på en bladløs stamme f.eks. *Zosterophyllum* og *Baragwanathia* (*Zosterophylloidsida*). *Lycopsida* med mikrofyll med sporangier i aksil.

2) *Euphylllophytina* som utviklet seg til planter med monopodial forgreining (hovedstengel med sidegreiner) f.eks. *Psilophyton*, ga bregner, frøplanter og snelleplanter (sphenopsider). Fossiler fra *Euphylllophytina* finnes i N-Amerika, Grønland, Kina, og Skandinavia var plassert ved tropiske strøk ved ekvator.

## Planter i jordas oldtid (Palaeozoikum) Silur- Devon - Karbon - Perm

De mer avanserte sporeplantene som utviklet seg under Devon var kråkefotplanter, snelleplanter, bregner og progymnospermer. Alle disse hadde blader og mer eller mindre velutviklede røtter. Noen av disse utviklet seg til frøplanter. Noen hadde ved og kunne bli høye trær. Det fantes sporeproduserende trær for 380 til 290 millioner år siden.

**Kråkefotplanter** (lykopsider) omfattet store deler av all skog i Karbon og har gitt opphav til store kulleier. Disse plantene hadde tydelig differensiering i ekte røtter, stengel og blad. De hadde lange tynne blader utformet som mikrofyll med en sentral midtnerve plassert i spiral på stammen. Det fantes store treformete kråkefotplanter som *Lepidodendron*, (gr. *lepidó* - skjell; *dendron* - tre) opptil 30 m høye, med den øvre delen bestående av en greinet krone med mikrofyll uten stilk, og en velutviklet greinet rot. Sporene kom fra konglelignende strobuli på de øvre greinene i kronen. De var heterospore med modifiserte sporeproduserende blad, sporofyll, i heliks samlet i kongler med en sentralakse, plassert i enden av greiner. På overflaten av hvert sporofyll var det ett sporehus med enten megasporer (8-16 per sporehus) eller mikrosporor. Mega- og mikrosporor kunne være plassert på samme eller forskjellige strobuli. Noen bar sporer bare en gang i slutten av livssyklus, jfr. dagens

blomsterplanter *Agave*, *Puya* og noen bambusarter. Stammen hadde sekundært xylem. Hvert skjell på stammen var en bladpute som stod i spiraler eller vertikale rader. Skjellene var en opphøyet pute hvor eldre blad var festet og det gikk ut en ledningsstreng i bladet. Disse bladputene er forskjellige fra bladarr fordi de var laget av grønt fotosyntetiserende vev dekket av kutikula med spalteåninger, altså en grønnfarget stamme. *Lepidodendron* hadde et spesielt rotsystem kalt rhizomorf, hvor smårøttene var plassert (rhizotaxis) på samme måte som blader (fyllotaxis). Man tenker seg at smårøttene var homologe med blad og at de kunne absorbere karbondioksid fra sumpene de vokste i, på samme måte som dagens brasmegras (*Isoetes*). *Chaloneria* var også en treformet kråkefotplante. Hos noen er sporofyll samlet i kongler (strobuli). Stelen er av type exarch protostele, bestående av en sentral kjerne med xylem omgitt av floem. Exark vil si at protoxylemet ligger ytterst i periferien av xylemet, og metafloemet ligger innenfor. Kråkefotplantene hadde mer avanserte reproduktive organer enn rhyniofytterne. Rhyniofytterne hadde endestilte sporangier, men hos kråkefotplantene ble de flyttet til vinkelen mellom et blad og stengelen. Sporangiene kunne finnes i samlinger kalt kongler. Det utviklet seg to forskjellige sporangier, en hunnlig som lagde makrosporer og en hannlig som lagde mikrosporer.

**Snelleplanter** (Sphenopsider/Equisetopsider) dannet sammen med kråkefotplanter skoger i Karbon. Treformete kjempesneller med mikrofyll i ring ved nodier som calamittene (*Calamites*), og hadde sporene i kongler. Både calamittene og snellene hadde kongler i spissen av stengel eller greiner. Calamittene hadde modifiserte blad, brakter i konglen, men slike brakter mangler hos snellene (*Equisetum*). Calamittene ble også trelignende ved at stengelen ble tykkere, dette er også forskjellig fra *Equisetum*. Snellene har tydelig internodier og nodier og internodiene var hule. De var homospor og hadde rhizom. De lignet på dagens sneller (*Equisetum*), bortsett fra størrelsen og bladene kunne være mer velutviklet. Snellene inneholder kiselkrystaller som gjør dem lite attraktive for beitedyr. *Sphenophyllum* var en liten snelleplante som også døde ut. Ordner med utdødde arter er Sphenophyllales, Hyeniales og Calamitales, mens de nålevende finnes i ordenen Equisetales. De reproduktive strukturene var samlet i endestilte kongler. Nålevende har sporer med elaterer. Veksten skjer fra en apikalcelle i meristemet og planten strekker seg via interkalære meristemer. Reproduktive deler er samlet i en strobilus. Rundt marginen er det en ring med sirkulære kanaler (carnialkanaler), i tillegg finnes større luftkanaler i cortex. Arter kunne være *Annularia* og *Calamostachys*.

**Bregner** (Filicopsider) er en variert gruppe planter fra Devon og Karbon, og omfatter både nålevende og utryddete arter. I enkelte nisjer kan bregnene fremdeles dominere vegetasjonen. Bregnene er sporeplanter, som kråkefotplanter og sneller. *Zygopteris* i Zygoteridales var en homospor bregne som døde ut. Den hadde protostele med en marg med parenkym og trakeider. Det var også homospor bregner i ordenen Marattiales med arter som *Marattia* hvor sporangiene var sammen i grupper (synangier). Bregnene har ikke sporangier i kongler, men i stedet sporangiene i små samlinger på rekker under store oppdelte blad. *Psaronius* (Marattiaceae) var trebregner fra Karbon med store finnete blad (**fronder**) i en krone i toppen av en ugreinet stamme som kunne bli opptil 10 meter høy. De var homospor med sporangier i samling, og hadde protostele eller aktinostele.

*Psaronius* hadde en kraftig utviklet rotmantel som gikk opp på stammen og som var et substrat for epifytter. *Tempskya* var en fossil trebregne fra Kritt som hadde blad langs stammen.

Ordenen Filicales med de ekte bregnene er den ordenen som dominerer i dag. De er homosporer og har sporer på stilkete leptosporangier med annulus. Plasseringen av sporangier i sori. De første representantene for denne ordenen fantes i Karbon. De fleste av bregnene man fant i Paleozoikum eksisterer ikke i dag, unntatt *Marattia* og *Angiopteris* og de moderne artene i *Filicales*. Bregnene har store blad som utvikles fra et rhizom med adventivrøtter. Stelen kan være sifonostele utviklet fra protostele eller diktyostele. Sifonostelen gir marg og bladgap. Fra Devon og tidlig Karbon fantes artene *Cladoxylon* (Cladoxylales), *Stauropteris* (Stauropteridales) og *Metaclepsydropsis* (Zygopteridales). De fleste av nålevende bregner, avledete leptosporangiate, er av ung evolusjonær opprinnelse og oppstod i sein Kritt for 75 millioner år siden, og er således yngre enn blomsterplantene (140 millioner år gamle) og gymnospermene (230 millioner år gamle). Imidlertid kan trebregner (begerbregnefamilien (Cyatheaceae) og Dicksoniaceae), Gleicheniaceae, kongsbregnefamilien (Osmundaceae) og hinnebregnefamilien (Hymenophyllaceae), såkalte basale leptosporangiate bregner, føre evolusjonshistorien tilbake til Perm for 270 millioner år siden.

**Progymnospermer** er alle utdødd, men omfatter ordenene Aneurophytales med de mest primitive artene, Archaeopteridales med *Callixylon*, og Protopytales. Fantest i Devon til Karbon og laget sporer. Hadde anatomi som gymnospermer og var ca. 8 m høye trær, men med bregnelignende reproduksjon. Det fantes både homosporer og heterosporer progymnospermer. De hadde blader som minnet om bregneblad, men var spiralstilt. Hos progymnospermene skjedde det en overgang fra sporebærende til frøbærende planter. *Archaeopteris* var et tre med greiner i spiral på den øvre del av stammen. (ikke forveksl med øglefuglen *Archaeopterix*). *Archaeopteris* hadde eustele som omga en marg, sekundært xylem og floem, velutviklede røtter, samt fertile sporangier som produserte sporer og sterile brede blad. Progymnospermene utviklet seg sannsynligvis fra trimerofytter. De første gymnospermene som hadde frø utviklet seg fra seint i Devon.

**Frøbregner** (Pteridospermer) hadde bregnelignende blad, treaktig stamme og fantes i Karbon til Perm. *Medullosa* i ordenen Medullosales var dikotomt forgreinet, kunne bli 10 m høye, og hadde megafyllfronder med bladstilk. I stammen var det sekundært xylem på innsiden av primært xylem, noe som er forskjellig fra dagens trær. De hadde harpikskanaler. Frøet var omgitt av et integument og de hadde mikropyle og pollenkammer. Pollenorganer fantes på de bregnelignende blad. Trær som lagde frø var pteridospermer og cordaitter. Andre ordner med utdødde frøbregner var Lyginopteridales med *Lyginopteris* og Callistophytales med *Callistophyton*. *Lyginopteris* hadde en stamme med tolaget båndformet cortex (diktyoxylon cortex). De hadde også sekundært xylem. *Callistophyton* var små klatreplanter med dikotome fronder. De hadde mer avansert reproduksjonssystem med små frøemner og organer som produserte pollen.

**Cordaitter** (*Cordaites*) i ordenen Cordaitales fantes i Karbon til Perm, og var trær og busker med opptil 30 meter høy stamme med greining fra toppen. De hadde

sekundært xylem omkring en marg. Bladene var lange tungeformete/nåleformete plassert i spiral, og med parallell nervatur. Spalteåpningene satt i lengderekker. Cordaittene hadde atskilte frøkongler og pollenkongler, sistnevnte med mikrosporogangier i hjørnet av brakter (modifiserte blad) med spiralplassering og som ga monosaccat pollen.

Nær Paleozoikum skjedde det store endringer. Kullsumper omtrent forsvant fra den nordlige halvkule, men bestod på den sydlige halvkule i kullsumpskoger i Gondwanaland hvor trebregner og frøbregner ga opphav til tykke lag med kull, f.eks. *Glossopteris* og *Gangomopteris*. I Perm skjedde det klimaendringer. Bartrærne (Coniferophyta) ble mer dominerende i Perm og vokste på tørrere områder, mens frøbregnene ble mindre vanlig. Ginkgofytter finnes i Perm.

## Plantene i jordas mellomtid (Mesozoikum) i Trias - Jura - Kritt

Kråkefotplanter og sneller fikk mindre utbredelse i Mesozoikum. Dominerende i denne perioden var fremdeles bregnene sammen med frøbregner, trebregner og gymnospermer og cycadéer. De mest primitive gymnospermene var araucarier (*Araucaria*). I dag finnes araucarier på små områder i Australia og S-Amerika. Den største endringen som skjedde under Mesozoikum var den adaptive radiasjonen av angiospermene (blomsterplantene). Fra Trias og Jura finner man plantefosiler som har trekk som minner om blomsterplantene, men først i Kritt finner man sikkert blomsterplanter, som ekspanderte meget raskt og inntok omtrent alle terrestriske habitater. Frøplanter fantes allerede i Devon, mens blomsterplanter dominerer i Kritt. Mange primitive landplanter hadde reproduktive organer samlet i en konge som hos sneller, kråkefotplanter og bartrær. Konglene består av blad med enten hannlig eller hunnlig organ stilt i aksilen. Sporeblad ved basis kunne ha blitt sterile og ble til bergerblad og kronblad. Sporofyll med pollen fikk lang tynn stilk og endestilt sporofyll med frøemne kunne bli til fruktblad hvis internodiene ble kortere. Gymnospermene hadde atskilte hann- og hunnkongler. Første trinn var at hann og hunn måtte være på samme konge eller i nærheten av hverandre. Vindpollinering er tilfeldig. Blomsterplantene inngikk partnerskap med insektene. Naturlig seleksjon har favorisert planter med effektiv insektpollinering. Frø og frukt ble spredd med vind eller dyr. Kritt er en tid for interaksjon mellom insekter og planter. Angiospermene dannet urter i underskogen. Løvtrær og bartrær er fremdeles vindpollinert. Blomsterplantene er evolusjonært unge fra tidlig Kritt ca. 140 millioner år siden og var dominerende i Tertiær for 65 millioner år siden.

### Cycadéer

Hadde en ananaslignende stamme. Cycadéene var dioike med egne hann- og hunnplanter som vokste i tropiske strøk. De hadde finnete evggrønne blad i spissen av en ugreinet tykk stamme. Hos hunnplantene danner lange åpne modifiserte blad megasporofyll med frøemner. Hannplantene har modifiserte blad som mikrosporofyll med pollensekker. Stelen er av typen eustele. Nålevende *Cycas* og *Zamia*.

### Bennettitter

Fra Trias-Kritt. Ligner på cycadéer med lang rachis med finnete blad, som fronder i

spiral fra spissen på en høy stamme. Løvfellende siden de hadde bladarr på stammen. Annerledes epidermis enn *Cycas*. Blomsten hadde blomsterstilk. Enkjønnete og tokjønnete kongler med frø atskilt av interseminalskjell.

### Ginkgofytter

Fra Perm. Nålevende *Ginkgo biloba* fra Kina. Løvfellende ca. 30 m høye trær med greinet stamme. Blad med dikotom forgreinet nervatur. Dioike hvor hanntrær har raklelignende blomster med vindpollinering med monocolpat pollen. Hunntrær med frøemner på opprette stilker og pollineringsdråpe fra mikropyle. Pollen gir to spermceller som frigis i et arkegoniekammer hvor de svømmer til arkegoniet. *Ginkgo* ligner vegetativt på cordaitter og bartrær, men reproduktivt på *Cycas*. Eustele med mye sekundært xylem.

### Glossopteris

*Glossopteris* var treaktige, løvfellende trebregner med tungeformete blad fra jordas mellomtid (Mesozoicum) i Gondwanaland. Reproduktive deler fantes på modifiserte fertile blad, bl.a. samlinger av mikrosporangier. Langt enkelt helt blad med midtnerve og nettformet nervatur. Spalteåpninger på undersiden av blad som hos cycadéer. Ligner på dagens *Araucaria*. Glossopteris-floraen omfattet cykadéer, bregner og cordaitter. *Glossopteris* og *Gangamopteris* finner man fossiler av på den sydlige halvkule og bare i India på den nordlige halvkule. India har seinere drevet nordover. Pungdyr finnes i dag bare i S-Amerika og Australia, noe som indikerer at disse to kontinentene har hengt sammen. *Glossopteris* finner man fra Perm i alle deler av Gondawana.

### Corystospermer

Planter på den sørlige halvkule. *Dicroidium* med sammensatt finnete blad.

### Caytonier

Omfatter *Caytonia* som har cupula med frøemner med pollinering som man finner hos gymnospermer.

### Bartrær

*Swillingtonia* fra Karbon en av de første fossile bartrær som vokste i tørrere områder. Omfatter 7 familier med fossile arter i parentes: Skjellgranfamilien/*Araucariaceae* (*Araucarites*), Gultrefamilien/*Podocarpaceae* (*Rissikia*) og med utbredelse med den sydlige halvkule, einerfamilien/*Cupressaceae*, furufamilien/*Pinaceae* (*Pityostrobus*), druetaksfamilien/*Cephalotaxaceae*, barlindfamilien/*Taxaceae* og sumpsypressfamilien/*Taxoidaceae* (*Metasequoia*). Familien *Cheirolepidaceae* (*Classopollis*) har ingen nålevende arter. Monoike trær med atskilte hann- og hannblomster. Nåleformete blad. Sekundært xylem med trakeider. Pollen med to blærer (luftsekker). Pollen vokser med pollenslange med to spermceller, forskjellig fra cycadéer og ginkgofytter.

Fossil *Utrechia* fra Perm hadde eustele og xylem med trakeider og årringer. Nålformet mikrofyll i spiral på greiner og ligner på dagens *Araucaria*. Hann- og hunnblomster på atskilte skudd.

Blant de fossile angiospermene var det de med få blomsterblad f.eks. *Chloranthaceae*, i dag i pepperfamilien/*Piperaceae* og platanfamilien/*Platanaceae*. Så var det de med mange blomsterblad og tokjønnete blomster i magnoliafamilien/*Magnoliaceae*, *Degeneriaceae* og *Winteraceae*. Fossil *Archaeanthus* fra Kritt hadde spiralplasserte pistiller.

Plantene konkurrerer om lys og plass, og det har vært en evolusjon fra urter til busker og trær for å kunne nå høyest mulig med bladverket. Det var en splitt mellom gymnospermer og angiospermer for 240 millioner år siden i Karbon.

*Amborella trichopoda* i familien *Amborellaceae* er den mest primitive blomsterplante, funnet i Ny-Caledonia

*Archaeofructus* i *Archaeofructaceae* ble i 1998 funnet i Yixian formasjonen fra Juras/Kritt i Liaoning i Kina. Hos disse ca. 125 millioner år gamle vannplantene ender hver grein i en blomst med hann- og hunnblomster på atskilte skudd. De manglet begerblad og kronblad og pollenbærerne var i par. Det kunne skje en utvikling slik at skuddet ble kortere slik at de seksuelle delene av blomsten kom nærmere hverandre. *Archaeofructus* atskiller seg fra både *Amborella* og nøkkeroser. Det har også skjedd en evolusjonær utvikling fra nøkkerosefamilien/*Nymphaeaceae*, stjerneanisfamilien/*Illiciaceae*, *Trimereniaceae*, *Austrobaileyaceae* og *Shisandraceae*.

Blomstene utviklet nektar som belønning for pollinering og dette skapte et avhengighetsforhold mellom planter og pollinerende insekter. Munddelene ble utformet etter hvordan de hentet nektar og pollen, f.eks. sommerfuglene med meget lang oppkveilet sugesnabel som kunne rulles ut. Luktreseptorer og smaksreseptorer for sukker var en livsnødvendighet for insektene som hentet nektar. Kronbladenes og fruktens skiltapparat (lukt, smak og farge) tiltrakk seg dyr med velutviklet syn som pollinerte og spredde frøene.

## Plantene i Cenozoikum

Fra Eocen til Pliocen blir klimaet gradvis kaldere og tørrere. Løvfellende trær utvikles og erstatter eviggrønne. Utvikling av ettårige og toårige er en strategi for å overleve ugunstige klimasesong. *Ginkgo* feller bladene. Bartrærne lerk (*Larix*) og *Metasequoia* feller nålene om vinteren. Planter i tropiske og subtropiske strøk er eviggrønne.

Gras utviklet seg i Palaeocen tidlig i Eocene for 65-50 millioner år siden. De omfatter nå ca. 10.000 arter som dekker et stort areal. Med interkalært meristem tåler gras godt beiting, men ga også mulighet for beitende pattedyr. Cellulose og lignin er tungt nedbrytbart, og nedbrytningen av cellulose skjedde i en fermentor med hjelp av mikroorganismer. Gras inneholder silisiumkrystaller som beskytter mot beiting, og tåler også tørke og brann uten at meristemet ødelegges. Gras dekker nå grassletter som savanner (Afrika), stepper (Eurasia), prærie (N-Amerika), pampas (Argentina) og grassveld (S-Afrika). Middelhavsflora med sklerofyllblad som tåler tørke finnes i Middelhavsland, langs California og Chile, S-Afrika, S-Australia med våt og kald vinter og tørr og varm sommer. På tundra uten trær dominerer starr (*Carex*), myrull (*Eriophorum*), vier (*Salix*) og bjerk (*Betula*). Ørken og ørkenplanter finnes i de subtropiske høytrykksbeltene ved 30° nord og syd for ekvator. CAM-

planter og C4-planter favoriseres av høy temperatur, høy solinnstråling og tørke. Tørke i Miocen ga utvikling av C4-plantene, som også hadde en fordel ved lavere konsentrasjon av karbondioksid i atmosfæren. CAM -planter finnes kaktusfamilien/*Cactaceae*, svalerotfamilien/*Asclepiadaceae*, vortemelkfamilien/*Euphorbiaceae*, ananasfamilien/*Bromeliaceae* og orkidéfamilien/*Orchidaceae*. C4-planter finnes i halvgrasfamilien/*Cyperacaceae*, amarantfamilien/*Amaranthaceae*, meldefamilien/*Chenopodiaceae*, vortemelkfamilien/*Euphorbiaceae*, og portulakkfamilien/*Portulaccaceae*. Det har ikke skjedd noen tilsvarende massutryddelse av planter som hos. Istider ga **biorefugier**.

Primitiv egenskap	Avledet egenskap
Frie blomsterblad	Sammenvokste blomsterblad
Apokarp fruktknute	Synkarp fruktknute
Radiærsymmetrisk (aktinomorf)	Zygomorf
Enkelt blomsterdekke	Dobbelt blomsterdekke
Insektpollinerte planter	Vindpollinerte planter
Store blomster	Uanseelige blomster
Undersittende blomst	Omkring- og oversittende blomst
Stort antall blomsterdeler plassert i spiral.	Færre blomsterdeler plassert i krans

Levende fossile planter er araucarier, *Metasequoia* en slektning til nålevende *Sequoia* som ble funnet i Kina, og *Gingko biloba* overlevde pga. av planting i Buddhisttempler i Kina.

## Temperaturendringer

Innholdet av oksygenisotopene  $^{18}\text{O}_2$  og  $^{16}\text{O}_2$  i vann varierer med temperaturen og innholdet av  $^{18}\text{O}_2$  er størst i havvann hvis det er varmt siden den lettere isotopen fordampes lettere. Kan også undersøke dette forholdet i kalsiumkarbonat. Ocean Drilling Program er et internasjonalt forskningsprosjekt som skal skaffe informasjon om havbunnen. Under Jura og Kritt var det en oppvarming av atmosfæren. Avkjøling i Miocen ga Antarktis, og temperaturfall i Pliocen.

## Evolusjon av dyreriket

I overgangen 1700-1800 tallet kjente man til relativt få fossiler. Kjente paleontologer var franskmannen Georges Cuvier (1769-1832) som innførte komparativ anatomi, det vil si sammenligning av skjeletter og kroppsstrukturer fra forskjellige dyregrupper med mål å finne likheter og forskjeller. Cuvier studerte mammuter fra den frose tundraen i Sibir, mastodonter og *Megatherium* fra S-Amerika (*Notes on the species of living and fossil elephants* (1796)). Cuvier hadde en teori om utryddelse av arter med jevne mellomrom, gjort av en gud. I England arbeidet Richard Owen (1804-1892) som ble en av Darwins kritikere, og var visstnok ingen sympatisk mann. Owen studerte bl.a. *Iguanodon* og *Megalosaurus*, og var den som innførte navnet dinosaurer/skrekkgøler (*deinos*- fryktfull stor, *sauros* - øgle). Owen beskrev den første fossile fuglen som ble funnet i Bayern i 1861: *Archaeopteryx*.

## Prekambrium

I Prekambrium var det stromatolitter. Det finnes fossiler, grafitt og karbonrester. Eonet Proterozokum er fra 2.5 til 1 milliard år siden. Neoproterozoikum starter fra 1 milliarder år siden. Det fantes komplekse organismer mer enn 100 millioner år før Kambrium. I 1946 ble det ved Ediacaran hills i ødemarken 50 mil nord for Adelaide ble det funnet meget gamle fossiler. Ediacara-organismene ble utryddet mellom Prekambrium og Kambrium.

## Paleozoikum - Oldtid (Kambrium, Ordovicium, Silur, Devon, Karbon og Perm)

Det var Roderick Impey Murchison (1792-1871) som ga navnet Perm. Perm er en by på vestsiden av Uralfjellene, på grensen mellom Europa og Asia. Silur fikk navn etter fjell i Wales, et navn fra en gammel stamme i Wales. Sammen med Adam Sedgwick (1789-1873) ga han navnet Devon, etter Devonshire. I Perm-Karbon var det høy konsentrasjon av karbondioksid.

## Kambrium - adaptive radiasjon av den marine fauna (544-495 mill.år)



I Kambrium var det en voldsom utvikling av marine dyregrupper og organismer: inartikulate brachiopoder, svamper, muslinger, snegler, sjøanemoner, maneter, priapulider, trilobitter, pigghuder, leddyr (arthropoder) med segmentert skjelett, urbløtdyr (*Monoplacophora*), graptolitter, foraminiferer, blekksprut (*Cephalopoda*), skallus (*Polyplacophora*) og hemichordater. Trilobittene overlevde til enden av Paleozen hvor det skjedde massutryddelse. Den store oppblomstringen av nye arter og nye kroppsformer kalles den **Kambriske eksplosjon**, og representerer en evolusjonær eksperimentering med livsformer, et konglomerat med nye arter og alle typer skapninger, opprinnelsen til de fleste av dagens arter. En av hypotesene for denne oppblomstringen er **oksygenanrikningshypotesen**. Trilobitter er et utdødd leddyr som dominerte i Kambrium. Utdødd er også archaeocyathidene som stod nær svampene. **Arehaeocyathider** som dannet rev var suspensjonsspisere. **Burgess Shale** er en berømt lokalitet med fossiler i skifer (Burgessskifer) fra British Columbia ved Rocky Mountains, oppdaget i 1907 av Charles Doolittle Walcott som samlet på trilobitter, med fauna fra midten av Kambrium. Her finnes fossiler av alle dyregrupper og bløte dyr uten noe spesielt skjelett i form av karbonavtrykk. *Pikaia graciliens* er en tidlig ormlignende chordadyr med ryggstreng (en primitiv ryggstøyle) funnet i skiferbruddene Burgess Shale. Burgess Shale ble også berømt pga Stephen Jay Gould sin bok *Wonderful life*. *Opabina* hadde fem øyne og en klo som ble brukt til å samle mat. Maotianshan Hills i **Chengjiang** i Yunnanprovinsen i Sør-Kina har en rik fossilfauna fra Paleozoikum, bl.a. fra tidlig Kambrium. Chengjiang-faunaen med bl.a. *Microdictyon* er flere millioner år eldre enn Burgess Shale-faunaen. Mye land og kontinenter var på denne tiden dekket av vann.

Fytoplankton er fundamentet i næringsnett og fantes allerede i Prekambrium. Nekton er svømmende dyr. Mikroskopiske encellede dekket av harde plater og deler. En gruppe encellede alger/fytoplankton var **acritarcher** som det finnes fossiler fra som er 1.6 milliarder år gamle, men de hadde sin største utbredelse for ca. 850 millioner år siden. De inneholdt cellulose og finnes fra Prekambrium. Acritarchene, som også hadde cyster, var mat for invertbrater.

*Anomalocaris* (gr. *anomalos* - ulik, irregulær, l. *caris* - reke) var et predaterende svømmende leddyr fra Kambrium som kunne bli opptil en meter lang. På hode hadde den gripevedheng som kunne brukes til å fange bytte. **Priapulider** var ormlignende predaterende leddyr som levde i Kambrium f.eks. *Ottoia*.

I Kambrium blir superkontinentet oppdelt i Laurentia (Grønland og Alaska), Siberia, Baltika og Gondwanaland (Afrika, Australia, S-Amerika, Arabia, India).

## Ordovicium (495-443 mill. år)

I Ordovicium var det adaptiv radiasjon av zooplankton (graptolitter), blekksprut/perlebåter (nautiloider), sjøliljer, sjøpinnsvin, sjøstjerner, artikulerte brachiopoder, bryozooer, hornkoraller, tabulate koraller, muslinger, og snegler. Stromatoporoider var svamper med skjelett av kalsitt. Det finnes gravespor etter gravende organismer på havbunnen.

**Brachiopodene** hadde skall av apatitt/kalsiumfosfat ( $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH})\text{F}$ ) og kitin som ikke er hengslet (inartikulate brachiopoder). I Ordovicium kom det brachiopoder med skall av kalk som var hengslet (artikulerte brachiopoder), og både muskler og

hengsletenner holdt skallene sammen. I skallene var det en åpning hvor det kom ut en stilk som de var festet med. Brachiopodene ligner muslinger, men er helt forskjellig bygget opp, med annerledes kroppssymmetri. Lophophoren består av to spiralformete armer dekket av cilier som fører vann inn og ut av skjellet (filterspisere, suspensjonsspisere) og denne lophophoren ble mer velutviklet og tilpasset under evolusjonen hos de forskjellige brachiopodene.

I Ordovicium var det epifauna med bryozooer, koraller, kjempeblekksprut, brachiopoder med forskjellige filtreringer og tentakler/nesleceller (koraller). Bryozooer er kolonier med lophophorer som fanger opp næringspartikler i vannet. Muslinger (*Bivalvia*) har gjeller og pigghudene får armer, sjøstjerner. I Paleozoikum var det dyr kalt **graptolitter** (skrive på fjell). Graptolittene hadde et proteinskjelett, og fantes både planktonisk og bentisk i kolonier. Graptolittene var mest vanlig i Ordovicium og Silur, og ser ut som små løvsagblad. Kalsiumkarbonat utfelt i vann ga hardbunn, og det fantes grunne sjøer. Det fantes panserrundmunner (*Ostracodermi*) armert med beinplater og uten kjever og tenner, samt kjeveløse conodonte (*Conodonta*). Fra svamper finner man rester etter spikler av kisel eller kalsiumkarbonat. Koraller ble etter hvert også dominerende i Ordovicium. Det vi vanligvis forbinder med koraller er korallrev bygget opp av hermatypiske koraller i symbiose med encellede protistalger med fotosyntese (zooxanthellae). Det er lite som tyder på at det i Ordovicium fantes zooxanthellae. På dypere vann finnes imidlertid ahermatypiske koraller som ikke bygger opp rev. Kambrium hadde archaocyathider som lagde rev. I Silur og Devon var det tabulate koraller (*Favosites*) og svamper (stromatoporoider) som bygget opp rev. Det fantes også rugose koraller som levde enkeltvis eller i kolonier. Rugose koraller hadde polyppene delt opp i rom vha. septa, men disse deltok ikke i oppbyggingen av rev. Imidlertid forsvant både tabulate og rugose koraller i slutten av Perm.

I Ordovicium til Silur var nautuloide blekksprut og eurypterider viktige predatorer. **Nautiloide blekksprut** hadde adaptiv radiasjon i Ordovicium. Noen former var flere meter store, men sannsynligvis dårlige svømmere som levde nær bunnen.

I Paleozoikum fantes det stilkete pigghuder. Pigghudene hadde en adaptiv radiasjon i Kambrium og Ordovicium. De mest vanlige pigghudene var blastoidene fra Perm og rhombiferaner og diploporaner som var vanlig i Ordovicium og Silur. Alle disse hadde korte stilker. Tekalplatene av kalk hadde på toppen vedheng, brachioler, som samlet fødepartikler fra vannet. Sjøliljer (crinoider) utviklet seg fra Ordovicium til Holocen. De hadde en lang stilk og hadde forskjeller i matinnsamlingsapparat og armer. I slutten av både Perm og Ordovicium (global istid) var det ny masseutryddelse av marine livsformer. På slutten av Devon var det også en masseutryddelse (Frasnian-Famennian ekstinksjon).

I Ordovicium lå Baltica inkludert Norge mellom S-polen og ekvator, men beveget seg nordover. Gondwanaland var isdekket og det nåværende Afrika lå på Sydpolen. Havnivået synker.

## Silur (443 - 417 mill. år)

Kjeveløse fisk utvikler seg videre og man finner de første kjevefiskene. Utviklingen av kjever hadde stor betydning. De terrestre plantene gjorde at dyr kunne kolonisere

land og det var dyr som pustet i luft. Det var leddyr (artropoder), tusenbein og detritusspisere. **Eurypterider** var predatorer skorpionlignende artropoder på havbunnen i Orovicium og Silur. Eurypteridene, sjøskorpioner, og kjempekreps kunne svømme, hadde mange klør og kunne bli opptil 1 meter lange. Det skjedde adaptiv radiasjon av graptolitter. Korallrev ble dannet av rugose og tabulate koraller, samt stromatoporoide svamper. I Silur kolliderer Laurentia og Baltica. I samme klasse som eurypteridene var dolkhalene (*Limulus*) som var leddyr som finnes som "levende fossil" idag.

## Devon (417 - 354 mill. år)

Devon er fiskenes tidsalder. De første fiskene var kjeveløse og fantes fra Ordovicium til Devon. Munnen var et rundt hull og ble brukt til å suge slam og vann og vannet ble presset ut av gjelleåpninger hvor gjellene ble brukt til både filtrering av mat og respirasjon. I Devon skjer det utvikling av planter og leddyr på land. Trær i vannkanten slapp blad i vannet, og ga nye nisjer. Lunger kunne utvikle seg fra utvekster fra tarmen eller fra svømmeblære. Lungefisk og frosk puster med kinnene (buccal pusting, l. *bucca* - kinn). Gulvet i munnen senkes og luft suges inn. Munnen lukkes, gulvet heves og presser luft ned i lungene som et supplement til gjellene for dyrene som levde i vannkanten mot land.

**Kjeveløse fisk** hørte til *Agnatha* og hadde mange gjeller, hver med sin egen åpning. I Devon skjer en eksplosiv radiasjon av kjevafisk som kan tygge og bite. Det finnes salamanderlignende amfibier (labyrinthodoner), samt i Devon utvikles også **bruskfiskene** (*Chondrichthyes*) og **beinfiskene** (*Osteichthyes*). Haier og skater er bruskfisk og har bare bein i tennene og i hudplater (dermale dentikler) føles som sandpapir, og bein ved kanten av finner. Beinfiskene manglet armeringen som placodermene og hadde istedet lette skjell med en beinaktig dermalkjerne. Disse skjellene er forskjellig fra skjellene hos reptiler som kommer fra epidermis, på samme måte som våre fingerne. Beinfiskene har en indre struktur av bein, indre gjeller støttet opp av bruskstaver, samt har hale-, rygg- og bukfinner. Malle, steinbit og havkatt er eksempler på fisk fra nåtiden som sekundært har mistet skjellene, og har noe kutan respirasjon. Fiskene kan deles i **kvastfinnefisk** (*Sarcopterygii*), omfatter lungefisk (*Dipnoi*) og kvastfinnefisk (*Coelacanthiformes*), samt **rhipidistier** (*Rhipidistia*). De strålefinnete fisk har tynne parallelle bein støtter finnene. Kvastfinnefiskene har større kjøttfulle finner. Strålefinnete fisk (*Actinopterygii*) var effektive svømmere og hadde stor suksess og utvikler seg i Trias. Strålefinnete fisk har tynne bein ut fra kroppen som støtter finnene eks. *Cheirolepis*.

Det skjer størst endring i munn og finner og hvor disse var festet. Kjevengslet flyttet seg nedover i munnen

Virveldyrene (**vertebratene**) er dyr med en ryggstøyle av brusk eller bein. Vertebratene (*Vertebrata*) er en rekke som hører med til ryggstrengdyrene (*Chordata*). Andre dyrerikker blant ryggstrengdyrene er kappedyr (*Tunicata*) og lansettfisker (*Cephalochordata*). Synapomorfier som er karakteristisk for alle chordadyrene er gjellespalter, en ryggstreng (notokord) som er en stiv stav som går gjennom hele kroppen. En dorsal ryggnerve og en hale. Alle vertebratene har

bein og tenner laget av apatitt. De første vertebratene var kjeveløse fisk fra Devon. **Panserrundmunner (ostracodermer) (*Ostracodermi*)** manglet kjever og kraftig bitt eks. *Pteraspis* og *Hemicyclaspis*. Panserrundmunnene hadde utviklet parrete finner som ga bedre stabilitet i vannet. Kjeveløse panserrundmunner var vanlige fra Ordovicium til sein Devon (450-375 millioner år siden). De fleste levde på sjøbunnen og var suspensjons- eller mudderspiserere. Munnen var rund eller spalteformet. Vannet kom inn gjennom munnen og ut gjennom gjellespaltene. Panserrundmunnene hadde en hud dekket av beinplater, et tidlig stadium i forbeining hvor cellene i bindevevet skiller ut kalsium og fosfat som danner et hardt kalsiumfosfat. Hos de kjeveløse fiskene utførte gjellene gassutveksling, mens svelgapparatet med spalter ble opprettholdt. Panserrundmunner og de kjeveløse forsvinner i Devon.

**Pigghaier (*Acanthodii*)** var de første fiskene som hadde kroppen dekket av skjell i stedet for beinplater. F.eks. *Climatius* hadde mange og parvise finner med torner. Pigghaiene hadde kjever og en hypotese går ut på at kjevene har utviklet seg fra gjellebuer som fungerte som støtte for gjellene som tok opp oksygen og næringspartikler fra vannet. Pigghaiene hadde adaptiv radiasjon i både salt- og ferskvann, men døde ut i slutten av Devon.

Plater dekket framdelen av fiskekroppen. Fra de kjeveløse fiskene utviklet det seg andre kjeveløse **vertebrater**. I dag lever niøye og slimål, begge som parasitter. Slimål har tenner dannet av strukturproteinet keratin.

Kjevefisk utviklet seg fra en linje av panserrundmunnene. Bruskevvet mellom gjellene ble mer utviklet til gjellebuer, og styrket oppdelingen mellom gjellekammerene. Gjellebuene beveget seg fremover på hodet og ble plassert like bak munnen. Skjelettet til kjevene utviklet seg fra to par med skjelettstaver som befant seg mellom gjellespaltene nær munnen. Beina i hver bue er hengslet nær senter slik at nedre halvdel blir en halvdel av øvre kjeve. Munnen kunne derved åpnes og lukkes omkring denne hengslen. Gradvis utviklet det seg tenner. De kjeveløse fiskene hadde fra 7-9 gjellebuer, mens dagens fisk har fem. Gjellebuen foran første gjellespalte ga støtte for munnen og gjellebuene hadde ledd. Etter hvert utvikles første gjellebue til kjevebue. Kjevefiskene utkonkurrerte etter hvert de kjeveløse.

Devon var tidsperioden for utvikling av fiskene. Fiskene fikk to par med finner og sammen med en hale ga dette gode manøvreringsegenskaper. Kjever og parvise finner var et viktig steg i utviklingen av vertebratene. Panserhaier (**placodermer**)(gr. *plakos* - flat rund plate; *derma* - hud) var de mest primitive fiskene med kjever, og levde både i salt- og ferskvann. De kunne bli fra en til ti meter lange. Hodet og halsen var dekket av store beinplater. De var predatorer, men manglet tenner, og beinplatene i kjevene fungerte som tenner. Det var det første skjelettbeinet mellom gjellespaltene som ga opphav til kjevene, med en øvre og nedre del. Hos primitive hai var ikke kjevene festet til skallen. Musklene som lukker kjevene og de som lukker gjellespaltene er like. Haiene hadde små **hudtenner**, dentikler, som ga huden en ru overflate. Bein er hardere og lettere enn brusk. Hudtennene var bygget opp som tenner med tannbein. Tenner på primitive haier ligner hudtennene, og hudtenner rundt munnen har sannsynligvis utviklet seg til vanlige tenner i munnen. Haiene ble vanlig i Devon. Panserhaiene døde ut etter ca. 50 millioner år, mens haiene med bruskskjelett som var samtidige, lever fremdeles 400 millioner etter. Panserrundmunner og pigghaiene forsvant i begynnelsen av Karbon for 360

millioner år siden.

Den mest primitive formen for lunger hos fisk er i form av et ventralt par med utposninger i den fremre delen av svelget, og blir beholdt i denne posisjonen hos lungefisk og afrikanske bikir som kan gulpe luft. Beinfiskene har i dag svømmeblære, som er en struktur uten forbindelse med svelget og fungerer til oppdrift og lydproduksjon. Svømmeblæren regulerer gasstrykket og derved oppdriften slik at fisken kan tilpasse seg en viss dybde. Haiene med åpne gjellespalter er avhengig av å svømme kontinuerlig for å få vann til å passere gjellene, mens moderne fisk bruker gjellebuene til å heve og lukke forsiden av svelget, og derved åpnes og lukkes gjellespaltene. Ved å ta vann gjennom munnen og ut gjennom gjellespaltene kunne fisken derved stå rolig i vannmassene. Australsk lungefisk (*Neoceratodus*) ligner mye på *Ceratodus* som levde i Trias.

Skallen hos fisk er lateralt sammentrykt, og består av mange bein, inkludert et sett som omslutter gjellene. Ryggvirvlene hos fisk er like og har ikke strukturer (*zygapophysis*) som brukes til å binde sammen virvlene. Ryggvirvlene hos de fleste fisk er bikonkave (hule både foran og bak), og passer derfor ikke inn i hverandre. Bruskstaven (notochord) som er felles for alle chordater går gjennom ryggspylen som en støttestruktur, men er redusert til en serie små stykker mellom ryggvirvlene hos mange avansert fisk. Skulderbeltet består av flere bein som danner leddforbindelse med den bakre delen av beina som støtter gjellene. Skulderblad (*scapula*) og ravnenebbeinet (*coracoid*) er homologe med bein i skulderen hos amfibier, og fugl, men revnenebbeinet blir tilbakedannet hos pattedyrene og danner hos pattedyrene bare en utvekst på skulderbladet (ravnenebbet). En rekke små bein støtter finnene som får sin form ved en serie med hornstråler hos bruskfisk og beinstråler hos beinfisk, og ribbein støtter opp halen og halefinnen som brukes til framdrift. En serie med små porer står i forbindelse med sidelinjen som er et sanseorgan som går fra hodet og bakover og detekterer vibrasjoner i vannet. Hjertet har to kamre, men dette kan ikke observeres fra fossilene. Eggene til beinfisk har ingen ytre beskyttelse og tørker raskt ut i luft.

De første tetrapod

**Conodonte** (*Conodonts*) var ålelignende dyr hvor man finner rester av mikroskopiske små kjeve- og tannlignende fossiler bestående av kalkapaptitt, samme stoff som i bein. Conodontene hadde sin utbredelse i 300 år i Kambrium-Trias havet. Dette var organismer som levde lenge før landdyr og fisk. Akkurat som for dinosaurerne har vi ingen nålevende former, slik at vi må gjette oss til hvordan de har sett ut. Conodontene var sannsynligvis vertebrater. **Ammonitter** (*Ammonoidea*) var blekksprut med et ytre spiralformet skall som i Devon utviklet fra nautiloidene. Ammonittene døde ut på slutten av Mesozoikum, sammen med dinosaurerne. *Edrioaster* var en kulerund oldtidspigghud, mens *Orophocrinus stelliformis* var en sjøliljelignende pigghud.

I Devon kolliderer Laurentia, Avalonia og Baltica og danner Euramerika. På slutten av Devon er det nye istider.

## Tetrapoder og dyreliv på land

Dyrene utviklet seg på land i flere trinn. Siden dyr er bevegelige kan de forflytte seg

tilbake til vannet. Leddyrene (artropodene) er de eldste landlevende dyrene fra øvre Silur bestående av edderkoppdyr og tusenbein, midd, myrapoder og pseudoskorpioner.

Det er vanskeligere å finne fossiler fra landlevende former enn fra marine miljøer. Fossiler laget på land i dammer el.l. blir lettere erodert vekk. Vi har ikke så fullstendige fossilrekker for de terrestre som for marine dyr. Utviklingen til landlevende former kunne skje langs to utviklingsveier: enten fra saltvann til land eller fra saltvann via ferskvann til land.

Det skjer en utvikling av tetrapoder, vertebrater som kunne bevege seg med fire lemmer med tær på land. Det går forbindelseslinje, dog ikke direkte, fra kvastfinnefisk og lungefisk til tetrapodene. Kvastfinnefiskene hadde for- og baklemmer støtte opp av finnestråler (kvastfinner). Kvastfinnene kunne brukes til bevegelse på et fast underlag, og utviklet seg til lemmer hos tetrapodene, selv om dagens kvastfinnefisk lever i dyphavet. Finnene var ikke nok til å heve kroppen fra underlaget, men knokler i finnene utviklet seg til fingre og tær. Lungefisk lever i ferskvann og kan tåle ekstrem tørke ved å grave seg ned i mudder. Slamkryper (*Periophthalmus*) er en nålevende kutlingfisk som lever i sump- og brakkvannseustarier i tropene og som beveger seg opp på land. Vi antar at alle ikke-amniote terrestre tetrapoder hører med til en klade. Krypdyr, fugl og pattedyr er amniote terrestre dyr som utviklet seg i sein Devon, og som alle har **amniote egg** med homologe membraner (*amnion* og *chorion*). Fosteret ligger innenfor amnion festet til en stor plommesekk hos fugl, men hos pattedyr er plommesekken liten. Fra plommestilken går hinnen allantois ut mot eggeskallet hos fugl og sørger for gassdiffusjon. Hos pattedyrene deltar allantois i næringsopptak og har blodårer til livmorveggen. Morkaken (placenta) gjør at ungene kan vokse seg store inne i pattedyrhunnen. Lemmer og tær ble først utviklet i vann, også hos dyr som ikke ble forløpere for de seinere terrestre vertebratene. Det fantes flere typer tetrapoder i Karbon og en linje fører fram til amfibiene salamandere, ormepadder, padder, frosk, samt utdødde urpadder/panserpadder (fiskepadder) (*Ichtyostega*) og akvatiske **temnospondyler** (*Temnospondyli*). Temnospondylene hadde ryggvirvler som var satt sammen av leddete stykker, samt hadde fire tær på framføttene og 5 tær på bakføttene. *Eryops* var ofte på land og var karnivor med skarpe tenner, inkludert hjørnetenner. *Anrhacosauria* hadde flat skalle og hadde fem tær foran og bak. F.eks. *Eucritta* (*Baphetidae*) hadde nøkkelhullformet øyehule. Disse dyrene kunne høre lyd fra vibrasjoner i bakken, men ikke via lufta.

Det skjer overgang fra en gruppe avanserte kvastfinnefisk til terrestriske tetrapoder, bl.a. *Osteolepis* fra gruppen *Osteolepiformes* som tilhører ordenen rhipidister (*Rhipidistia*), og som var en predator med skarpe tenner som levde i ferskvann i fra midten til sein Devon. Føtter med tær ble utviklet i vann. Ved basis av bryst- og bukfinner er det strukturer som er homologe med bein i armer og legger hos tetrapodene. I Devon hadde fiskene etablert seg i alle akvatiske habitater. Den eneste overlevende kvastfinnefisk er *Latimeria chalumnae*, som ble funnet utenfor Komorene ved Madagaskar i 1938. *Latimeria menadoensis* ble funnet utenfor kysten av N-Sulawesi, Indonesia, i 1998. Kvastfinnefiskene av type rhipidistier f.eks. *Eusthenopteron* levde i ferskvann i elver og elvedeltaer, og hadde en beinskalle som de første amfibiene. *Eusthenopteron* hadde ekte indre nesebor (*choanae*) i fronten av ganen med åpning til munnhulen. Neseborene var en del av et system hvor vann vasket over luktorganet, men tok ikke del i aerob respirasjon før dyrene

var på land. For effektivt å skaffe seg mat og parringspartnere skjer det en utvikling av luktorganet som henger sammen med en utvidelse av den fremre delen av hjernen. Indre nesebor mangler hos kvastfinnefiskene, men finnes hos tetrapodene. *Eusthenopteron* hadde to ryggfinner, brystfinne, bukfinne, gattfinne og halefinne, men hånd- og fingerbein er ennå ikke utviklet. *Panderichthys*, funnet i Latvia og *Elpistostege*, funnet i Kanada, fra ordenen (*Panderichthyidae*), var avkvatiske kvastfinnefisk fra sein Devon som manglet de to ryggfinnene og gattfinnene, og hadde altså bare brystfinner og bukfinner og halefinne, men disse var redusert i størrelse. Skallen var flatere enn hos *Eusthenopteron*, og øynene er plassert mer dorsalt. Ryggraden var støttet opp av en ryggstreng av brus, og fremdeles var det mange skallebein, samt hadde sidelinje og lemmer uten hender og føtter. Andre kvastfinnefisk utviklet seg til dypvannsformer.

Hvorfor skulle kvastfinnefiskene og lungefiskene på land? Solvarme kunne gi økt metabolisme som under forutsetning av nok mat kunne gi raskere vekst og reproduksjon. På land var det ingen predatorer. Det kunne finnes invertebrater på land som de kunne spise. Kvastfinnefiskene hadde både gjeller og lunger. Lungene ga mulighet for å utnytte oksygen i lufta. Tykke finner kunne brukes til å forflytte seg fra en dam til en annen. Finnene utviklet seg til korte legger og beina i finnene passer godt overens med beina hos amfibier. Nyttige egenskaper for fiskene i deres miljø. De første tetrapodene var muligens karnivore. På samme vis som rhyniofytter måtte de ha gradvis overgang til land. De største forandringene for amfibiene var bein i skjelett, bein i finner, ryggstøtte og bryst- og bekken.

De første vertebratene var amfibier fra sent i Devon som tilbrakte deler av livet på land. *Ichtyostega stensioei* (gr. *ichthyos* - en fisk; *stegos* - dekke, tak) var en tetrapod panserpadde med 5 tær, og som manglet indre gjeller. Mange av skjelettdelene bl.a. skallen er likt det man finner hos kvastfiskene, men med noe færre skallebein og skallen er flat. I skallen var det åpning til to øyne og til en pinealøye midt på hodet. Kroppen var lang og fiskelignende, og de blir også kalt fiskepadder. Lemmene var korte og hadde hender og føtter slik at dyret kunne dra seg over mudderbankene og finne mat. Skjelettet var kraftig nok til å kunne bevege seg på land. Andre panserpadder var *Mastodonsaurus* med klumpet form og *Archegosaurus* med lang snute. *Archegosaurus* hører med til *Labyrinthodontia* som hadde indre labyrinter i tennene. *Acanthostega gunnari* hadde indre gjeller og levde i elver. Hos begge var det leddtapper (zygapofyser) som koblet sammen ryggvirvlene og ribbeina blir tykkere, men mangler tydelig occipital kondyle som støtter skallen på ryggraden. Amfibiene dekket av slimet hud har imidlertid ikke noen velutviklet beskyttelse mot uttørking. Amfibiene må tilbake til vann for å legge egg, og de befructede egg er omgitt av en geleaktig masse. En larve klekkes i vannet fra egget og rumpetrollstadiet gjennomgår metamorfose for å danne det voksne dyret, som deretter beveger seg opp på land.

Fisk registrerer vannbevegelser vha sidelinjeorganet på kroppen som består av væskefylte rør. Sidelinjeorganet er ubrukelig og lite velegnet på land. Amfibiene utviklet et øre for å registrere lufttrykk hvor tympanalmembranen (tromhinnen) var strekt over ørehullet i beinet bak på skallen. Bevegelser i tromhinnen måtte transporteres til det indre av skallen for å komme i kontakt med nervefibre og dette ble gjort av ett enkelt ørebein, stigbøylen. Dette beinet støtter gjellene like bak

kjevenerne og kalles den hyomandibulære buen. Den hyomandibulære bruskkveve er tredje gjellebue hos primitive fisk og blir ørebeinet, stigbøylen, i tetrapode vertebrater. Denne beveger seg forover gjennom evolusjonen av fisker og blir støtte og gir styrke i hengsleområdet til kjevenerne og avstiver den øvre kjeven mot hjerneboksen. Skallen blir mer dorsiventral flat. Gjelleåpningene mellom kjevebuene og hyomandibulær bue blir mindre, beveger seg oppover og blir til respirasjonsrøret (åndehull) i mer avanserte fisk. Hos amfibier blir som nevnt den øvre delen av fiskenes tungebue, hyomandibulært bein som støtter gjellene, til ørebeinet stigbøylen. Respirasjonsrøret blir øretrompeten (eustachiske rør) i amfibier. De optiske egenskapene i luft og vann er forskjellig, og dette får betydning for utvikling av øynene. Gjellene er ubrukelig i luft. Vannet er med å støtte opp innvollene i kroppene, men på land kreves det en annen anatomi for å støtte innvollene og til å bevege seg på land i luft. Dyrene på land må kunne beskytte seg mot uttørring. Bein i bryst og bekkenbeltet som er koblet til lemmene blir styrket. Beina i skallen reduseres, bl.a. beina i tilknytning til gjellene. Beina som omgir ryggstøtten, samt ribbeina, blir tykkere og sterkere. Sener danner forbindelse mellom ryggvirvlene og reggstrengens betydning i ryggraden reduseres. Hos fisk er disse beina svake siden fisken holdes oppe og støttes av vannet. Hos amfibier blir de mer velutviklet med feste for muskler. Halen og haleledd reduseres.

Reptilene (krypdyrene) var i mindre grad avhengig av vann. Kroppsskjellene beskyttet og hindret uttørring, men viktigst var at reproduksjonen kunne skje uavhengig av vann vha av amniote egg. De amniote organismene, med et amniot egg med embryo og næringsrik plomme samt to sekker, er søstertakson til amfibiene. **Amnion** er et væskefylt hulrom med sammensetning som sjøvann som omgir og beskytter embryo. Allantois sørger for gassutveksling og oppsamling av avfall fra metabolismen. Chorion omgir de andre membranene. Egget er dekket av et hardt porøst skall. Embryo er omgitt av vev som sørger for næring og tar hånd om avfall. Det skjer en direkte utvikling til voksent individ og ikke via et larvestadium (rumpetroll) som hos amfibiene. Reptilene manglet ørehull og fikk øret bak på skallen. Beina i skallen reduseres og skallen blir smalere. Skulder og hoftelodd utvikles. Beina ut til siden, men blir lengre og tynnere. Beina i vrist og ankel reduseres og består av tærne 2-3-4-5-3 (fra stortå til lilletå). Reptiler har en eller to temporale (tinning) åpninger. De med ingen åpninger i skallen er mest primitive og disse kalles **anapsider**. De eneste nålevende anapsider er skilpaddene. **Synapsidene** har en åpning (*lateral fenestra*) lavt på siden av skallen i nedre tinning. Dette var pattedyrliknende reptiler og alle har dødd ut, men de ga opphav til pattedyrene. Åpningen blir større hos pattedyrene ettersom tyggemusklene blir mer utviklet. **Diapsidene** har to åpninger/hull over hverandre bak øyehulen, atskilt av beinforbindelse mellom *postorbitale* og skjellbein (*squamosum*). Dinosaurer, krokodiller, slanger, firfiser, og fugler var/er diapsider. De første diapsidene var tetrapoden *Ichthyostega* som kravlet seg fram hvor overarmsbein (*humerus*) og lårbein (*femur*) ble holdt ut fra kroppen parallelt med bakken, mens de lavere beina spolbein (*radius*) og albuebein (*ulna*), skinnebein (*tibia*) og leggbein (*fibula*) sto loddrett i forhold til bakken. Dette var ingen energimessig gunstig bevegelsesform på land. Dessuten blir det vanskeligere å puste og løpe samtidig. Under vann er ikke dette et problem. Diapsidene omfatter **lepidosaurer** (firfiser, slanger, mosasaurer), **archosaurer** (krokodiller, dinosaurer og pterosaurer) og **rhynchosaurer**. **Euryapsidene** har en enkelt åpning høyt på skallen over *postorbitale* og skjellbein (*squamosum*), avledet fra diapsidene. Euryapsidene omfatter ichthyosaurer og



plesiosaurer, og de levde akvatisk.

Amfibiene utviklet seg langs to utviklingsrekker. De store med alligatorlignende hode. De andre vendte tilbake til vannet og bakbeina ble svakere og halen ble svømmeredskap. Reptilene hadde radiasjon under Perm og ble både herbivore og karnivore, og de største gruppene var anapsidene som utviklet seg til synapsider. Diapsidene var få i Perm, men kom til å dominere i Mesozoikum. Synapsidene dominerte i Perm f.eks, **pelycosaurer** med kamøglen og synapsiden *Dimetrodon* som hadde lange bein fra ryggraden hvor det var festet et ryggseil, som beskyttet mot sol. *Brachiosaurus* var en herbivor dinosaur. Eksempler på karnivore dinosaurer er *Allosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Velicoraptor* og *Coelophysis*. Noen av synapsidene overlevde til Perm og ga opphav til therapsider og primitive pattedyr.

Pattedyrlignende krypdyr utviklet seg i Trias og dominerende former var **therapsider**. Therapsidene fikk slankere lemmer som ble plassert under kroppen i stedet for ut til siden som hos krypdyrene. Dette ga en bedre posisjon for løping. Hjernebassen ble større og beina i tærne ble redusert til 2-3-3-3-3. Therapsidene utviklet et hardt sekundært ganetak som gjorde at de kunne puste og spise samtidig. Mye mat var viktig for å kunne opprettholde kropsstemperatur. Tennene i de pattedyr liknende krypdyrene endret seg. Antall tenner ble redusert og festet til kjevebeina, og ikke spredd utover hele ganetaket. Tennene ble differensiert til fortenner i front, hjørnetenner etterfulgt av malende og kuttende kinntenner/jeksler (premolarer og molarer). De andre reptilene hadde omtrent lik utforming av alle tennene. Pattedyrene har bare ett bein som danner underkjeven (*dentale*). Hos krypdyrene har den tannbærende knokkelen i underkjeven (*dentale*) ledd mot et bein i selve kraniet (*squamosum*). Alle krypdyrene har mer enn ett bein i underkjeven og ett av disse, *articulare*, har ledd mot leddbeinet (*quadratum*) i skallen. Therapsidene får større underkjeve, mens *articulare* og leddbeinet blir mindre, og det skjer en gradvis overgang til **pattedyrene**.

Den dominerende gruppe diapsider i Mesozoikum var **thecodontene** på to eller fire bein, som ga opphav til dinosaurerne før slutten av Trias. Thecodontene var ikke spesielt store, hadde lett beinbygning, bakbeina var lengst og kraftigst. Thecodontene ga opphav til de to gruppene med dinosaurer: *Saurischia* og *Ornithischia*.

**Øglehoftedinosaurer** (*Saurischia*) ( gr.*sauros* - firfisle/reptil; *ischion* - hoftebein) hadde bekken (*pelvis*) som andre krypdyr. Underlivsbeinet/skambeinet (*pubis*) foran bekkenet pekte forover. *Coelophysis* har bekken som nåtidens øgler med foroverrettet skambein. Eksempler er *Tyrannosaurus*, *Gigantosaurus*, *Carcharodontosaurus* somvar raske karnivore som beveget seg på to bein. *Argentinosaurus* var en stor herbivor som beveget seg på fire bein. De første dinosaurerne fra Trias gikk på to føtter og var karnivore eller insektivore. Til denne gruppen hørte theropodene og sauropoder. **Sauropodene** ble de største, levde halvveis i vann som ga oppdrift i sumper og laguner, og minnet sikkert litt om store flodhester. *Gigantosaurus* fra Afrika kunne veie 30 tonn. Andre store sauropoder var *Brontosaurus* og *Diplodocus*.

Den andre gruppen dinosaurer var **fuglehoftedinosaurerne** (*Ornithischia*, gr. *ornis* - fugl) som bekken som fugl, med bakovervendt skambein (*pubis*). Ornithishiene var herbivore, de fleste på fire bein. Noen hadde hornet fuglelignende nebb, noen med andenebb f.eks. *Hadrosaurus*. *Ankylosaurus* var en herbivor fuglehoftedinosaur

dekket av armerte plater. Ornithischie herbivore i Jura var **stegosaurer** (*Stegosaurus*), som hadde vertikale beinplater på ryggen og en hale med pigger, og **ankylosaurer** som hadde armerte plater på ryggen. I denne gruppen inngikk også ornithopoder, ceratopsider og pachycephalosaurer. Morrison formasjonen i USA er rike på dinosaurfossiler, bl.a. *Diplodocus*, *Stegosaurus* og *Camarasaurus*. Beina var plassert vertikalt under kroppen.

**Pelycosaurene** var primitive synapsider, eggleggende theropoder, altså ikke krypdyr (reptiler) som har to åpninger i skallen. Pelycosaurene f.eks. *Dimetrodon* med et seil på ryggen levde fra Karbon til Perm. De eneste nålevende synapsidene er pattedyrene. **Pterosaurene** (flyveøglene) var flygende dinosaurlignende archosurer fra Jura-Kritt, en konvergent utvikling sammenlignet med fugler og flaggermus. Vingene var laget av membranformet skinn støttet av lange fingre, bl.a. forlenget fjerde fingerbein. Overarmsbeinet (*humerus*) var kort og kraftig. Pterosaurene var en søstergruppe eller grein i slekt med dinosaurene. Flyveøglen *Pteranodon* var et av de største flyvende dyrene som har levde, hadde hule knokler og et vingespenn på opptil 8 meter. Enda større var kjempflyveøglen *Quetzalcoatlus* som levde i Kritt og hadde et vingespenn på 12 meter. Pterosaurene (*Pterosauria*) deles i to grupper : *Rhamphorincoidea* (eks. *Dimorphodon*) og *Pterodactyloidea*.

Vi kjenner ikke fysiologien til dinosaurene og kan bare spekulere. Ektoterme eller kaldblodige dyr er avhengig av varme utenfra for å få opp temperaturen i kroppen. Endoterme eller varmblodige dyr lager indre varme, men disse blir avhengig av mye mat for å kunne produsere nok varme. Imidlertid kan de innta nisjer hvor klima er kjøligere. Homeoterme dyr har en omtrent konstant kroppstemperatur, mens heteroterme dyr kan ikke regulere kroppstemperaturen og varierer således med omgivelsene. De ektoterme dyrene finnes i området mellom 60° nordlig og sørlig breddegrad., men dinosaurene fantes utenfor dette område og var sannsynligvis endoterme som fugler og pattedyr. Alle endoterme har opprett stilling. Theropoder som raptor var raske predatorer på to bein. Små theropoder hadde fjær, uten å kunne fly og virket sannsynligvis isolerende. De endoterme har spesielle nesebein for å kunne skaffe nok forvarmet luft til metabolismen. Ved Mouynt Kirkpatrick ikke langt fra sydpolen er det funnet fossiler av en en polar karnivor dinosaur, *Cryolophosaurus ellioti*, som levde for 200 millioner år siden mens Antarktis fremdeles var en del av Gondwanaland.

Det er flere teorier om hvordan flyving utviklet seg hos tobeinete lette theropoder fra Jura f.eks. coelurosaurer som *Compsognathus*. Fra treklatrende former som brukte glideflukt for å komme til neste tre både i næringssøk og fluktstrategi for å komme unna predatorer. En annen teori går ut på at fuglene fikk fjær som isolering. Fjær på forlemmene kunne benyttes til glideflukt.

Insekter og små insekter kan forflytte seg med passiv flukt med vind og vindstrømmer, men det er liten kontroll med når og hvor de flyr. Drag er krefter på et objekt i væske eller luft som virker i motsatt retning av bevegelsesretningen. En fallskjermstruktur øker draget og gir saktere fall, en glideflukt. Ved vanlig flyving må dyrene redusere luftmotstanden, og minke vekten med lette og hule bein. Fordelen med flyging er å unngå predatorer, samt forflytte seg raskt til andre nisjer, og fange bytte fra lufta. I bekkenet peker skambeinet (*pubis*) bakover. Formen på beina er tilpasset slag av vingene. Hos fuglene er lårbeinet (*femur*) kort, rettet forover og nedover og ligger skjult inne i kroppen. Skinnbeinet (*tibia*) er langt og rettet bakover

og dekket av fjær. Andre, tredje og fjerde mellomfotsbein har vokst sammen og danner en lang knokkel kalt tars. Første mellomfotbein er festet til tarsen (*tarsometatarsus*). Fuglene har fire tær, den femte har forsvunnet, og første tå er vendt bakover. Overarmsbeinet (*humerus*) er kort, og vingen består mest av underarmsbeinet (*radius*) og albuebeinet (*ulna*) samt modifiserte håndvristbein. Hånden er smal og lang, bestående av tre mellomhåndbein og fingre, 1-3 av de opprinnelige 5. 1 er kort og 2 og 3 er lange og sammenvokst i enden. Hos *Archaeopteryx* var alle disse tre beina frie og ikke sammenvokst. Ønskebeinet (*furcula*) pumper lungene og virker som en fjær som dytter vingene opp igjen etter en flap ned.

Noen av dinosaurene var sannsynligvis varmblodige, raske, og levde i sosiale grupper med sosiale ritualer. Det skjedde en utvikling av karnivore **theropoder** som var saurischier på to bein. Noen av theropodene fra Jura ble svært store karnivore som *Allosaurus* og *Ceratosaurus*. Noen saurischie herbivore utviklet seg til enorme **sauropoder** i Jura (*Apatosaurus*, *Brachiosaurus*; *Camarasaurus*, *Brontosaurus*, *Seismosaurus*, *Suprasaurus*) med fire pillarformete bein, forbeina vanligvis minst kraftige. Sauropodene hadde lang hals og hale, men hodet var lite. Steiner i magen hjalp til med å male opp maten.

Fuglene med varmt blod og de sakte krypende reptilene ser forskjellige ut, men har felles opphav. Fugl er i slekt med dinosaurer (coelurosaurer) bl.a. den karnivore reptilen *Deinonychus*.

Urfuglen *Archaeopteryx*, som levde i Jura for 150 millioner år siden og danner et bindeledd mellom krypdyr og fugl, var en glideflyver på størrelse med en due, med tenner og langbeinet hale, og atskiller seg fra dagens fugler på flere måter. Øglefuglen hadde et skjelett som en rovdinosaur, og den lange halen hadde mange virvler. Den hadde koniske reptiltenner i over- og underkjeven i nebbet, og forlemmer med tre frie fingre som hadde klør. I tillegg hadde den assymmetriske fjær som en fugl, men fjærene på bakkroppen var plassert annerledes symmetrisk ut fra en beinet hale. Brystbeinet (*sternum*) var lite utviklet og kunne ikke gi feste for store flygemuskler. Kragebeinet (*clavicula*) hadde vokst sammen til et gaffelbein/ønskebein (*furcula*) som hos moderne fugl. Skjelettet manglet bein med velutviklede hulrom. Øyehulen til øyet var stort. Det første eksemplaret av *Archaeopteryx* ble funnet i Solnhofen kalkstein i Bayern i 1861, og fraktet til British Museum of Natural History. Moderne fugl har reduserte halevirvler til et halebein, *pygostyle*, som halefjærene går ut fra, og som inneholder en kjertel som brukes til å impregnere fjærene. Fra Kritt i Kina har man i Liaoningprovinsen funnet fossiler av *Sinornis cantensis*, med størrelse som en spurv, og *Confuciusornis* med tannløst nebb som levde for 142 millioner år siden. *Confuciusornis* hadde armer med 3 fingre med klør. *Sinornis* hører med til *Enantioornithes* som omfatter tidlige fugl med tenner, og hvor bein i hånd og vrist ikke er sammenvokst på samme måte som hos moderne fugl (*Neornithes*). Fugl fra Kritt funnet i N-Amerika er *Hesperornis* og *Ichthyornis*. Andre fossile fugler er *Presbyornis* og *Juncitarsus*.

Det er homologi i fjær og skjell, nebb og hornplanter, og både krypdyr og fugl har eggdann. Begge skiller ut tungtoppløselig urinsyre i stedet for urea, og har nasal saltkjertel. De røde blodcellene har cellekjerne. Fleksormuskelen *ambiens* (l. *ambire* - gå rundt), som gjør at tærne griper rundt en grein, finnes bare hos fugl og reptiler. Hos Hoatzin som lever i trær i S-Amerika har ungene klør på to av fingrene, og dette kan også finnes på noen voksne. Andre og tredje tå er atskilt hos reptiler, men

vokser sammen hos fugl, men er atskilt på embryostadiet.

Det å kunne ta i bruk luftrommet ga en ny utviklingstrend hos dyrene. I dag kjenner vi til flyvefisk som kan seile i lufta med utspilte vinger, flyveekorn, pungekorn, flaggermus, fugl og insekter. Kaguang (*Cynocephalus volans*) er en flyvende lemur, et pattedyr med flyvehud mellom for- og bakbeina, og pattedyr som svever har flyvehud mellom fire lemmer, og mellom bakbein og hale hvis hale finnes. Insektene har raske grovstripete muskler.

**Coelurosaurier** omfatter små theropoder som er mer relatert til fugl enn andre theropoder. *Maniraptora* hadde en vrist med halvformet bein som tillot hånden å bevege seg i en flyvelignende bue. Utdødde coelurosaurfamilier er *Caenagnathidae*, *Dromaeosauridae* og *Troodontidae*. Fuglene er etterkommere etter gående og løpende dinosaurer, og en hypotese går ut på at fjær gjorde det lettere å løpe. Kunne vingene ha betydning ved fangst av bytte? Eksempler på fjærdinosaurer er *Archaeoraptor liaoningensis* fra Liaoning i Kina, og *Sinoornithosaurus* og *Beipiaosaurus*.

Dagens reptiler er ektoterme og får varme til biologisk aktivitet fra en ytre kilde. Reptiler som får varme fra sola kalles helioterme, og de er poikioterme når kroppstemperaturen endrer seg etter den ytre temperaturen.

Amfibier, reptiler og fugl har bare ett bein i mellomøret, stigbøylen (*stapes*). Det er bare pattedyrene som har tre mellomørebein stigbøylen (*stapes*), hammeren (*malleus*) og ambolten (*incus*), og trommebeinet (*tympanicum*) gir støtte til tromhinnen. Hos pattedyrene føres lydbølger gjennom en trakt i øret, gjennom en kanal til tromhinnen som vibrerer i takt med lydbølgene. Vibrasjonen økes og overføres via de tre mellomørebeina til en spiralstruktur (*cochlea*) i innerøret. Vibrasjonen i væsken i cochlea avleses via spesielle celler med berøringsfølsomme ender, og nerveimpulser overføres via hørselnerven til hørselregionen i hjernen, tolkes og forstås som lyd. Flaggermus og hval er tilpasset høyfrekvent lyd. Sanseapparatene for lukt, lyd og syn har hatt stor betydning for evolusjonen.

Hvordan var denne enorme utviklingen av forskjellig kroppsform mulig? Det som bestemmer kroppssegmentene og hva som er fram og bak er relativt likt hos mus og bananflue. Homeotiske gener avgjør hvilke organer som dannes hvor. **Homeotiske gener** inneholder en **homeoboks** med 180 basepar. Homeotiske gener i dyr kalles Hox (homeoboks inneholdende gener). Embryoutviklingen hos tetrapodene er likt utformet. Utvidelsen av kroppen er styrt av minst tre gener: *ssh*, *fgf2* og *Wnt7a*.

*ssh* ("sonic hedgehog") etablerer akse front og ende (anterior og posterior). *Fgf2* ("fibroblast growth factor 2") bestemmer hva som skal være nærmest kroppen og hva som skal være lengst vekk (proksimal og distal). *Wnt7a* bestemmer hva som skal være opp og ned (dorsal og ventral). Disse tre genene produserer proteiner som gir en gradient av molekyler i tre dimensjoner. **Hox-gener** er homeoboks reguleringsgener som styrer utviklingen av kroppsform og kroppssegmenter fra forende til bakende i dyrene og bestemmer også hvor det skal dannes lemmer. Hox-gener koder for DNA-bindende proteiner som deltar i reguleringen av uttrykk av mange andre gener. Alle dyr unntatt svamper har Hox-gener. Er Hox-genene påskrudd i lenger tid blir lemmene lenger. Det samme gjelder den lange halsen hos giraff og strus skyldes at Hox-genene virker i lenger tid. Hox-genene finnes i klynger, og hadde utviklet seg allerede før Kambrium. Lansettfisk (*Amphioxus*) har ett Hox-gen, mens lungefisk, kvastfinnefisk, amfibier, krypdyr og fugl har vanligvis fire Hox-

gener. Hos sebrafisk (*Danio rerio*) finnes imidlertid syv Hox-gener. Hos krepsdyr tilsvarer overgangen fra svømmeføtter til spiseftter overgang mellom Hox-genene *Ubx* og *Scr*. Kroppsformen er avhengig av veksten av de forskjellige delene av kroppen. Heterokroni er tidsavhengig vekst. Sjimpanser har mer vekst av kjeve på bekostning av skalle. Hos *Homo sapiens* vokser armer og bein mer enn hodet. Hos de fleste amfibier omdannes rumpetroll til frosk, men axoloten opprettholder gjeller og larveform hos det voksne individet (paedomorfose).

MHC (major histokompatibilitetskompleks) i vertebrater koder for proteiner som binder seg til fragmenter av patogener eller fremmede celler og presenterer dem for immunsystemet. Immunsystemet starter derved angrep mot de sykdomsfremkallende organismer eller inntrengere. Det å kunne forsvare seg mot sykdomsfremkallende organismer eller inntrengere er viktig for å kunne overleve til reproduktiv alder, og genene for MHC er under sterkt selektivt press. Ved seksuell seleksjon kan hunner velge seksualpartnere som har MHC-alleler forskjellig fra dem selv, slik at avkommet blir mer levedyktig.

Hos planter er det **MADS-boksgener** som koder for transkripsjonsfaktorer som styrer utviklingen av de forskjellige delene av blomsten.

## Karbon (354 - 290 mill. år)

Varme og fuktige tropiske og subtropiske sumper og skoger med gymnospermer, store sneller, bregner og kråkefotplanter danner kullavsetninger, og dette er en tid hvor amfibiene har en adaptiv radiasjon, organismer som kan utnytte både terrestriske og akvatiske økosystem. Det skjer ingen store endringer i det marine dyrelivet, og sjøliljene har sin maksimale utbredelse i Karbon. Snegler kommer på land, og nye insektgrupper utvikles på land. **Fusulinider** er en type makroforaminiferer som har adaptiv radiasjon i Karbon til Perm. Det fantes mollusker i ferskvann. Insekter på land hadde vinger, men kunne ikke folde dem på ryggen og lignet øyestikkere med fire vinger. Krypdyrene utvikler seg til pattedyrlignende reptiler og små insektspisende reptiler, som seinere utvikles til slanger og dinosaurer.

Det er klimaendringer og is over sydpolden av Gondwanaland. Gondwanaland fester seg til Eurasia, og det blir dannet fjellkjeder i Europa og østlige deler av N-Amerika. I tidlig karbon dannes kalksteinrike karbonlag i Mississippi, og i sein karbon dannes store kulleier i Pennsylvania. Kull i Europa kommer også fra Karbon, men Spitsbergen kull dannes i Tertiær. Europa og N-Amerika har plassering ved ekvator. Det blir en uttørking i overgangen Karbon til Perm.

## Perm (290 - 251 mill. år)

Dette er en periode hvor det finnes herbivore og karnivore reptiler og therapsider.

Frøplantene utvikler seg med bartrær med kongler, samt konglepalmer og ginkkofytter.

*Mesosaurus* er en fossil ferskvannsreptil som man bare finner fra Perm i S-Amerika og Afrika. *Araeoscelis* er en klatrende reptil og *Eryops* er en amfibie fra denne tiden. *Dimetrodon* er en pelycosaur med finner som danner et ryggseil på ryggen, og som gir opphav til therapsider. I overgangen Perm-Trias skjer det en massutryddelse i en kort geologisk tidsperiode. Det blir tørrere og mange sporeplanter og amfibier dør ut.

I Perm kommer kontinentene tettere sammen og danner superkontinentet Pangaea. Gondwanaland kolliderer med Eurasia.

## Mesozoikum - Mellomtid (Trias, Jura, Kritt)

Rike fossiler finnes Yixian formasjonen i NØ-Kina, NV-Patagonia i Argentina, Niger i Afrika, samt Soluhofen Limestone i Tyskland. Dette var en tidsperiode for dinosaurer, reptiler, moderne insekter og sjøpinnsvin. I Mesozoikum utviklet det seg marine reptiler fra terrestre former hvor akvatisk livsform ble en sekundær adaptasjon. Store marine skilpadder i Kritt. **Ichthyosaurene** var delfinlignende reptiler fantes i Jura. **Mesosaurer** hadde stort hode og kort hals. **Plesiosaurer** (svaneøgler) hadde lang hals og hale, men lite hode. Svaneøglene beveget seg i vannet med fire luffer, var ikke spesielt hydrodynamisk, og slukte ammonitter, fisk og blekksprut som ble fordøyd i en tyggemage med små steiner. Svaneøglene deles i to grupper: elasmosaurer og pliosaurer. I Mesozoikum utviklet det seg små pattedyrliknende reptiler. Reptiler har bare ett bein for overføring av lyd til det indre øret, stigbøylen som er dannet fra beinet *hyomandibulare* som danner ledd til hjernebassen hos fisk. . Pattedyr har tre bein i det indre øret. De to andre ørebeina blir dannet fra det gamle *articulare* og leddbeinet (*quadratum*) som har ledd til underkjevenbein og skalle hos reptiler, og som var leddforbindelse mellom kjeve og skalle hos pattedyrliknende reptiler. Det første pattedyrene var store som en mus. Alle pattedyr fra Jura er utryddet.

Noen korallrev i Mesozoikum har blitt bygget opp i sørlige områder av muslinger kalt **rudistider** eller av blekkspruter kalt **belemnitter** i mer nordlige områder. Tethyshavet var et stort havområde som lå ved dagens Middelhav. Trias har fått navn etter en tredelt sekvens av gul- og rødfarget sandstein og et midtparti med marin kalkstein.

## Trias (251 -206 mill. år)

I Trias er den en adaptiv radiasjon av reptiler. Therapsidene var små insektspisere som utviklet seg til herbivore. Thecodontene ga opphav til dinosaurer. De første dinosaurer var thecodonter på to bein. Dinosaurer blir ikke store før i slutten av Trias. Først i Trias dominerte herbivore therapsider og små karnivore pattedyrliknende reptiler kalt **cynodonter**. Seinere utviklet det seg **rhyngosaurer**, **archosaurer** og i slutten av Trias er det store dinosaurer som dominerer. *Cynognathus* er en terrestrisk reptil som man fant i Trias fra S-Amerika og Afrika. Ammonittene, hvorav bare noen få arter hadde overlevd utryddelsen i Perm, fikk en

ny radiasjon og de fleste utviklet seg fra *Ophiceras*. *Cryptoclidus* med padleåreformete lemmer og lang hals var en plesiosaur, og *Peloneustes* hadde kort hals. Bløtdyrene (molluskene) fikk økt radiasjon.

I Trias og Jura var det suspensjonsspisere og sedimentspisere som utviklet seg, muslinger, ormer og krepsdyr. Muslingene fikk en sifon som snorkel og spiseorgan som kunne trekkes inn i skallet. Sifonet gjorde at de mer effektivt kunne grave seg ned og derved beskytte seg mot predasjon. Sneglene finnes som fossiler helt tilbake til Ordovicium. De første formene var sannsynligvis herbivore, men i Mesozoikum utviklet det seg predaterende snegler naticider og muricider, som kunne bore seg gjennom muslingskall. Sjøpiggsvin, pigghuder som kunne bevege seg fantes i Ordovicium og de var regulære med 5 ambulakralspalter fra fra munn til anal. I løpet av Mesozoikum utviklet det seg iregulære pigghuder (echinoider) som mistet 5-tallssymmetri og kunne danne elipser (sjøkjeks) og flate sanddollar. Bryozooer, trilobitter og rugose koraller blir mindre vanlige.

I begynnelsen av Trias ble det skleractinie koraller som lagde rev og disse inneholdt aragonitt i stedet for kalsitt. Revbyggende hexakoraller blir vanlige. Aragonitt er en mineralutgave av kalsiumkarbonat og finnes i skall av mollusker og koraller.

## Jura (206 - 142 mill. år)

Kjevrefiskene utviklet i Devon og i Devon til Perm dominerer fisk og ammonoide blekksprut. Ammonittene (ammonoide blekksprut) har delt det spiralformete ytre skallet i hulrom via septa, får størst utbredelse i Jura og Kritt. Kammerene kunne fylles med gass og gi oppdrift. Septumene kunne inndeles i grupper: goniatit septum som var store og bølgete, ceratit septum og mest avansert ammonit septum. Krepsdyr utviklet seg i Paleozoikum, og fikk klør i Jura. I Jurafjellene finnes fossiler fra brachiopoder, ammonitter, rørkoraller og Gryphaea (djevelens tånegl)

I Jura og Kritt fantes diatoméer og coccolither. Diatomitt er en type berggrunn som består av rester av diatoméer og brukes kommersielt. Diatoméer hører med til *Bacillariophyta* og kiselskallet består av to halvdelar som en petriskål og de nådde en topp i miden av Cenozoikum i Miocen hvor store avsetninger ble dannet. Marine diatomeer med kiselskall Coccolittene tilhører *Haptophyta* og fantes først i øvre Trias. Består av kalkplater. Gamle plater ettersom de vokser blir kastet av. Coccolitter svært vanlig i Kritt. Laget kritt bl.a. White Cliffs of Dover. Det fantes også silikoflagellater i *Chrysophyta* med skall av kisel.

Radiolarier var planktoniske har et symmetrisk skall med kisel og hører hjemme i Actinopoda. Mer vanlig enn disse i fossillagene er **Foraminiferer** som var bentiske inntil Trias hvor noen ble flytende eller planktoniske. Foraminiferer er viktige indeksfossiler.

I kalkstein ved Cabo Espichel i Portugal finnes flotte spor av dinosaurer fra slutten av Jura.

I Jura begynner Pangaea å dele seg i en nordlig del Laurasia med N-Amerika og Eurasia unntatt India, samt et sørlig Gondwanaland. Kontinentene er samlet på en side av jordkloden. Fragmenteringen av Pangaea skjer i Tethysområdet og **Tethyshavet** dannes. Amerika og S-Europa atskilles. En rift atskiller N-Amerika og S-Amerika. Atskillelsen av S-Amerika og Afrika startet for 120 millioner år siden, men

kontinentene var koblet sammen ved nåværende Elfenbenskysten og østbulken av Brasil for 95 millioner år siden.

## Kritt (142 - 65 mill. år)

De dominerende plantene var angiospermer. Ornitoschie herbivore dinosaurer som dominerte i Kritt var **ornithopoder** på to bein som *Corythosaurus*, *Lambeosaurus*, *Parasaurolophus*), **ankylosaurer** (*Ankylosaurus*) med beinplater og **ceratopsider** (*Protoceratops*, *Triceratops*) med horn. Både *Protoceratops* og *Triceratops* hadde et stort nakkeskjold. Det var flere typer ornithopoder som **hadrosaure** med andenebb, **hypsilofodonter** og **iguanodontider**. *Iguanodon* var en kjempeøgle med nebb og tenner, en plantespiser, som det ble funnet mange fossile eksemplarer av i en kullgruve i Belgia i 1878. De første små dinosaurerne hoppet og beveget seg på to bein, men de store dinosaurerne beveget seg på fire bein. *Trachodon* var en herbivor kjempeøgle med andenebb med tenner. *Corythosaurus* hadde en kam på hodet og levde delvis i vann. Saurichie karnivore **theropoder** fra denne tiden var *Tyrannosaurus* og *Albertosaurus*. De herbivore sauropodene fikk reduserte bestander. Dinosaurerne ble dominerende under Jura og døde ut ved Kritt. **Mosasaurene** f.eks. *Tylosaurus* var marine predatorkrypdyr med lang hale med en verikal finne som levde i Kritt og disse hørte ikke til kategorien dinosaurer. Nyere data viser at Mosasaurene er i slekt med slangene. **Ichtyosaurer** (fiskeøgler) med oppreist halefinne f.eks. *Ophthalmosaurus* og **plesiosaurier** (svaneøgler) f.eks. langhalset *Elasmosaurus*, noen lignet sel, var marine fiskeformete krypdyr fra Trias-Kritt. De vanligste pattedyrene i Kritt var pungdyr (marsupialer), og var spesielt vellykkete på den sørlige halvkule. *Lystrosaurus* var en herbivor therapsid som fantes over store landområder av jorda. Det samme gjaldt kamskjellignende *Claraia* som fantes over store havområder.

I Kritt fantes det også store kjøttetende pattedyr som spiste små dinosaurer og dinosaurunger og egg. Pattedyrene på denne tiden var ikke bare rottestore nattaktive dyr. *Repenomamus robustus* var stor som en rev, og *Repenomamus giganticus* var på størrelse med en grevling, begge med korte bein. Fossilene fra disse store pattedyrene i Kritt er nylig blitt funnet i Lujiatun fossilområdet i Yixian formasjonen i NØ-Kina. Andre pattedyr som er funnet i den samme formasjonen er *Gobiconodon* og den mindre *Jeholodens*. Andre store fossile pattedyr som er funnet er *Kollikodon*, *Schowalteria* og *Bubodens*.

Det har vært omdiskutert om dinosaurerne var kaldblodige (ektoterme) som krypdyrene eller varmblodige (endoterme) med konstant kroppstemperatur. Dinosaurerne hadde beina plassert under seg som hos varmblodige. Dessuten hadde de hule bein med blodårer som hos pattedyr. Man har funnet reder med dinosaurer og fotavtrykk.

Det har vært presentert mange teorier om hvorfor dinosaurerne gradvis døde ut. Pattedyr som spiste opp eggene, klimaendringer, eller angiospermer som inneholdt giftstoffer (sekundærmetabolitter). Man har funnet et lag med leirmateriale som inneholder det sjeldne grunnstoffet iridium i K/T-grenselaget (K-Kritt, T-Trias). Dette



kan skyldes en stor asteroide som traff jorda ved Yucatan halvøya i Mexico (Chicxulub-krateret) for 65 millioner år siden. Støv kunne tykt skylag som skygget for sola, med tilhørende avkjøling og redusert fotosyntese. Vulkanisme med store støvskyer som reduserte solinnstrålingen og slapp ut giftige gasser, endring i havnivå, pattedyr som spiste eggene til dinosaurene og for øvrig predaterte dinosaurene, eller en tidevannsbølge (tsunami) feide store områder ut i havet som resultat av jordskjelv på havbunnen, er andre mulige årsaker. Flere faktorer kan ha virket sammen. Mange gymnospermer døde også ut, unntatt bartrærne. Palynologer finner ved å studere bregnesporer at i en tid etter masseutryddelsen var det bregnene som ble dominerende for en periode.

Andre kjente kratere er Vredefort krateret i S-Afrika som er 2 milliarder år gammelt, Sudbury krateret i Ontario, Kanada, 200 millioner gammelt, samt Popigai krateret i Sibir.

## Cenozoikum - Nytid (Tertiær, Kvartær)

Dette er tidsalderen for fugl med fjær, pattedyr med pels, avanserte insekter og blomsterplantene. Cenozoikum deles i Tertiær og Kvartær. Tertiær deles i fem epoker: Paleocen, med radiasjon av primitive pattedyr. Eocen med radiasjon av fugl. Deretter følger Oligocen, Miocen og Pliocen. Kvartær deles i epokene Pleistocen og Holocen. Etter hvert som dinosaurene ble mindre tallrike var det en annen gruppe som utviklet seg, pattedyrene. I Cenozoikum kom små primitive pattedyr over til Australia og S-Amerika. Seinere kom N- og S-Amerika i kontakt med hverandre og dyr kunne passere.

Blomsterplantene fra Kritt fortsatte å spre seg i Cenozoikum. Urter vokste raskt opp fra frø eller underjordiske røtter eller rhizomer og kunne tilpasse seg varierende vekstbetingelser ved på nytt å sette frø og gå inn i en hvileperiode. I både Paleocen og Eocen var det tropiske og subtropiske planter over store områder. I Miocen var det grassletter og savanner, ørken i Pliocen og Pleistocen, og plantene adapterer seg til klima. Det meste utbredte pattedyret tidlig i Cenozoikum var herbivore pattedyr med hover. Dette var små lange dyr med korte bein. **Condylarther** (*Condylarthra*) var små primitive herbivore hovdyr med klør. **Amblyopodene** bestod av pantodonter og uinatherer. **Pantodonter** fra Paleocen var på størrelse med en sau og hadde klover i stedet for hover, sannsynligvis brukt for å grave opp røtter. Den mest vellykkete av pantodontene var *Coryphodon*. **Uinatherer** i ordenen *Dinocerata* med navn fra Uinta fjellene i Utah. *Unintatherium* fra Eocen var et kjempestort pattedyr fra N-Amerika som lignet nesehorn, en herbivor med tre par utvekster på snuten, og hannen hadde hjørnetenner som pekte nedover. *Baluchiterium* funnet i provinsen Baluchistan i Pakistan lignet nesehorn. *Megatherium* var en planteter med hovlignende klør, hadde størrelse som en elefant og levde i S-Amerika i Pleistocen. Andre primitive hovdyr var *Notoungulata* og *Litopterna*. I Cenozoikum utviklet det seg også de upartåete hovdyr (*Perissodactyla*) og partåete hovdyr (*Artidactyla*).

Fra Pliocen til Pleistocen var det flere store pattedyr som nå er utdødd: Sabeltanntiger (*Smilodon*) hadde kraftige kjever og halsmuskler, kort hale og levde i S- og N-Amerika. Andre sabeltannkatter var *Haplophoneus*, *Machairodus* og *Eusmilus*. Kjempearmadillo (*Glyptodon*) hadde frambein med fem tær med klør og

dannet utviklingslinje mot armadillo. Den hadde korte bein og var armert. *Doedicurus* var en annen armadillo. Fossilene fra nyere grunne sedimentlag som kjempedovendyr (*Megatherium*) og kjempearmadillo var like med dagens fauna. *Macrauchenia* lignet en kamel. Ullhåret mammut (*Mammuthus primigenius*) var en herbivor med lang snabel, støttenner og store ører som levde på tundraen i Europa, Asia og N-Amerika i Pleistocen til Holocen. Den var i slekt med indisk elefant, og den er kjent fra mummier i isen i Sibir og fra hulemalerier i Frankrike og Spania. Mammuten ble jaktet på av mennesker, som bidro til utryddelsen.

## Tertiær (65 - 1.8 mill. år)

### Paleocen (65-56), Eocen (56-34) og Oligocen (34-24)

Ammonitter, belemnitter og marine reptiler forsvinner. Dyrelivet på land endrer seg betydelig. I den første delen av Cenozoikum var det en arkaisk Paleogen pattedyrfauna i epokene Paleocen, Eocen og Oligocen. En gruppe tidlige omnivore pattedyr fra Jura til Oligocen var **multituberkulate** f.eks. *Ptilodus* på størrelse med rotter. Det fantes også større multituberkulate dyr, som hadde jeksler med lange rekker av tyggeknoter. En annen gruppe bestod av predatorer som **pantothere** og **triconodonte**. Mange pungdyr fra Paleocen er i slekt med dagens opossum (*Didelphis virginiana*) som betraktes som et levende fossil. *Pucadelphys* er en primitiv opossum fra tidlig Paleocen. Pattedyrene var små tidlig i Paleocen. *Cantius* var en klatrende primat fra Eocen. *Diatryma* var en kjempedyr, en predator uten vinger som levde i Eocen, men forsvant i slutten av perioden. I Oligocen finnes de fleste moderne pattedyrfamiliene. Det var aper i Afrika, og det ble et mer åpent landskap med savanner og grassletter dekket av gras som motstår kraftig beiting. Pattedyrene ble mer spesialisert til å løpe. Tannsettet utviklet seg avhengig av om de var grasetere (herbivore) eller rovdyr (karnivore). Ved siden av condylarther fantes **amblyopoder** som var primitive hovdyr med kraftig kropp og korte bein med hover, samt brede tenner. f.eks. *Coryphodon* som var stor og klumpet og *Eobasileus* med horn og støttenner. Amblyopodene er delt i to grupper: *Pantodonta* og *Uinatheria*. Amblyopoder og condylartherne utvikler seg til upartåete og partåete hovdyr. De partåete ble mest vellykket og ga opphav til partåete i vår tid som svin, flodhest og drøvtyggere, en linje mot kamel og lama, og en annen utviklingslinje mot antiloper, sjiraff, og moderne hovdyr. Okapi i slekt med sjiraff kunne leve i jungelen i Zaire i mange år uten å bli oppdaget av vitenskapen. **Baluchiterer** (*Baluchitherium*) var neshornlignende uten horn med lang tykk hals, og var et av de største pattedyrene som har levde. **Calicotherene** (*Calicotherium*) hadde hesteskalle, klør i stedet for hover og var en stor herbivor fra Miocen som spiste av høye trær. Gnagerne med spesialiserte meiselformete tenner utvikler seg i Paleocen. Elefanttyper i Eocen var *Moeritherium* og *Palaeomastodon*. *Pachyhyaena* var store hundelignende og karnivore. I strandsonen levde vadefugl. I Oligocen blir de upartåete utkonkurrert av de partåete. *Paraceratherium* er det største pattedyret som har levd og hørte med til neshornfamilien. **Brontoterer** (*Brontotherium*) var upartået og hadde en utvekst på nesten. *Dinictis* var en gaupelignende katt. *Protapirus* var en

tidlig utgave av tapir, og *Hyaenodon* var ulvelignende, *Megistotherium* lignet hyener og *Sarkastodon* lignet bjørn. *Proebrotherium* var kamellignende, og *Aegyptopithecus* var apelignende primat. Sabeltanntiger (*Haplophoneus*). Alle disse ble utryddet i siste halvdel av Paleogen.

*Adrewsarchus* fra Eocen er en ulvelignende creodont med store kjever og mange skarpe tenner som var dominerende i Tertiær. **Creodontene** var karnivore små dyr med korte bein som dominerte tidlig i Tertiær f.eks. den kattelignende *Oxyaena* fra Eocen. Creodontene var arakiske pattedyr som var forløpere for ulver, rever, bjørn og kattedyr. I Australia fantes pungulv. **Hyaenodontider** var hundelignende karnivore creodonte. **Carnassialer** (l. *caro* - kjøtt) ble en spesiell type molarer i kjeven hos insektetere tilpasset å kutte kjøtt. Herivore må gni og knuse plantemateriale, og fikk tenner med harde emaljeriller lophodonte eller selenodonte. Loxodonte tenner så ut som gamle vaskebrett. **Miacidider** f.eks. *Tapocyon* utviklet fra creodonte var mer avanserte karnivore dyr med lange bein og vekten ble flyttet over på tærne i stedet for å gå på hele fotsålen. Miacidider hadde den siste premolaren og molarene utformet til skjæring. Miacididene utviklet seg til en gruppe som omfattet, bjørn, ulv, mår, oter, den andre gruppen til katter og hyener.

Noen få overlevende foraminiferer får ny rask evolusjonær radiasjon med mange nye arter. Sanddollar utvikler seg fra *Togocyamus*, via *Sismondia* til *Periarchus* hvor sistnevnte får stor utbredelse.

Det var varmt klima i epoken mellom Paleocen og Eocen. Da Australia og S-Amerika fjernet seg fra Antarktis ble det en cirkumpolar kald vannstrøm rundt Antarktis.

## Neogen (Miocen (24-5.3), Pliocen (5.3-1.8), Pleistocen 1.8-))

Epokene Miocen, Pliocen og Pleistocen ble introdusert av geologen Charles Lyell i 1833 i *Principles of Geology*. Fra Miocen og utover kom den moderne Neogene pattedyrfauna. Forløperen for mennesket utviklet seg i Miocen og Pliocen. Neogen er urtenes tidsalder hvor de sprer seg i åpne habitat med lite nedbør. På slutten av Miocen utvikles gras med C4 fotosyntese (C4-planter), noe som indikerer lavere konsentrasjon av karbondioksid, høyere lysintensitet og høyere temperatur. I Pliocen og Pleistocen var det adaptiv radioasjon av små gnagere, som var viktig mat for karnivore. Gnagerne hadde kompakt kropp, grå eller brun pels, røde øre og øyne og det laget gress- og graveganger som kunne brukes av andre. Noen var semiakvatiske. Det var store svingninger i gnagerpopulasjonen som ga tilsvarende svingninger i populasjonen av karnivore. Hørsel, syn og lukt ble perfektionert både hos predator og byttedyr, et rustningskappløp i å kunne oppdage hverandre som bidrar til selvregulering av populasjonene. Plantene utvikler giftige innholdsstoffer og morfologiske trekk som torner for å unngå å bli spist av beitende dyr.

Utviklingen av dyrene skyldes utviklingen av plantene og danner grunnlag for den store variasjonen av planteetere (herbivore). Fuglenes suksess også avhengig av blomsterplantene og insektene. Frø med næringsrik opplagsnæring blir mat for mange dyr og fugler. Frø kan samles og lagres til tider med dårlig mattilgang. Korte og tykke nebb er egnet til å knuse frø.

Det skjer størst endring blant vertebratene f.eks. utviklingen av sjøpattedyrene. I havet lever langsnutet delfin *Eurhinodelphis*. En stor forskjell på grasete (herbivore) og rovdyr (karnivore) er utformingen av de molare tennene. De første primitive placentale pattedyrene var nattaktive insektetere som levde skjult.

Det skjedde utvikling av ulvelignende former. Sabeltanntiger (*Hoplophoneus*) levde i Eocen til Pleistocen, døde ut for 10.000 år siden, hadde lange kuttende øvre hjørnetenner. Nedre kjeven var hengslet slik at munnen kunne åpnes på vidt gap. Molarene var utformet som carnassialer (l. *carnis* - kjøtt). Vesel og oter. I Pliocen sto hestene på tredje tå, og partåete stod på tredje og fjerde tå. En annen trend hos hovdyrene var at ansiktsregionen ble lengre og tennene modifisert til store kvadratiske. Premolarene ble seende ut som molarene, med kompleks mønstre med emalje. Kronen var høy og tilpasset å kunne tåle å spise gras med høyt innhold silisium. Partåete var drøvdyr med ekstra mage som bedre kunne utnytte energiinnholdet i gras. *Elasmotherium* lignet nesehorn og fantes i Pleistocen.

Elefantdyrene som dannet to utviklingslinjer fra *Paleomastodon*, som levde i N-Afrika i Eocen-Oligocen, ble svært store med pillarformete bein i gruppene **mastodonte** (*Mastodon*) og **mummuter** (*Mammuthus*). Mastodonte i Afrika hadde 2-3 koneformete molarer tilpasset bløtere vegetasjon. Mammutene, som utviklet seg fra *Stegodon*, hadde alle tåbeina inne i foten, og neglene var ikke i direkte kontakt med tærne. Mastodontene kunne passere over Beringstredet til N-Amerika. Fra *Mammuthus* er det to utviklingslinjer: en til dagens to arter med Afrikanske elefanter (*Loxodonta cyclotis* og *Loxodonta africanae*) og en utviklingslinje til den asiatiske elefanten (*Elephas maximus*).

Rådyrstore *Hyracotherium* fra Eocen (55.8 millioner år siden) ga utvikling av den moderne hesten *Equus*. Fra *Hyracotherium* via *Orohippus* går det en utviklingslinje til *Mesohippus* fra Oligocen (33.9 millioner år siden) som hadde fremdeles tre tær på hver fot. Hesten tilpasset seg grasslettene. I Miocen (23 millioner år siden) skjer utviklingen av en tå i *Parahippus* og *Merychippus*, med rester av de to andre tærne. I Pliocen (5.3 millioner år siden) har *Pliohippus* bare en tå, tilpasset løping på grasslettene. Hestens tenner ble lange og vokste i flere år, og i stedet tyggeforhøyninger ble det lange komplekse riller på tennene. På samme vis skjedde evolusjon av kamel fra *Stenomylus* i Miocen. S-Amerika ble isolert i Paleocen og hadde på det tidspunkt pungdyr (marsupialer) og hoveddyr, men ingen karnivore creodonte. Marsupialen *Thylacosmilus* utviklet hjørnetenner som sabeltanntigeren. Broforbindelse mellom N-Amerika og S-Amerika gjorde at karnivore som kattedyr som puma og ulver, kunne forflytte seg og reduserte bestanden av primitive hovdyr og pungdyr i S-Amerika.

I Pleistocen er det mange istider og mange store herbivore dyr forsvinner. Da den afrikanske kontinentalplaten kommer i kontakt med den eurasiatiske som kolliderer med S-India ble restene av Tethyshavet ødelagt. Restene av Tethyshavet finnes i dag som Middelhavet, Svartehavet, Kaspiahavet og Aralsjøen. Da Afrika beveget seg nordover ble Alpene bygget opp.

## Utvikling av hesten - fra *Hyracotherium* til *Equus*

Det er en evolusjonær utvikling innen hestefamilien fra *Hyracotherium* i Eocen til dagens hest (*Equus*) med en tå på alle føttene, med hover og tilpasset til å løpe raskt. *Hyracotherium* hadde fire tær på framføttene og tre bak. Andre hyracotherier

var *Protorohippus*, *Pachynolophus*, *Anchilopus* og *Cymbilophus*. *Mesohippus* og *Miohippus* hadde tre tær på framføttene og forskjellig grad av sammenvoksing mellom spolebein (*radius*) og albuebein (*ulna*), samt mellom skinnebein (*tibia*) og leggbein (*fibula*). Disse hadde lenger mule, bakskallen ble mindre dominerende og de var effektive til å løpe fra predatorer og kunne spise mye. Avanserte og primitive hestetyper levde samtidig. I midten av Eocen for 50 millioner år siden ble spredningskorridoren mellom den gamle og nye verden lukket. Før dette hadde det vært landforbindelse mellom N-Europa, Grønland og N-Amerika. Tidlig i Miocen for 24 millioner år siden kunne forløperne for hesten komme til den gamle verden via Beringstredet, som ga forbindelse mellom Sibir, Aleutene og Alaska (Beringia). Grassletter ble dominerende, pampas i Argentina, savanner i Afrika, stepper i Europa og prærie i N-Amerika. I slike områder ga evne til å løpe raskt en evolusjonær fordel.

*Merohippus*, utviklet fra *Parahippus* tidlig i Miocen, var mer avansert enn *Miohippus* og kunne veie opp til 200 kg. I forbeinet ble albuebeinet (*ulna*) redusert og delvis fusjonert med spolebeinet (*radius*). Den sentrale tåa ble større enn tå 3 og 4, og *Merohippus* var den første i hestens utvikling til å gå på en tå. *Parahippus* var en hypsodont hest med molarer med høy krone dekket av emalje. *Equus* utviklet seg fra *Dinohippus* som levde i Miocen. Den moderne hesten *Equus* har lang hals og hode, en tå og hesten går på spissen av midttåa. Halen er lang og kan brukes til å veive vekk insekter, og det er to patter. Albuebeinet og spolebeinet er vokst sammen og spolebeinet har blitt redusert og vekten hviler på albuebeinet. I bakbeina er leggbeinet redusert og fusjonert med skinnebeinet. Skalle og tenner er tilpasset beinting. Premolarene har blitt molariforme og lager en bred tyggeflate tilpasset å spise store mengder gras.

## Utvikling av hval og sjøpattedyr

Hval, med dorsalt blåsehull og skalle med undervannskommunikasjon, er etterkommere etter terrestre morkakedyr (placentale pattedyr) fra Eocen. En annen gruppe var elefantlignende dyr (proboscider) (gr. *proroskis* - elefantsnabel) med snabel som utviklet seg til sjøkuer. Karnivore rovdyr i bjørnefamilien utviklet seg til sel og hvalross. Fossile former av tann- og bardeehvaler er kjent fra Oligocen. Utviklingen av hval skjedde fra partåete hovdyr/artiodactyler (*Artiodactyla*) som er som inkluderer f.eks. hjortedyr, kamel og gris, og spesielt flodhest og hval står nær hverandre i utviklingen. En felles synapomorfi for alle artiodactyler er et ankelbeinet har runde ledd i hver ende og begrenser bevegelsen mellom ankel og bein. Forlemmene blir utviklet til sveiver, baklemmene reduseres eller forsvinner. Baklemmene på embryo blir reabsorbent før fødselen. Det dannes en stiv horisontal hale tilpasset opp-ned bevegelse av ryggspylen. Nesebor på toppen av hodet gir redusert nesebein. Halsvirvlene reduseres og blir sammenkoblet. Det utvikles et annet system for hørsel tilpasset levevis under vann. Trommebeinet (*tympanicum*) får en fortykket medial kant. Hval har tre midtørebein bak tromhinnen, men øreåpningen er tett. Lyd med lav og høy frekvens blir laget av sammenpressing av luft i kroppen. Lyden tas imot av underkjeven og overføres til midtøret via en fettpute i hodet. Hval kan også benytte ekkolokalisering. Tannhvalene (*Odontoceti*), som spiser blekkspurt og fisk, og bardehvalene (*Mysteceti*), tilpasset føde med

zooplankton og flytende krepsdyr, atskilte seg i Oligocen. *Mesonychid* hadde stort hode med tenner og beveget seg på fire bein. Alle Archaeocetene hadde tenner og tannformel som pattedyr. Fossiler av *Pakicetus inachus* (*Pakicetidae*) som levde i Tethyshavet tidlig i Eocen, er blitt funnet i Kuldanaformasjonen og Chorlakk i Pakistan og i India. *Pakicetus* hadde primitiv tannsett (I-C-P-M = 3/3-1/1-4/4-4/4), øyet satt høyt på hodet og øret var utviklet som hos landdyr. Mens *Pakicetus* levde helt terrestrisk, så levde *Rhodocetus* mest akvatisk, mens *Dorudon* levde helt akvatisk. *Balaena* er stamformen til alle nålevende hval. Fossiler av den primitive hvalen *Himalayacetus* som levde for ca. 54 millioner år siden er funnet i Sabathuformasjonen i India. *Ambulocetus natans* (*Ambulocetidae*) som levde for ca. 47 millioner år siden hadde baklemmer med tær og små hover som en mellomting til det som finnes hos terrestre dyr og moderne hval. *Ambulocetus* kunne både svømme og bevege seg på land, og fossiler er funnet i Pakistan. Andre Archaeoceter var *Basilosaurus*, som var helt marin, levde for 40 millioner år siden og det er funnet fossiler i Egypt, samt *Chrysocetus healyorum*. *Basilosaurus* var strømlinjeformet med sveiver til styring, ryggvirvlene var konstruert for å bevege kroppen opp og ned, og hadde fremdeles rester av ytre baklemmer. *Llanocetus* og *Aetiocetus* var bardehval med tenner som levde i Oligocen. Moderne spermhval mangler funksjonelle tenner i overmunnen.

Marine invertebrater spredde seg med planktoniske larver over store havområder. Planter ble spredd med sporer og frø. Migrasjon og frø- og sporespredning stoppes av **barrierer**. Spredning skjedde i **korridorer**.

## Kvartær

### Pleistocen og Holocen

Pleistocen utryddelse av pattedyr. Iskappene på Grønland og Arktis er reminiscenser fra en stor iskappe som hadde maksimal utbredelse for 20.000 år siden, og isen trakk seg tilbake for 12-10.000 år siden. I Europa ble hulebjørn og mammut utryddet. I N-Amerika forsvant kjempebison, sabeltanntiger (*Smilodon fatalis*), amerikansk kamel (*Camelops hesternus*), kjempehjort (*Megaloceros giganteus*), kjempebever (*Castoroides ohioensis*) og mastodont. Ullhåret mammut (*Mammuthus primigenius*) ble utryddet fra både Amerika og Europa. Mange av de utryddede dyrene ble jaktet på av mennesker. Med menneskene kom placentale pattedyr til Australia. Dingo ble introdusert av aboriginere. Europeerene introduserte hunder, katter, kaniner og gangere, som konkurrerte med endemiske pungdyr (marsupialer). Geirfuglen (*Pinguinus impennis*) ble utryddet i første del av 1800-tallet.

## Masseutryddelse (ekstinksjon) - fem store

Gjennom jordens historie har det vært fem store masseutryddelser av liv, og en rekke

mindre. (Raup, D. & Sepkoski, J. *Mass extinctions in the marine fossil record*. Science 215 (1982)1501-1503). I Kambrium-Perm, Ordovicium-Silur, Devon-Karbon, Perm-Trias, Trias-Jura, Krit-Tertiær, og den nåværende Holocen. Etter hver masseutryddelse ble det ledige nisjer og evolusjonen kunne skyte ny fart. Krit-Tertiær masseutryddelsen fjernet dinosaurene, men små pattedyr overlevde, noe som i siste instans førte til evolusjon av mennesket, den tredje sjimpansen.

Den største masseutryddelsen var på slutten av Perm for ca. 250 millioner år siden (i overgangen til Trias) hvor bare ca. 10% av livet på land og i havet overlevde. Trilobitter finnes for siste gang, og mange brachiopoder, sjøliljer (crinoider), mosedyr (bryozooer) og hydrozooer forsvant. I overgangen mellom Krit og Tertiær for 65 millioner år siden var det en masseutryddelse som fjernet ca. halvparten av organismene på jorda. De andre store masseutryddelsene var i sein Ordovicium (440 millioner år siden i overgang til Silur), sein Devon (370 millioner år siden i overgang til Karbon) og slutten av Trias (200 millioner år siden i overgang til Jura). Det har vært en rekke hypoteser om hva var årsaken til disse masseutryddelsene. Den siste utryddelsen av langhårete pattedyr i sein Pleistocen via istid hvor mastodont i N-Amerika og ullhåret mummut i Europa forsvant, mener man kan skyldes jakt fra mennesker. John Phillips (1800-1874) var det den første som foreslo at det var utryddelse av dyregrupper i skille mellom Perm og Trias og i skille mellom Paleozoikum og Mesozoikum. I 1980 foreslo Alvarez og medarbeidere at masseutryddelsene kunne skyldes kollisjon mellom jorda og en asteroide eller komet. Ved hjelp av nøytronaktiverting kunne de påvise økte mengder av det sjeldne grunnstoffet iridium i et slamlignende leirlag i overgangen mellom Krit og Tertiær, KT-laget. Selve kollisjonen utslettet det meste av livet på stedet, men aske og støv fra kollisjonen steg opp i atmosfæren og blokkerte for sola og det ble et globalt mørke med frost. Det måtte minne om fimbulvinteren i norrøn mytologi, en periode med frost og kulde før verdens undergang som utsletter alt levende hvor bare Liv og Livtrase overlever i skogen Hoddmime. Alvarez sammenlignet energimengdene som måtte ha blitt frigitt i kollisjonen med en asteroide med diameter 7 kilometer med kollapsen av Krakatau i 1883. I 1991 fant man et krater på Yucatanhalvøya nær Chicxulub som ble et bevis for at kollisjoner mellom jorda og asteroider kunne skje. Stedet har også en ring med dype synkehull med grunnvann (senoter) som sannsynligvis er et resultat fra kollisjonen. Månen har en rekke kratere etter kollisjoner med større himmellegemer. Man mener også at kometer har brakt med seg vann til jorda i jordas tidlige utvikling. I 1994 kunne man observere Shoemaker-Levy asteroiden i kræsje med planeten Jupiter, som viste at slike kollisjoner var mulige. Det ble igangsatt leting etter kratere og man fant Ries-krateret i Bayern oppstått etter en kollisjon for 14.7 millioner år siden. Et krater i Arizona er et annet eksempel. I kollisjonen utvikles voldsom varme og trykk. Karakteristisk for meteorkrateret er bruddstykkebergarten (brekksje, breccia) suevitt med et smeltet glassmatriks. Man finner også koesitt som er en type kvarts som er dannet ved stort trykk, samt glassperler med smeltet kalkstein. Megablokker og fargete brekksje blir kastet omkring krateret. I samme periode for 65 millioner år siden finner man en topp med bregnesporer i forhold til pollen som indikerer at flere bregner enn høyere planter overlevde kollisjonen. De første dinosaurene fra sein Trias var små, gikk på to bein. Dinosaurene, også marine svaneøgler (plesiosaurene) og slangeformete mosasaurer, og var en vellykket dyregruppe som dominerte økosystemene i de neste 165 millioner år inntil de ble utryddet i KT-utryddelsen for 65 millioner år siden, hvor også andre marine og terrestre organismer forsvant. Det gjaldt også

fritt svømmende ammonitter og foraminiferer.

I nyere tid hvor global oppvarming har blitt tema på den politiske dagsorden har det blitt fornyet interesse for tidligere masseutryddelser av liv på jorda og mulige årsaker. Hypotesene er mange bl.a. endringer i konsentrasjonen av karbondioksid og metan ved massive vulkanutbrudd med tilhørende endringer i det globale klima og marine miljø, med resultat langvarig global oppvarming. Metan kan ha blitt frigitt fra metanklatrater (metan bundet i gitter omgitt av vann). Metan er en 30x kraftigere drivhusgass enn karbondioksid. Reduksjon i fotosyntetiserende organismer kan ha gitt anoksis, hvor anaerobe sulfatreduserende bakterier kan ha gitt opphav til giftig hydrogensulfid. Endring i havnivå. Gammastråling eller en eksploderende supernova. Kollisjon med kometer eller asteroider, et treff i havet kan ha gitt en megatsunami. Jordas helningsvinkel, endringer i jordbanen eller endringer i kosmisk stråling vet man kan gi klimaendringer, men spørsmålet er om nåværende klimaendringer har antropogene årsaker, noe svært mange heller til. Mesteparten av vannet som faller over tropisk regnskog går tilbake til atmosfæren via vegetasjonen, og nedhogging av skog kan endre mengden av klimagassen vanddamp i atmosfæren og den hydrologiske syklus.

I løpet av Perm var synapsidene (krypdyr, reptiler) som dicynodonte og pelycosaurer dominerende, men de forsvant i Perm-kataklysmen. Noen få synapsider overlevde bl.a. den griselignende herbivore *Lystrosaurus*, som etter hvert ga opphav til pattedyrene. Etter Perm-utryddelsen overtok diapsidene de ledige nisjene og noen diapsider som arkosaurene inntok karnivore nisjer.

I vår tid skjer det alarmerende antropogen utryddelse av arter. Nedbrenning av tropisk regnskog som erstattes av oljepalmeplantasjer gir en betydelig nedgang i leveområder for dyr og planter. Det haster med å fullføre livskatalogen: beskrivelse av alle nålevende arter, deres bestandsutvikling og sikring av leveområder. Ca. 1.7 millioner arter er beskrevet, flere tusen nye oppdages, og kanskje finnes 4-10 millioner arter.

Livets utvikling på jorda er basert på en rekke tilfeldigheter. Først kollisjon mellom en tidlig utgave av jorda og planeten Theia (gr. *Theia* - titan som fødte månegudinnen Selene) som fulgte samme bane som jorda. Dette slo løs månen, og amalgamering av massen i kollisjonen gjorde at jorda (Tellus) fikk nok masse til å holde på atmosfæren. En rekke komettreff brakte med seg vann til jorda, samt molekyler som dannet grunnlag for liv. Innholdet av jern og magnetfeltene gjorde at den kosmiske strålingen bare traff polene. Jupiter med sin store masse beskytter jorda mot ytterligere treff fra asteroider.

## Primatene og evolusjon av mennesket

Kloakkdyr, pungdyr og placentale pattedyr har felles opphav. Saynapomorfier for pattedyr er patter, kropp helt eller delvis dekket av hår, to tannsett, kraftig bitt, underkjeven dannet av ett bein, og tre mellomørebein. De første placentale pattedyr og pungdyr (*Marsupiala*) ble utviklet i tidlig Kritt og kloakkdyrene (*Monotremata*) fra midten av Kritt. Angiospermene utviklet seg tidlig i Kritt sammen med pollinerende insekter, noe som ga grunnlag for primitive insektspisende pattedyr som



*Morganucodon* fra sein Trias.

*Homo sapiens* L. (latin *homo* - menneske; og *sapiens* - klok, vis) er vårt artsnavn. Autornavnet er den første som beskrev arten og ga den navn, og L. refererer til Linné som ga vår art et eget navn. Vi hører med til pattedyrene i ordenen primater/herredyr (l. *primus* - først) og til familien Hominidae, sammen med orangutan, gorilla og sjimpanse. Det viser seg at vi er mer i slekt med afrikanske aper (sjimpanse og gorilla), enn asiatiske aper (orangutan), og sjimpansen er menneskets nærmeste slektning. Mennesket og sjimpansen har et felles opphav hvor de to utviklingslinjene skilte seg for ca. 6 millioner år vi. Vi har en ca. 4.5 millioner år gammel utviklings- og forhistorie fra Miocen hvor klimaet ble tørrere og det var en mosaikk med tropisk regnskog omgitt av åpent busklandskap i Afrika. *Sivapithecus indicus* levde for 12.5 - 8.5 millioner år siden i Miocen/Pliocen. Fossiler av *Sivapithecus* er funnet i Siwalik Hills mellom India og Pakistan, og det går en utviklingslinje fra *Sivapithecus* til orangutan. Karakteristisk for primatene er gripehender med fire fingre og motsatt tommel. Føttene har en stor tå. Fingrene har negler i stedet for klør, og neglene beskytter fingertuppene. Hudputer på fingrene med sanseceller gjør fingrene meget følsomme. Primatene har stor velutviklet hjerne, og lever i sosiale grupper. Øynene er rettet forover og gir et tredimensjonalt stereoskopisk dybdesyn. Hos sjimpansene er fronten av kjeven tykk. Hjørnetennene i underkjeven er så store at det blir et mellomrom uten tenner (diastema) i overkjeven for å gi plass. Steder som er rike på fossiler er i Øst-Afrika, Turkana, Laetoli som også er kjent for fotspor, Hadar hvor man fant Lucy, og Middle Awash i Etiopia. Det er tolkningsmuligheter fra eksisterende fossiler.

Familien Hominidae, som omfatter mennesket er primater, med oppreist gange. Framlemmene brukes til fremdrift og er derved kortere og mindre kraftige enn baklemmene. Frigjøring av forlemmene fra gåing og løping til å svinge seg i trær, og til å samle mat og utvikle verktøy var et viktig stadium i utviklingen. Evolusjonen av mennesker følger de samme biologiske lover som for andre organismer.

Primatene i Eocen for 50 millioner år siden levde i trær. De første primatene hadde fleksible hender, levde i sosiale grupper, var endoterme som brukte metabolsk energi for å opprettholde kroppstemperaturen. De hadde kroppshår til isolasjon, som var vanntett og kunne ha vernefarge. Pattedyrene er vivipare og et befruktet egg utvikles inne i hunnen. De nyfødte ungene er hjelpeløse og trenger beskyttelse og oppfostring. Primatene blir seksuelt modne relativt seint.

De meste vanlig fossile skjelettdeler fra primater er tenner. Ut fra tennene kan man si noe om de er insektivore, herbivore eller omnivore. Tannsettet er plassert i kjeven i en halvsirkulært mønster med omtrent jevnstore tenner, mens hos apene er det en lenger U-formet kjeve med store hjørnetenner og fortenner. Hannene kan ha større hjørnetenner enn hunnen. Slike kjønnsforskjeller finnes ikke hos mennesket.

Det er flere teorier om hvordan primatene utviklet seg. En teori går ut på at opphavet for primatene var trelevende og det ble nødvendig med gripehånd for å klatre. Nålevende gibbon (*Hylobates lar*) kan henge i en arm, er armsvinger og luftakrobat. Imidlertid er klør kanskje like velegnet til klatring så da hvorfor negler? Negler beskytter de følsomme fingerputene. Generelt vil et stereoskopisk syn i en tredimensjonal verden kunne gi mange fordeler. En slik utvikling gir et mindre velutviklet neseparti. Et binokulært syn ga fordeler hvis man levde som predator i

trærne, men også hvis man samlet frukt og nektar fra blomster etter adaptasjonen av angiospermene.

De første primatlignende pattedyrene levde i trær. De første er kjent fra Paleocen og *Plesiadapis* var en mellomting mellom halvape og trespissmus som hører til *Plesiadapiformes*, men som sannsynligvis bare er en sidegrein i utviklingen. Andre pattedyr som står nær primatene er trespissmus (orden *Scandentia*), flygende lemurer (orden *Dermoptera*). *Purgatorius* er en plesiadapiform og hadde størrelse som en rotte, levde for ca. 70 millioner år siden og man har forsøkt å rekonstruere bare ut fra kjevebein. For *Plesiadapis* og *Micromomys* har man imidlertid bedre fossiler, men tilhørigheten til primatene er uviss. *Eosimias*, fossiler fra Kina og Myanmar, levde for 42 millioner år siden av var insekteter. *Algeropithecus* var en annen primat som levde i Algerie fra Eocen. Andre primater fra Eocen var *Pondaungia* fra Burma og *Siamopithecus* fra Thailand.

Eldste primater fra Eocen var små **adapider** som levde i trær, og spiste frukt og insekter. Den andre gruppen primater er **omomyider**, tidlige enkeltnesete halvaper (haplorhiner). Omomyidene er tidlige spøkelsesaper (*Tarsiiformes*). Nålevende spøkelsesaper (*Tarsius*) lever i regnskogen i Indonesia og Filippinene, har store øyne og jakter insekter om natten. Adapidene hadde øynene rettet forover, snuten var redusert og hjernen større. *Notharctus* er en adapide som man har gode fossiler fra og de lignet prosomier. Adapidene var muligens i slekt med moderne dobbeltnesete halvaper, **strepsirhiner** som lemurer og lorier. Har fått navn fra tannkam fra seks sentrale tenner i underkjeven. Fra Oligocen for 34 millioner år siden levde egyptiske *Aegyptopithecus*, med størrelse som en katt, fruktspiser, viste hominide trekk, var forløper for aper i Miocen som *Proconsul*, fra Kenya i Ø-Afrika som levde i Miocen. *Proconsul* er et fossil, omkring 18 millioner år gammel og hadde lang kropp, og levde i trærne.

Primitive aper utviklet seg i Miocen og Pliocen. Fossile trelevende i sjimpansetørrelse som levde i Europa, Asia og Afrika var *Dryopithecus*, *Morotopithecus* og *Kenyapithecus*. I Miocen for 20 millioner år siden skjer det en deling i utviklingen mellom den gamle verdens aper og menneskeaper.

Det skjedde en atskillelse mellom vestaper (platyrhiner) og østaper (catarrhiner) i Oligocen. Fossiler fra El Fayum dalen i Egypt er f.eks. *Apidium*. Opprinnelsen til apene i S-Amerika er omdiskutert. S-Amerika ble atskilt fra Afrika i Mesozoikum. De første fossile vestaper (platyrhiner) var *Branisella*, kjent fra Bolivia i S-Amerika for 26 millioner år siden. De første av den gamle verdens aper har fullstendig orbital lukking, og tårebeinet (*lacrymale*) danner en del av øyehulen (*orbita*). Tidlig i Miocen skjer det en atskillelse mellom menneskeaper (hominoider) og dyreaper (cercopithecoider) hvor det skjedde tap av hale. Ut fra beina i skulder og hofta kan man si noe opp de gikk på to eller fire. Oppreist gange kom før bruk av verktøy og utvikling av stor hjerne. Sjimpansen bruker greiner som enkelt verktøy.

Primatene kan deles inn i prosimier (halvaper, *Prosimii*) og menneskeaper (antropoider, *Anthropoidea*). Storehjernen (*cerebrum*) er velutviklet. De fleste er dagaktive og spiser frukt, nøtter, blad, knopper, insekter, midd, maur, edderkopper, fugleegg og små vertebrater.

**Prosimiene** (halvapene) som er dyr som lever i trær på Madagaskar, India og SØ-Asia, omfatter dagens lemurer, makier, indrier, galagoer, spøkelsesaper og lorier. Trelevende (arboreale) halvaper har lange slanke lemmer, kan rotere rundt skulder

og hofta som er velegnet for klatring i tretopper og ved hopping fra grein til grein. De minste er insektetere og de større er fruktspisere og herbivore. De fleste har delvis motsatt tommel og gripehånd. Kort snute og flatt fjes, noe som indikerer at lukten har mindre betydning og synet større. Langsnutet fjes er en tidlig pattedyregenskap. Prosimiene har 36-38 tenner, mennesket og aper har 32. Forskjellen skyldes at prosimiene ofte har tre premolarer.

B. Anthropoidene omfatter apekatter, menneskeaper og mennesker, og har sin opprinnelse i Afrika og Asia.

Det er to hovedtyper aper:

1. Den gamle verdens aper i Afrika og Asia med 32 tenner. Neseborene er tett sammen og rettet nedover. Mennesket viser nært slektskap med den gamle verdens aper, gorilla og sjimpanse, og står nærmest sjimpanse. Superfamilien Hominoidea omfatter mennesker, sjimpanse, gorilla, orangutang og noen gibboner.

2. Den nye verdens aper i S- og mellom-Amerika med 36 tenner og hale. Flat nese og nesebor rettet til siden. Klatrehale. Hos noen er tommelen kort, men den kan også mangle. Den nye verdens aper skilte seg tidlig ut og har levd i isolasjon. Man finner fossiler fra Oligocen.

Fossiler av dagens hunder ville ha ført dem til mange arter, og viser noe av problemet med inndeling av de fossile primatene i forskjellige arter.

*Sahelanthropus tchadensis*, funnet i 2002 av paleontologen Michel Brunet i Tsjad, levde for 6-7 millioner år siden i skogen, gikk på to bein, og er en del av basis for utviklingstreet som fører fram til *Homo sapiens*.

Fossilrekken til menneskefamilien startet i Ø-Afrika. Nest eldst, 5 millioner år gammel, er *Aridipithecus ramidus*, funnet i Afar i Etiopia, og denne har gitt opphavet til flere arter av sørlig menneskeape (*Australopithecus*). Meave Leakey fant i 1995 *Australopithecus anamensis* som muligens gikk på to bein. I 1974 fant man et nesten komplett skjelett av *A. afarensis* fra Hadar i Etiopia og denne ble kalt Lucy. *Australopithecus afarensis*, den ca. 1 meter høye og 3.2 millioner år gamle "Lucy", var neste trinn i utviklingen. *A. afarensis* behersket ikke ild, brukte ikke verktøy, hadde relativt liten hjerne (600-750 cm<sup>3</sup>) og hadde store hjørnetenner. I 1978 fant Mary Leaky (1913-1996) 3.6 millioner år gamle fotspor fottrinn fra en familie bestående av tre individer hominider (*A. afarensis*) ved Laetoli i Tanzania.

*Australopithecus afarensis* hadde oppreist gange og liten hjerne, og fra *A. afarensis* går det utviklingslinjer til *A. africanus* og *A. aethiopicus*. *A. aethiopicus* førte videre til *Australopithecus/Paranthropus robustus* og *A./P. boisei*, begge med stor kropp med kraftige kjeve og store jeksler (molarer). Robuste og kraftige australopitheciner blir også plassert i slekten *Paranthropus*. Raymond Dart fant *Australopithecus africanus* ved Taung i Kalahariørkenen i Sør-Afrika i 1924, og denne hadde seksuell dimorfi som førte utviklingsveien sannsynligvis videre til *Homo habilis*.

Den nest yngste hominiden, 4.1 millioner år, var *Australopithecus afarensis*, som gikk på to.

Det utviklet seg to hovedtyper av australopitheciner:

1. En type med velutviklet kjeveapparat og store molarer (*Australopithecus robustus*) ca. 2.6 millioner år gammel. *Australopithecus boisei* og *Australopithecus aethiopicus* var også robuste og sterkt bygget, og disse kan slås sammen i slekten

*Paranthropus*. *Paranthropus* hadde store molar tenner. Disse levde sannsynligvis av røtter, frø og frukt. Det ble tørrere og landskapet var preget av grassletter. Klimaet blir kaldere og tørrere i slutten av Eocen.

2. De med et lettere kjeveapparat som særlig apemenneske i Afrika (*Australopithecus africanus*) ca. 3 millioner år gammel. Flere av disse kan ha levd samtidig. Det er fra *A.africanus* at man antar den eldste av arten *Homo* med hjernekasse større enn  $600 \text{ cm}^3$  nemlig *Homo habilis* har utviklet seg. *H. habilis* har blitt funnet i Olduvai Gorge i Tanzania på 1960-tallet, og seinere flere ganger i Ø- og S-Afrika, karakterisert av stor hjerne og mindre premolarer og molarer enn *Australopithecinerne*. Tykk emalje på tennene indikerer hard mat. *H. habilis* brukte primitive redskaper og levde fra 2 -1.5 millioner år siden i Ø-Afrika og SØ-Asia. Redskaper er objekter som ble brukt til et bestemt formål. Noen ble brukt som de var fra naturens side. Andre ble formet på spesielt vis slik at de ble mer velegnet til formålet. Steiner med skarp egg ble brukt til kutting og skraping, og det ga muligheter til sammenkobling av to deler som utgjør et redskap. Flint og kvarts gir en skarp kant. Den første type verktøy kalles Oldowar verktøy oppkalt etter Olduvai Gorge. Capuchiner aper kan bruke steiner til å knuse nøtter. Sjimpanser kan tygge på pinner slik at de passer bedre til å plukke ut termittermaur. Andre medlemmer av gruppen forstå bruken av verktøy ved å observere det andre gjør. Egentlig er det bare sjimpanser som vanligvis bruker redskap. *Homo rudolfensis* er også betraktet som primitiv. *Homo erectus* var høyere og kunne løpe raskere enn de andre og hjernekapasiteten var nå økt til  $800\text{-}1.100 \text{ cm}^3$ . *H. erectus* levde i Ø-Afrika for 1.8 millioner - 150.000 år siden, hadde fremskutt fjes, øyebue, men det var mindre kjønnsforskjeller. *Homo erectus* brukte verktøy, laget håndøkser, gravde opp planterøtter, skrapte skinn med flint, og brukte ild til varme, steking og til å skremme predatorer. Sjimpanser kan knekke nøtter ved bruk av stein, de bruker ikke tre som de vet fra erfaring ikke er hardt nok. I hippokampus har sjimpansene et nevrologisk kart slik at de kan finne fram til geografiske steder i territoriet med steiner de har brukt til nøtteknusing. Det betyr at sjimpansene kan bruke verktøy, finne verktøy og planlegge for framtiden ved at de vet hvor verktøy er gjemt. Sjimpansene kan bruke pinner som de dypper i maurtuer for å få tak i maur som klatrer opp pinnen. De kan også kaste tunge trestokker mot bie- og vepsebol for å få tak i honning. Sjimpansene lærer fra andre, samarbeider i sosiale grupper og kan løse sosiale problemer (bonobooper som kopulerer). Bladklipping hos sjimpanser er sannsynligvis en seksuell-sosial atferd.

Dubois lette etter fossiler på Sumatra og fant rester av Javamannen. Javamannen og Pekingmannen var begge representanter for *H. erectus* (= *Anthropithecus erectus*=*Pithecanthropus*) og *Homo ergaster*, kjent fra Turkana i Kenya. David Blake fant Pekingmannen (*Sinanthropus pekinensis*) i Kina. *H. erectus* fantes utbredt i hele Europa til Asia, og fossiler ble funnet i Indonesia i 1890. Verktøyet blir mer avansert, bl.a. håndøkser (Acheuleisk verktøy), oppkalt etter St-Acheul ved elven Somme i Frankrike. De mest primitive arkaiske *Homo sapiens* levde i Afrika for omtrent 800.000 år siden, og det moderne mennesket uten kraftige øyebuer og med høy panne har levd omkring 125.000 år. Hjernekapasiteten økte til  $1.100\text{-}1.400 \text{ cm}^3$ . Den delen av hjernen som blir større er forhjernen (cerebral cortex) som deltar i hukommelse, observasjon og sammenligninger med andre erfaringer. De har relativt lett skjelett, små tenner, det tar lang tid før tennene bryter frem. Utviklingen skjer sakte og det tar lang tid før individene er seksuelt voksne. Når man går på to bein

må bekkenet bære mye av kroppsvekten. En trang fødselskanal gjør at fødselen blir smertefull. Det store hodet krever at ungen fødes før hodet er ferdig utviklet for å kunne komme igjennom fødselskanalen. Ungen fødes fullstendig hjelpeløs og er avhengig av omsorg fra foreldre.

Et langt liv etter reproduktiv alder som gjør at mennesket kan overføre erfaring og informasjon mellom generasjonene. Utvikling av halsen og strupehode er tilpasset språk. I 1856 fant man en fossil i Neanderthal i Tyskland som ble kalt neandertal mannen, kort, kompakt, med stor nese, lav panne, store øyebuer og store kjever med store fortenner. Det er fremdeles omdiskutert om neandertalerne tilpasset levesett i et kaldere klima var en atskilt art *H. neanderthalensis* eller ikke. De jaktet i grupper, snakket sammen, hadde kunstneriske egenskaper og tok vare på syke og gravla døde. Et svelg tilpasset for språk påvirket utviklingen av skallen. *H. neanderthalensis* levde for ca. 200.000 - 30.000 år siden. På samme tid finnes det moderne menneske *H. sapiens* i Ø-Afrika. Sekvenseringen av genomet til sjimpansen i 2005 (*Nature* 1. sep.) viste at vårt genom er 98.7% likt genomet hos sjimpansen. Skjøting av kromosom 2A og 2B hos sjimpanser er opprinnelsen til vårt kromosom 2. I 2006 startet man et prosjekt ved Institutt for evolusjonær antropologi ved Max-Planck instituttet som hadde til formål å sekvensere genomet hos neandertalere. Mitokondriegenomet har flere tusen kopier per celle og i fossilt beinmateriale bl.a. fra ca. 40.000 år gamle fossiler fra neandertalere funnet i Vindija hulen i Kroatia ble det mulig å isolere og rens DNA, som deretter kan sekvenseres. Med hagelskudd-sekvensering, bioinformatikk som muliggjør skjøting av overlappende sekvenser, samt sekvenseringsmaskiner som blir stadig raskere blir det etter hvert mulig å undersøke neandertal-genomet for å finne hvilke evolusjonære endringer skjedde i perioden mellom neandertalere og dagens mennesker. Neandertalerene har et genom 99.5% likt oss. Et krevende prosjekt hvor man må forsikre seg om at det er rent neandertal-DNA man har funnet. Det var utvandring fra Afrika til Europa og til India og SØ-Asia, via Beringstredet til N-Amerika. Det ble brukt skarpt spisst verktøy (Mousterisk verktøy). Etter funnsteder i Frankrike har man følgende kulturer: Moustierkultur (Le Moustier), Aurignackultur (Aurignac) fra hule- og istidsmennesket Crô Magnon, og det ble laget kvinnefigurer. Andre tidlige kulturer var Solutrékulturen (Solutré) og Madeleinekulturen (Le Madeleine). Hulemalerier av neshorn og mammut fra Madeleinekulturen er funnet i Altamira i Spania og Font-de-Gaume i Frankrike.

Det er to hypoteser for den videre utviklingen: "Ut av Afrika"-hypotesen hvor *H. sapiens* inntok nye områder i Europa og Asia, og utkonkurrerte neandertalerne. *H. sapiens* beveget seg ut av Afrika for ca. 40.000 år siden, brukte effektive redskaper. Levde sannsynligvis sammen med neandertalere. En annen hypotese er Multiregionalhypotesen som sier at *Homo sapiens* utviklet seg fra *Homo erectus* i flere regionale områder, noe som DNA-sekvenser viser er mindre sannsynlig.

Det er liten tvil om at hominidene har sin opprinnelse fra Afrika. Det er større genetisk variasjon mellom populasjoner i Afrika enn i resten av verden. Fagfeltet molekylær antropologi viser at det er størst genetisk diversitet (mangfold) i menneskepopulasjonen som lever sør for Sahara. Khoisan fra S-Afrika er eldst. Det skjedde også en kulturell evolusjon. En utvikling fra nomade-, jeger- og samlersamfunnet, via landbruk, temming av husdyr, irrigasjon og mer avansert landbruk, industriell revolusjon, urbanisering hvor færre mennesker trengs til å produsere mat. Inuitter og Mbuti i Afrika er fremdeles jegersamfunn. Antropologen Desmond Morris skrev en bok med den illustrerende tittelen *Den nakne ape* ("The

Naked Ape”).

Vi som lever nå har 2 foreldre, 4 besteforeldre og 16 oldeforeldre osv. Hvis vi antar at en generasjon tilsvarer 30 år og går 30 generasjoner tilbake i tid tilsvarer dette 900 år. Det betyr  $2^{30} = 1073741824$  forfedre. Man skjønner straks at dette blir umulig når man går ennå lenger tilbake i tid til e.g. bronsealdermannen Ötzi, så blir antall forfedre større enn folketallet på den tiden. Det må bety at det var en betydelig innavl under menneskets utvikling.

Mennesket har kort og bredt bekken med feste for muskler tilpasset opprett gange. Virvelsøylen er bøyd og S-formet. Gorilla har et høyt og smalt bekken og en enkelt oppoverbøyet virvelsøyle tilpasset å gå på fire. *Foramen magnum*, som er det store hullet i skallen for ryggmargen, er plassert sentrum bak på skallen hos gorilla. Hos mennesket er *foramen magnum* i senter og basis i skallen, tilpasset opprett gange. Mennesket har relativt lenger bein enn armer. Stortåa er ikke motsatt, men parallelt med de andre tærne. Hos apene er ikke stortåa parallelle med de andre tærne. Apene har en beinbue over øyehulen og underkjeven er rektangulært formet. Mennesket har U-formet kjeve, et flatere ansikt uten beinbue over øyehulene og *cerebrum* er større. Hos apene er fortennene større, og det er spesielt store hjørnetenner.

Gorilla og sjimpanse har beholdt lange armer som armsvingerne, selv om de lever mest på bakken. De folder fingrene og går på knokkene. Det er en glidende overgang fra sjimpanse til menneske når det gjelder evne til språk og kognitive egenskaper.

Hemoglobin har lik aminosyresekvens hos sjimpanse og *Homo sapiens*. Hos gorilla er det en forskjell på to aminosyrer. En utviklingslinje mot orangutan ble atskilt for 12-16 millioner år siden. Uviklingslinjen mot gorilla ble atskilt for 6-8 millioner år siden, og utviklingslinjen mellom sjimpansene og det moderne menneske ble atskilt for 4-6 millioner år siden. Pilt-downmannen som ble funnet nær Pilt-down i England på begynnelsen av 1900-tallet var en forfalskning.

De fleste aper spiser frukt og insekter, men det finnes bladspisende aper (*Colobinae*) som fermenterer blader ved hjelp av mikroorganismer. Disse apene har en duplisert RNase som kan bryte ned bakterielt RNA.

Noam Chomsky mente i 1959 at i menneskets hjerne ligger det ved fødselen en innebygget grammatikk i hjernen med regler for oppbygging av språk. Menneskehjernen kan arbeide med abstrakte symboler, og dette er sannsynligvis også kodet av gener. Språk er en arvelig egenskap som har dannet grunnlaget for utvikling av menneskelig kultur. Utvikling av talespråket baserer seg på evne til finkontroll av muskler i svelget og munnen, en evne som mangler hos sjimpanser og de andre menneskeapene. Genet *FOXP2*<sup>2</sup> deltar i utvikling av tale og språk. *FOXP2* koder for en transkripsjonsfaktor, og dette genet finnes i lunger og hjerne hos mus. Det er et konservert protein med en aminosyre i forskjell mellom mus og sjimpanser gjennom 150 millioner år med evolusjon. Mellom sjimpanser og menneske er det en forskjell på to aminosyrer utviklet gjennom 6 millioner år. Denne forskjellen på to aminosyrer kan være med på å forklare hvorfor vi har et velutviklet talespråk sammenlignet med sjimpansene. *FOXP2* finnes også hos fugl. Sangfugl ble utviklet i Australia for ca. 65 millioner år siden, og deretter er det spredd over hele kloden.

---

<sup>2</sup>Enard, W. *et al.*: Molecular evolution of *FOXP2*, a gene involved in speech and language. *Nature* 418 (2002)869-872.

Farge på hud og hår er genetisk bestemt. Fargen skyldes polymere av melanin produsert i melanocytter og utskilt til keratinocytter. Fargen melanin som lages fra aminosyren tyrosin er av to hovedtyper: svarbrun eumelanin, samt rødgul-oransje pheomelanin som inneholder aminosyren cystein. Hos mennesker deltar en melanocortin 1-reseptor kodet av genet *MC1R*. Melanin blokkerer for UV-lys. Vitamin D lages i keratinocytter i huden og lenger mot nord vil svart hud kunne gi mangel på vitamin D. Dette kan være en forklaring på lysere hudfarge på mennesker i nordlige områder, sammenlignet med ekvator. Ingen mennesker er like, bortsett fra eneggete tvillinger, men heller ikke de er helt like. Den store variasjonen er enkelt å se på de forskjellige ansiktene.

Et evolusjonært perspektiv på genomet viser at genene kommer i samme rekkefølge hos mus og mennesker, og genomet blir mer komplekst med repeterte sekvenser fra transposons og retrotransposons. Dette passer dårlig overens med *Genesis* og "skapt i Guds bilde".

Deretter fulgte eldre steinalder (paleolittisk tid), yngre steinalder (neolittisk tid) bronsealder, jernalder, middelalder og industriell revolusjon. Panama-kanalen, Suezkanalen, og global kommunikasjon ga nye spredningsmuligheter for artene. Arten *Homo sapiens* utrydder andre arter i stor skala, men kråkefugl og rotter får nye økologiske nisjer fra søppel og søppelfyllinger.

Vi som lever på langt mot nord med lavere temperatur opplever færre krypdyr, men når man beveger seg til varmere strøk finnes mange nålevende store krypdyr: krokodiller, alligatorer, gavialer, hav- og landskilpadder, kvelerslanger og giftslanger. Komodovaran (*Varanus komodoensis*) som lever i Indonesia blir meget stor. Brøgle (tuatara) (*Sphenodon punctatus*) som lever på New Zealand er eneste gjenlevende art av gruppen diapsider i *Rhynchocephalia*, men har mange moderne reptiltrekk.

Straks mennesket fikk overskudd av mat og gode boforhold ble det tid til å tenke over "hva er meningen" og "hvorfor". Aristoteles og Kant mente at organismene utviklet seg målrettet og med en hensikt (teleologi). Man trodde det fantes en egen livskraft (vitalisme) eller *Lebenkraft* i alt levende liv, med tilhengere som Henry Bergson (1859-1941) og Hans Driesch (1867-1941). Bergson skillte mellom reell tid ("*la durée réelle*") som vi opplever og har en erindring av, og den mekanistiske naturvitenskapelig tid. Herfra var tanken kort til at det fantes en gud som styrte utviklingen.

I verket *L'Évolution créatrice* (1907) hadde Bergson ingen tro på Darwins utviklingsteori. Han erkjente at det hadde skjedd en historisk utvikling, men ville ikke ha noen mekanistisk forklaring, forfektet i stedet livskraften *élan vital*, og utviklingen hadde et gudestyrt formål. Bergson mente bl.a. at øyet var for komplekst til at dette kunne ha blitt utviklet ved evolusjon. Øyet har imidlertid utviklet seg fra en lysømfintlig epidermis med en fortykket kutikula som danner en primitive linse. Grubeøye hvor epidermis lager en innbuktning finnes hos sjøstjerner, maneter og leddormer. Seinere utvikles blæreøyet hvor huden lukker seg rundt en kuleformet linse. En linse som utvikles fra hud over øyeblåren danner linseøyet og seinere utvikles bilde- eller kameraøyet. Øyet utvikler seg først bare å være lysømfintlig som reagerer på lys og ikke lys, til et øye som får retningssyn og kan avgjøre i fra hvilken retning lyset kommer, og til det utviklete bildesynet. Øyet hos blekksprut har hornhinne, regnbuehinne (iris), linse samt muskler som gir akkomodasjon og tilpasser øyet til å se på forskjellig avstand. Leddormer har armer med lysfølsomme

celler i enden av tentakler, som kan ha utviklet seg til fasettøyne, som er satt sammen av mange miniatyrøyne. Rankeføttinger trekker seg raskt inn i skallet når det kommer en plutselig skygge. Primatene har trikromatisk syn hvor retinal er bundet til en av tre opsinproteiner som kodes av et kort bølgelengde (SW), middels bølgelengde (MW) og langbølgelengde (LW). MW og LW er laget ved genduplisering av et MW/LW-gen. På store havdyp er det organismer som har egne lysproduserende organer basert på luciferin-luciferase som man finner hos ildfluer, og det er lysregistrerende øyne. Dinoflagellater ("morild") kan skremme predatorer ved usendelse av lys. Lys kan også benyttes av predatorer for å lokke til seg byttedyr.

Driesch ville heller ikke ha noen kjemisk-fysisk forklaring på livet i *Philosophie des Organischen* (1909). Det finnes imidlertid ingen egen livskraft. Det at en organisme adapteres til sitt miljø er noe helt annet enn målrettethet. Det er ingen indre kraft som gir forbedring, optimalisering og utvikling. Naturlig seleksjon skjer som et resultat av adaptasjon til et miljø med begrensede ressurser, men denne prosessen har ikke noe mål eller hensikt, det er altså ikke noe målstyrt "skaperverk" under overoppsyn av en gud. Vi mennesker med vår avanserte intelligens ønsker å finne mening i vår tilværelse, og ønsker derfor at det skal være mening med vår og andre organismers eksistens. Det er dette filosofen Peter Wessel Zapffe omhandler som "det tragiske", vi søker etter mening der hvor det egentlig ikke finnes noe mål og mening, :"*det vi kaller naturen verken viser moral eller mening*". Mange moderne mennesker søker trøst i at det finnes et ekstra liv etter at det jordiske liv er avsluttet, en behagelig tanke, men neppe særlig realistisk. Tanken oppmuntres av presteskap og statlige myndigheter for å hindre moralsk forfall og anarki, med tydelig skille og utviklingsskjebne for *vantrø* og *troende*. Zapffe behandler temaet i de velskrevne essayene *Guds vilje. Samtale med en anti-teist* og "*Hvad vi ikke tror*" (*Essays og epistler*, Gyldendal Norsk Forlag 1967) og i *Syndefaldet. Anden samtale med en anti-teist* (*Spøk og alvor. Epistler og leilighetsvers* Gyldendal Norsk Forlag 1977).

Gjennom hele evolusjonshistorien må mennesket ha vært på vakt mot predatorer og truende og dødbringende artsfrender. Vi snur oss instinktivt for å se oss over skulderen hvem som kommer bak oss. Mennesket er dagaktivt dyr, og spesielt i mørke er redselen og følelsen av å bli sett og overvåket tilstede. Denne følelsen av overvåkning skapte troen på ånder og guder i naturen, forfedre som gikk igjen, og dannet basis, feste og grobunn i hjernen for mange av dagens religioner. Med dagens naturkunnskap vet vi ganske godt hvordan verden er "skrudd sammen" og fungerer, men dessverre er det altfor mange som nekter å godta denne kunnskapen og tror heller på mystiske krefter, gud(er) og overnaturlige fenomener.

## Tenner

Tenner er viktig for taksonomien hos pattedyr. Tennene er også de mest vanlig fossilene man finner. Alle pattedyr har to sett med tenner, melketenner og permanente tenner. Maolarene har ikke melketenner. Tennene er av fire typer: fortenner (incisiver), hjørnetenner (caniner) , forkinntenner (premolarer) og



kinntenner (molarer, jeksler). Det er bare to fortenner i overkjeven og de andre varierer i antall etter dyregruppene. Et åpent rom mellom hjørnetenner og forkinntenner kalles apeluken (diastema) og finnes hos apene. Flatkronete tenner er tilpasset beiting på gras. Det er okklusal (l. *occludere* - passe inn) overflate på molarene. Det er en egen terminologi for tenner:

Buccal (l. *bucca* - munnhulrom, kinn)

Lingual (l. *lingula* - tunge).

Mesial (gr. *mesos* - midten)

Distal (l. *distare* - stå fra hverandre)

Trigonid (gr. *trigonon* - triangel): paraconid, metaconid, protoconid

Talonid: hypoconid, hypoconulid, entoconulid

Enkelttannete gnagere (Rodentia) mangler hjørnetenner. I hver overkjevehalvdel har de en knivskarp fortann med åpen rot og fortsetter å vokse. Det er opptil uekte kinntenner og 2-3 ekte kinntenner. I hver underkjevehalvdel en fortann, 0-1 uekte kinntenner og 2-3 ekte kinntenner. Kinntenner har foldete eller knudrete tyggefletter. Fortenner er uten emalje på baksiden, og fortennene må møtes riktig og slipes mot hverandre. Motsatt lagomorfene plasseres overtennene innenfor undertennene. Leppene kan plasseres bak fortennene for å hindre uønsket gnagemateriale inn i munnen. Under utvikling av mennesket ble kraniet større, ansiktet flatere og hjørnetennene ble redusert, molarene ble kraftigere og flatere og kinntennene mindre atskilt.

George Santayana: *De som ikke husker fortiden er dømt til å gjenta den.*

## Seksuell seleksjon og reproduksjon

Fisk og amfibier har befruktning på utsiden av kroppen, krypdyr, fugl og pattedyr har indre befruktning. Hos alle flercellede dyr (*Metazoa*) har hunnen store ubevegelige næringsrike egg, mens hannen har små bevegelige sperm. Hos fisk legger hunnen egg (rogn) som befruktes eksternt med melke (sperm) fra hannfisken (ovipar). Noen få beinfisk blir utviklet fra egg inne i kroppen (ovovivipar). Bruskfisk (*Chondrichthyes*) som haier, skater og kimærer har en utvekst fra analfinnen (bukfinnen) som overfører sperm til hunnen via en urogenital kloakk. Hos de fleste amfibier holder hannen fast i hunnen i flere dager (amplexus) og stimulerer hunnen til å legge egg, og på den måten å sikre siste trinn i befruktingen av eggene. Hos salamandere føres spermen inn i en urogenitalkanal hvor hale eller baklemmer brukes. Penetrerende sex er nødvendig for at egg og sperm skal holde seg i et fuktig miljø. På land trenger man ikke noe larvestadium.

Fuglene mangler penis som voksne, og penisvev i embryo blir absorbert. Imidlertid har gjess, ender, svaner, kiwi, kasuar, nandu og struts en penis med en lang fure som leder sperm. Hos pattedyr overføres sperm i et rør.

Oftest investerer hunnen større ressurser i avkommet enn hannen og derfor konkurrerer hannene om hunnen. En hann kan befrukte mange hunner, men allikevel er det for de fleste populasjoner en kjønnsforhold 1:1 mellom hanner og hunner. R. A. Fisher kunne forklare hvorfor det ble slik. Hvis det er mange flere hunner enn hanner vil de hannene som finnes ha mye større reprodutiv suksess. Det samme argumentet gjelder hvis det er mange hanner og få hunner. Det kjønn som det er mangel på vil alltid ha en fordel. Siden en hann kan befrukte flere hunner

vil det være en reproduktiv fordel for en hunn å lage hanner hvis hun selv er i god kondisjon, men det er ikke alle hanner som får sjansen til å reprodusere seg. Hvis det lykkes gir det en større reproduktiv suksess. Er hunnen imidlertid i dårlig kondisjon er det sikrere å lage et hunnlig avkom.

Darwin betraktet seksuell seleksjon som en del av den naturlige seleksjonen. Siden hannene konkurrerer med hverandre gir dette en selektiv fordel og hannene kan utvikle kraftig kropp, ha kraftige horn, gevir eller hjørnetenner. Dette er et eksempel på interseksuell seleksjon, og hunnen velger blant hanner med attributter. Store hanner er aggressive og forsvarer parringsterritoriet mot andre hanner og finnes hos hjort, løve, laks, og haviguan. Konrad Lorenz påpekte at dyr med dødelige våpen i noen tilfeller viser mindre aggressiv atferd når det kjempes om partnere ved i stedet å bruke en prangende kroppspositur.

Fugl lager lyd, noe vi kategoriserer som sang. Like før soloppgang og like før solnedgang er det størst sangaktivitet. Syrinx er stemmeorganet hos fugl. Sangfugl har en artskaraktistisk sang i toneleie, styrke, lengde og variasjon. Et sonogram, en synlig utskrift av sangen, viser at det er et reportuar. Fuglesang som benyttes for å markere revir og territorium, skremsel mot rivaler og tiltrekker hunnfugl er et resultat av seksuell seleksjon. Hos noen dyr blir hannens penis lukket inne i hunnens vagina for en lengre periode. Spermkonkurranse er et eksempel på intraseksuell seleksjon. Hannen har vanskeligheter med å tvinge hunnen til parring, og hunnen gjør i stedet et partnervalg. Hvis oppfostring av avkommet krever at begge parter deltar vil hunnen satse på den hannen som har de største ressursene. En spillplass eller leik i parringsperioden finnes hos insekter, fugl, fisk og pattedyr. Spillplassene er ofte koblet til at hannen har lite pass av ungene. Hunnene som besøker spillplassen er selektive og hunnens partnervalg har gitt **seksuell dimorfi** med hanner med mange spektakulære farger, ekstremiteter, hale, pynt etc. Hos påfugl (*Pavo cristatus*) har dette ført til evolusjon av en tilsynelatende svært upraktisk hale. Påfuglhunnen tiltrekkes av påfuglhalen og mer testosteron gir større hale. Handicap-hypotesen gir en indikasjon på "gode gener" for individer som er istand til å bære med seg en upraktisk hale, eller ikke-parasitthypotesen om at individet ikke bærer med seg sykdom. Hos organgutan (*Pongo pygmaeus*) er hannen to ganger så stor som hunnen, med kinnlapper, stor halssekk og sterk lyd som tegn på virilitet. Det finnes imidlertid noen mindre hanner uten kinnlap og uten sekundære kjønnskarakterer som kan tvinge uvillige hunner til parring. Hunnen unngår å parre seg med nære slektninger.

## Jordas tilblivelse

Før det store smellet "Big Bang" var all materie samlet i en enhet. Eksisterte universet før Big Bang ?. Aristoteles hevdet at "ingenting kan komme fra ingenting". Universet kan derfor ikke ha utviklet seg fra ingenting til noe. Derfor må universet ha eksistert bestandig. Augustin mente at det var en gud på utsiden av rom og tid og at guden skapte tiden. Teologer og filosofer har spurt: Er tiden endelig eller uendelig ? Har tiden ingen begynnelse og slutt ?

De første minuttene etter Big Bang eksplosjonen begynte protoner, nøytroner og elektroner å kondensere og det ble dannet kjerner av de lette elementene hydrogen,

helium og litium . Etter millioner år begynte kjernene å fange inn elektroner. Gravitasjonen samlet masse i galakser og stjerner. Fusjon av hydrogen i unge stjerner dannet helium med frigivelse av store mengder energi. Etter hvert som stjernene ble varmere ble det mulig å bygge opp kjerner fram til jern med masse 56. Ustabile stjerner eksploderte som supernovaer og ga mulighet for dannelse av tyngre grunnstoffer enn jern. Derfor er de tyngre grunnstoffene mer sjeldne enn de lette. Vårt solsystem startet for ca. 4.55 milliarder år siden som skyer av gass og støv som ble kondensert. I sentrum av sola steg temperaturen slik av fusjonsreaktoren kom i gang. Gravitasjonen konsentrerte materiale som ble til planetene. Varme ble produsert ved sammenpressing og ved fisjon. Tunge grunnstoffer som jern gikk mot kjernen og lettere grunnstoffer som kvarts, aluminium ble konsentrert i ytterkant og lette flyktige gasser dannet atmosfære. Karbondioksid, nitrogen, hydrogen, vanndamp, karbonmonoksid. Rødforskyvning av spektret fra galakser indikerer at universet ekspanderer. Hubbles lov sier at rødforskyvningen er proporsjonal med avstanden fra jorden.

Støvskyen som dannet planetene har kald nok ved jorden og planetene utenfor til at vann ble kondensert. Kometer og asteroider som bombarderte jorda og månen, fanget inn av gravitasjonsfelt, inneholdet is, og vann kunne i tillegg komme fra jordas indre.

De vanligste grunnstoffene på jorda er jern (Fe), oksygen (O), silisium (Si), aluminium (Al), magnesium (Mg), svovel (S), kalsium (Ca) og nikkel (Ni). De uorganiske grunnstoffene danner **mineraler** som inngår i fjell og berggrunn. Berggrunnen ble laget av silikatmineraler som kvarts (SiO<sub>2</sub>), feltspat (aluminiumsilikater), glimmer. Kalsiumkarbonat dannet berggrunn som aragonitt, kalsitt eller dolomitt. Alle med tilnærmet lik sammensetning, men forskjellig krystallstruktur. Kalsiumkarbonat kan ha uorganisk eller organisk opprinnelse. Det kan være rester av muslinger, koraller, snegler, brachiopoder og bryozooer. Marine alger kan skille ut kalsiumkarbonat. Oksygen kom fra fotosyntese med vann som proton- og elektronkilde, men kunne også komme fra fotodissosiasjon av vann. Delta dannes der en elv kommer ut i hav eller en større innsjø. Strømhastigheten i elven reduseres og partikler sedimenteres. I laguner kan finpartikulært materiale sedimenteres. Begge disse kan inneholde et rikt plante- og dyreliv.

I 1969 falt det ned en meteoritt over byen Murchinson, Australia, som inneholdt aminosyrene glycin, alanin, glutaminsyre og valin, samt nukleinsyrer og karboksylsyrer. Oppstod livet først andre steder i universet enn på jorda, en panspermia ?

Stanley Miller og Harold Urey viste at det var mulig å lage organiske molekyler ved å utsette en prebiotiske suppeblanding av gassene metan, ammoniakk, hydrogen og vanndamp for gnister.

*"I opphavs tider var ingen ting, ikke sand, ikke sjø eller svale bølger, jord fans ikke og opphimmel, bare ginnunga-gap og gras ingen steder". Fra Voluspå*

Liv vil ikke kunne oppstå spontant i dagens atmosfære, men i en tidligere var det mulig. Vi antar at universet er 20 milliarder år gammelt og solen og plantene ble laget for ca. 4.5 milliarder år siden fra skyer av kosmisk støv og gasser, samt kollisjoner med meteoritter. Da jorden ble mer kompakt ble de tyngre elementene samlet i sentrum og de lettere ble konsentrert nærmere overflaten.

Gravitasjonskreftene var imidlertid for små til å holde på den første atmosfæren av hydrogen, helium og edelgasser. Jorden ble mer kompakt, temperaturen økte og nye gasser ble sluppet fri. Disse dannet den andre atmosfæren, bestående av hydrogen, ammoniakk, metan, karbonmonoksid og vanndamp. Blåsyre (HCN) kunne lages fra ammoniakk og metan pluss energi. HCN kan gi basen adenin. Livet måtte oppstå i en suppe i vann bestående av nukleinsyrer, aminosyrer. Polymerisering i form av en dehydrering kan ha skjedd på katalytiske overflater av leirpartikler og pyritt ( $\text{Fe}_2\text{S}$ ) foreslått av Wächtershäuser. Primitive organismer må ha hatt en metabolisme, evne til å lage primitive forbindelser og en arvemekanisme som kunne overføre egenskaper til avkom.

Hydrogengass ( $\text{H}_2$ ) og toverdig jern ( $\text{Fe}^{2+}$ ) kunne være en elektronkilde slik at elementært svovel ( $\text{S}^0$ ) kunne reduseres til hydrogensulfid ( $\text{H}_2\text{S}$ ) i en kjemolitotrof reaksjon. Hydrogensulfid ga mulighet til en elektronkilde for fototrofe bakterier.

Livet på jorda har utviklet seg langs tre evolusjonære linjer. Woese og medarbeidere kunne i 1990<sup>3</sup> ut fra sekvenseringsdata dele alle organismene inn i tre hovedgrupper, de to mikrobioelle Bacteria og Archaea samt Eukarya. Termofile arter i Archaea er de som sannsynligvis ligner mest på de første livsformer. Kjemoorganotrofe organismer var også en mulighet. Apolloferdene viste at det var et stort meteorittregn på månen for 4.1-3.9 milliarder år siden. Jorden må også ha blitt truffet i denne perioden og det var mulig for meteoritter og kometer å bringe med seg organiske molekyler fra verdensrommet som f.eks. aminosyrer. Spor av iridium er et mål på ekstraterrestrisk materiale, og finnes i grenselaget mellom kritt og tertiær.

De eldste fossiler man kjenner til fra Vest-Australia er 3.6 milliarder år gamle. Cyanobakteriene kom for 2.3 milliarder år siden og brukte vann som elektronkilde. Den eukarote celle er 1.7 milliarder år gammel. I kambrium, for 600 millioner år siden, kommer de komplekse organismene. Spesielt mye skjedde i overgangen fra Kritt til Tertiær, KT-grensen. Overgangen fra planteliv i vann til land krevde tilpasningen til store overflater i kontakt med luft. Det satte krav til systemer for å hindre vanntap, transportsystemer og støttevev for å kunne stå oppreist. Det måtte tilpasses en reproduksjon som krevde lite vann. Plantene på land måtte tåle store fluktuasjoner i temperatur, fuktighet og lys. Hos plantene skjer det en reduksjon i størrelse og tiden av den haploide fasen.

De første selvreplikerende systemer måtte være autokatalytiske molekyler for å unngå likevekt. I den prebiotiske fasen ga sannsynligvis den kjemiske evolusjonen grunnlaget for de makromolekylene vi kjenner idag. I starten må det ha vært både protein og guanin-cytosin-rikt RNA, som hadde evnen til å reprodusere seg selv. Prokaryotene har høyere innhold av guanin og cytosin i genomet enn eukaryotene. Selvsagt er det mye spekulativt i dette, men det må ha skjedd en seleksjon og evolusjon på molekylært nivå og det må ha vært en energistrøm som kunne kompensere for entropiproduksjonen.

---

<sup>3</sup>Woese, CR, Kandler, O. & Wheelis, ML.: Towards a natural system of organisms: proposal for domains Archaea, Bacteria and Eukaryo. PNAS 87 (1990)4576-4579.

Manfred Eigen og Leslie Orgel viser at under spesielle betingelser vil en løsning av nukleotid-monomere gi en nukleinsyre polymer. Eigen hadde ikke noe templat, men Orgel gjorde det motsatte eksperimentet. Han fikk nukleotidmonomere til å polymerisere til RNA hvis han hadde et RNA templat. Kopieringen gikk uten enzym.

Lynn Margulis er kalt en av brobyggerene i moderne biologi. Margulis foreslår at parasittisme, mutualisme og symbiose er den drivende kraften i cellulær evolusjon. Nukleinsyrene kan oppfattes som de eldste cellulære parasittene. Det må bety at de eldste organismer hadde en metabolisme med proteiner, men ikke noe genetisk apparat. De mystiske prioner som lever i nervesystemet er bare laget av protein, og inneholder ikke noen nukleinsyrer, er de rester fra en gammel proteinverden? Kloroplaster er ifølge seriell endosymbioseteori en eukaryotisk vertsorganisme med cellekjerne som har tatt opp blågrønnbakterier. Mitokondrier kan oppfattes som cellulære parasitter og er etterkommere etter endosymbiotiske  $\alpha$ -proteobakterier. Mitokondrier oppstod fra aerobe bakterier. Den indre mitokondriemembranen kan sees på som en ytre bakteriell plasmamembran. Alle eukaryoter har mitokondrier eller rester av dem (hydrogenosomer), men ikke alle eukaryotene har plastider. Det har vært forskjellig mitokondriell evolusjon hos dyr og planter. Planter har stort sirkulært mitokondrie-DNA (mt-DNA) med rester av kjerne-DNA, introns og pseudogener. Hos vårskrinneblom (*Arabidopsis thaliana*) er mt-DNA ca. 367 kbp, hos levermosen *Marchantia polymorpha* ca. 187 kbp, sammenlignet med dyr som har små mt-DNA, ca. 16 kbp, med intronløse gener.

H. Urey og S.M. Miller ved Universitetet i Chigaco var i 1953 istand til å syntetisere aminosyrer i en reduserende atmosfære i en prebiotisk suppe betstående av vann, hydrogen, metan og ammoniakk når han utsatte den for gnister. I denne blandingen fant han aminosyrer, spesielt glycin og alanin. I nærvær av  $H_2S$  fikk han svovelaminosyrer. UV lys og ioniserende stråling kan gi det samme resultat, men det skjer ikke i en oksiderende atmosfære. Eksperimentet går også i en atmosfære av hydrogen, nitrogen og karbonmonoksid.

Prebiotisk syntese av nukleinsyrer er vanskeligere å forstå. Elektriske utladninger og lys i en prekambrisk fase har via prebiotisk kjemi gitt en suppe av organiske molekyler, likt det man idag finner i Jupiters atmosfære eller Saturns måne Titan. Den abiotiske syntesen gir ingen forklaring på liv. Det viktigst er å kunne forklare opprinnelsen til et selvreplikerende system som utsettes for Darwinistisk seleksjon og opprinnelsen til dualismen fenotyp-genotyp. Det er mulig å lage den organiske basen adenin i en konsentrert løsning av ammoniumcyanid. Dette ble gjort av Oró i 1960. Det er også mulig å lage guanin, men hvordan skulle man ha hatt en nok konsentrert løsning av ammoniumcyanid? Andre muligheter ligger i å lage puriner og pyrimidiner fra HCN og cyanoacetylen. Sukker kunne lages fra formaldehyd. Fosfat var allerede tilstede i berggrunnen, men hvordan skulle man få dem koblet? På havbunnen kunne jern, nikkel og svovel fungere som katalysator for at CO kunne reagere med metylthiol og gi en aktivert acetylgruppe  $CH_3C(SCH_3)$  som ligner på acetyl-CoA. Jern og svovel i form av  $Fe_4S_4$  og  $Fe_2S_2$  finnes i mange enzymer idag.

Virus kunne fungere som et plasmid. Virus er parasittiske slik at cellen var der før viruset.

A.I. Oparin i sin bok *The origin of life* (1924) foreslo følgende rekkefølge i utviklingen av liv: cellen først, deretter enzymene og så genene. Manfred Eigen's teorier snur på dette. Eigen mener at genene kom først, så enzymene og deretter cellen. Genene er strukturmessige enklere enn proteinene. Ifølge Eigen er selvreplikerende RNA den første form for liv. Vi vet idag at RNA kan virke som

enzym. RNA er selvkatalyserende replikerende systemer og ribosomene utgjør mer enn 90 % av RNA i cellen. Alle organismer unntatt virus har ribosomer. Eigen bygger på to forutsetninger: De GC-rike **kvasiartene** og **autokatalytiske hypersykluser**. (Autokatalyse - et nettverk av reaksjoner hvor et produkt i en reaksjon på en eller annen måte virker som katalysator og gir økt produksjonen av produktet selv). Kvasiartene kom først og drev bare replikasjon. Hypersykluser kommer kort tid etter og kobler en metabolisme til det replikative systemet. Eigen antar at det må være en form for Darwinistisk seleksjon av molekyler. Dette skjer når det nok kvasi-arter av RNA og vennligsinnede proteiner i en kjemisk assosiasjon. Men hva med feil i kopieringen? "Feil-katastrofen" kan utrydde hele systemet, men er det rimelig å anta at det allerede eksisterte et korrekturlesersystem på så tidlig stadium av utviklingen.

Cairns-Smith (1982) foreslo at leire var forutsetningen for liv. Deretter fulgte enzymer. En mikrokristall av leire består av et silikatgitter med bindingspunkter for ioner, og seinere for enzymene.

Motoo Kimura utviklet det matematiske grunnlaget for statistisk behandling av molekylær evolusjon. Hypotesen er at tilfeldige statistiske fluktuasjoner er viktigere enn Darwinistisk seleksjon, dvs. genetisk drift er viktigere enn seleksjon.

Deretter antar man at DNA fikk en funksjon. DNA inneholder en masse unyttig "bortkastet"-DNA. Noen mener at dette skyldes kampen mellom genene og fordi gener kopierer seg selv og lever i en viss grad sitt eget liv.

Livets start var vanskelig, en balanse på en knivegg. Det var som Homer's Odyssevs som seiler inn i mellom klippene Skylla og Kharybdis. Han kommer igjennom, men mister seks mann. Skylla er et sekshodet uhyre som spiser det som kommer forbi. Kharybdis hvirvel er det andre alternativet.

Manfred Eigens arbeid med **selvorganisering av biomolekyler** (hypersykluser) har sammen med Prigogines studier av irreversibel termodynamikk hatt stor betydning for forståelsen av biologiske systemer, men det er mange hull i resonnementene. RNA kunne ikke oppstå tilfeldig. Kom det organiske molekyler med meteoritter? Hvorfor er det bare L-formene (dreier lys til venstre) av aminosyrene som er biologiske aktive og ikke D-formen? Fylogentisk studier basert på ribosomale RNA-sekvenser av prokaryoter viser at fototrof metabolisme og tilstedeværelse av klorofyll er en meget gammel egenskap som oppstod hos forfedrene til de fleste eubakterielle grupper av organismer, slik at fototrofi er noe primært. Type I fotosyntesereaksjonssenter med klynger av jern-svovelproteiner finnes hos Heliobacteria og grønne svovelbakterier (Chlorobiales). Type II fotosyntesereaksjonssenter med kinoner som transporterer protoner og elektroner finnes hos purpurbakterier (Proteobacteria) og grønne ikke-svovelbakterier (Chloroflexales). Cyanobakteriene har to fotosystemer, både type I og II, og gjorde det mulig å bruke vann som elektron- og protonkilde i fotosyntesen, og som biprodukt ble det dannet oksygen. Fusjonsteorien mener at to typer bakterier med henholdsvis type I (grønne svovelbakterier) og II (purpurbakterier) reaksjonssenter fusjonerte. En annen teori går ut på at opphavet til blågrønnbakteriene hadde først bare fotosystem I. Deretter skjedde det en genduplisering som ga et nytt fotosystem I, og etter hvert utviklet det ene fotosystem I seg til fotosystem II.

Respirasjon ble sannsynligvis avledet fra fototrofi og ikke-hemFe/S-enzym, kinon og cytokrom b ble en viktig sekvens av elektronbærere i fotofosforylering og respirasjon. Flere typer av fermentering og energimetabolisme oppstod. Jern og svovel ble viktige for lagring av energi ved redoksreaksjoner. Uorganisk pyrofosfat (PP<sub>i</sub>), polyfosfat og thioestere kan ha vært viktige energilagingsformer fra

begynnelsen.

Anoksiske fotosyntese kan bruke sulfid,  $\text{Fe}^{2+}$ , organiske molekyler eller hydrogen som elektrondonor. Organiske syrer kan fungere både som elektron og karbonkilde, kjemoautotroft med hydrogen og kjemoheterotroft med oksygen og nitrat. Noen cyanobakterier kan drive anoksiske fotosyntese med sulfid som elektrondonor.

Elektronakseptorene for respirasjon og metanogenese er oksygen, nitrat, sulfat og karbondioksid, men også intermediater som  $\text{N}_2\text{O}$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$  og S spiller rolle.  $\text{Fe}^{2+}$  kan felles ut som FeS under anaerobe forhold. I tidlig prekambrium var oksygenkonsentrasjonen lav og  $\text{Fe}^{2+}$  var en vanlig form av jern. Etter hvert som oksygenkonsentrasjonen økte ble jernet oksidert til uløselige  $\text{Fe}^{3+}$ . Jern i rødfargete båndformasjoner er store laminerte avsetninger som inneholder oksidert jern i forholdet  $\text{Fe}^{3+}/(\text{Fe}^{2+} + \text{Fe}^{3+})$  fra 0.3-0.6 i form av FeO og  $\text{Fe}_2\text{O}_3$ , laget 3.5-2 milliarder år siden, i en tidsperiode hvor det ble laget oksygen og et beskyttende ozonlag slik at livet kunne utvikles videre.

Saltbakterier (*Halobacteria*) vokser med saltkonsentrasjon høyere enn 3 molar. De er heterotrofe med aerob elektrontransportkjede, men de kan også respirere anaerobt med nitrat eller sovel. Har de ikke en egnet elektronakseptor kan de fermentere karbohydrater. I lys uten oksygen lages en purpurmembran som inneholder et fotofølsomt protein som fanger opp lys, bakterierhodopsin, som når det belyses gjennomgår syklisk bleking og gjendannelse og samtidig gir utskillelse av  $\text{H}^+$  fra cellen, en  $\text{H}^+$ -gradienten som gir ATP. Bakterierhodopsin er direkte bundet til membranen. Termotaktiske purpurbakterier søker seg mot infrarødt lys sendt ut fra varme kilder. Et slikt system kan ha utviklet seg til å ta opp lys. Feofytin-kinon må ha fungert som en tidlig form for elektronakseptor (fotosystem II-type) eller en Fe-S-samling som hos grønne svovelbakterier (fotosystem I-type). Samvirke mellom disse var grunnlaget for en fotosyntese basert på vann først utviklet hos blågrønnbakteriene.

Substrater for metanogene bakterier er maursyre ( $\text{HCOOH}$ ), og karbonmonoksid (CO) med hydrogen som elektron donor. Metylgruppen i metanol, og acetat ( $\text{CH}_3\text{COOH}$ ) kan også brukes som substrater.

Molekylær fylogeni viser at alle levende organismer er i slektskap med hverandre og livet kan deles inn i tre hovedgrupper: eubakteriene, arkebakteriene og eukaryotene.

Tradisjonell klassifisering av eukaryotene reflekterer ikke deres evolusjonshistorie. Protistgruppene, flagellatene og amøbene er polyfyletiske og inneholder et stort antall uavhengige linjer med organismer som må ha divergert meget tidlig i evolusjonen. Livsformer som inneholder kloroplaster er ingen monofyletisk gruppe.

Evne til å klare seg uten oksygen, vokse anaerobt, har utviklet seg også sekundært hos bl.a. ciliatene.

Det finnes flere typer av eukaryoter som mangler mitokondrier. Noen er kommensaler og noen er parasitter i tarmsystemer. Amøber innen slekten *Entamoeba* som gir amøbedysenteri har mistet mitokondriene.

**Hydrogenosomer** er en organelle som finnes hos anaerobe organismer og brukes til å fermentere pyruvat, som lages i glykolysen, til acetat og hydrogen og er koblet til lagring av energi ved substratfosforylering. Hydrogenosomer finnes i alle trikomonader (kommensaler i tarmsystemet hos dyr, eller f.eks. *Trichomonas vaginalis*). Hydrogenosomene inneholder ikke cytokromer, men har enzymene pyruvatferredoxin oksidoreduktase og hydrogenase. Hydrogenosomene er sannsynligvis modifiserte mitokondrier. Viktige konserverte biokjemiske sykler under

evolusjonen er glykolysen, trikarboksylsyresyklus som kan brukes begge veier, samt respiratorisk elektrontransportkjede med ubikinon og menakinon, nitrogenfiksering, sulfatreduksjon, biosyntese av hem i cytokromer og klorofyll, samt biosyntese av isoprenoider.

De første landplantene var sannynligvis levermoser. Paleobotaniske studier viser at den første fossile planten er *Cooksonia* i midten av Silur. Denne hadde et vaskulært system med små og få trakeider. Den var et par cm høy med dikotomt grenete bladløs stamme med sporangier i spissen. Epidermis hadde spalteåpninger. Sporangiene hadde små sporer beregnet for vindspredning. Meiosesporene til landplantene inneholder **sporopollenin**, den mest resistente biopolymeren som finnes. De første landplantene hadde et forhold til vann som mosene (poikilohydri). Dette er planter som raskt kommer i likevekt med fuktigheten i lufta. Slike planter mister vann raskt i tørre perioder og overlever den ekstreme uttørringen. Overgang fra vann til land krevde følgende: 1) Systemer for langdistansetransport. 2) Overhud som kunne hindre vanntap. 3) Støttevev for å kunne stå oppreist. 4) Reproduksjon med lite vann til stede. 5) Tåle fluktuasjoner i omgivelsesfaktorene. Gjennom evolusjonen får det diploide stadiet større betydning og øker i størrelse på bekostning av det haploide.

Det var sannsynligvis en landflora før *Cooksonia* bl.a. plante mikrofossiler tyder på dette. At disse finnes skyldes kutan (forskjellig fra kutin), lignin og sporopollenin. Flytende vann var tilstede for 3.8 milliarder år siden. Konsentrasjonen av karbondioksid var kanskje opptil 1000 x høyere enn nå. Angiospermene oppstod i kritt-tiden, slik at landplantene under kolonialiseringen av land hadde mye høyere innhold av karbondioksid i sine omgivelser enn idag. Det var sannynligvis ikke oksygen i atmosfæren for 2700 millioner år siden, men mye oksygen bundet i okygenerte sedimenter. I tiden før ozonskjermer som beskytter mot UV var det en meget intens UV bestråling av jorda. I starten var hovedlandmassen Gondwana lokalisert på sydpolen og det var et stort hav på den nordlige halvkule. Istider i sein Ordovicium (440 millioner år siden) førte til utryddelse av mange arter.

Hvorfor holder oksygenkonsentrasjonen seg på 21 % Hvorfor er temperaturen på jorda relativt konstant ? Kan fysikerne finne en teori som forener elektromagnetisme, gravitasjonskreftene og radioaktivitet ? Mellom kaos og orden ligger kompleksiteten, sa Kurt Gödel.

I Rafels bilde "*Skolen i Athen*" løfter Platon blikket og peker oppover mot idéenes verden. Aristoteles vil gjøre vitenskapelige undersøkelser og retter fingeren mot den verden som kan erfares. "*Plantene synes ikke å ha noen annen oppgave enn å frembringe planter av samme art*", sa Aristoteles.

"*Tanker dør i det øyeblikk de legemliggjøres med ord*" Arthur Schopenhauer.

Eigen, M. & Schuster, P.: *The hypercycle: A principle of natural self-organization*. Springer Verlag 1979.

Dawkins, R.: *The selfish gene*. Oxford Press 1976.

Glansdorff, P. & Prigogine, I.: *Thermodynamic theory of structure, stability, and fluctuations*. Wiley-Interscience 1971.



Nicolis, G. & Prigogine, I.: *Self-organization in non equilibrium systems*. J. Wiley & Sons 1977.

Wicken, J.S.: *Evolution, thermodynamics, and information: Extending the Darwinian program*. Oxford University Press 1987.

Schrödinger, E.: *What is life ?* Cambridge University Press 1944.

## Gener og evolusjon

Før man startet det humane genprosjektet med sekvensering av det menneskelige genom visste man hvor flere gener lå på kromosomene. Plasseringen av gener ble funnet bl.a. ved fluorescensmerking med hybridisering med en samling av alle kromosomene (FISH -fluorescens in situ hybridisering). Slik kunne man lage cytogenetisk kart over kromosomene. Lenkekart hadde kjente relative avstander mellom genene basert på rekombinasjonsfrekvenser. Deretter kunne man lage fysiske genkart med fysisk avstand mellom markørgener. I arbeidet med sekvensering av genomet ble DNA kuttet med restriksjonsenzymmer i klonings seter og deretter klonet inn i kunstig gjærkromosom (YAC - yeast artificial chromosome) eller kunstig bakteriekromosom (BAC - bacterial artificial chromosome). Lange genfragmenter samles og klones deretter inn i plasmider for deretter å bli sekvensert med dideoksykyedetermineringsmetode. Fart i sekvensering av det humane genom skjedde da J. Craig Venter og kollegaer i Celera Genomics startet med haglskuddssekvensering (shot-gun sekvensering). DNA fra mange kopier av et kromosom ble kuttet i biter, klonet, sekvensert og deretter ble bitene skjøtt sammen ved hjelp av bioinformatikk.

Det haploide genomet hos *Homo sapiens* inneholder 3200 millioner basepar, sammenlignet med sebrafisk (*Danio rerio*) 1700 millioner basepar, mus (*Mus musculus*) 2600 millioner basepar og vårskrinneblom (*Arabidopsis thaliana*) 118 millioner basepar. Bakterier har genomer fra 1-6 millioner basepar tilsvarende ca. 1500-7500 gener. Eukaryoter har fra ca. 5000 gener fra de enkleste sopp opptil 40.000 gener. Ved alternativ spleising av RNA-transkripter er det mulig å lage flere proteiner fra et gen Det er nå mulig å sammenligne gensekvenser fra mer enn 500 bakteriegenomer, 45 arkebakteriegenomer samt virus, med genomer fra eukaryoter som bakegjær (*Saccharomyces cerevisiae*), bananflue (*Drosophila melanogaster*), rhesusmakaki (*Macaca mulatta*), sjimpanse (*Pan troglodytes*) vår nærmeste slektning på evolusjonstreet samt en rekke andre organismer. Menneske og sjimpanse har felles stamform og en atskillelse skjedde for ca. 6 millioner år siden. Mus og menneske har også felles stamform og en atskillelse skjedde for ca. 65 millioner år siden. Gensekvensene er samlet i databaser kalt genbanker. I USA har National library of medicine samt National institute of Health (NIH) laget en slik stor database kalt National Center for Biotechnology Information (NCBI) (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>). Via internet kan man med programmet BLAST sammenligne sekvenser med det som ligger i databasen. Det finnes tilsvarende europeiske (European Molecular Biology Laboratory) og japanske genbanker. Noen gensekvenser er sterkt konserverte og forandrer seg lite under evolusjonen.

Det arbeides med å finne de sekvensene som koder for proteiner, hvor man bla. ser etter sekvenser i kjente mRNA (EST expressed sequence tags) fra cDNA sekvensering. I Cancer genome atlas samles genvarianter som er relatert til forskjellige typer kreft som lungekreft, eggstokk-kreft og glioblastoma i hjernen.

Kromosomene inneholder gener, reguleringssekvenser og mange korte repeterte sekvenser. Et **gen** er en nukleinsyresekvens som koder for RNA eller et protein. Gener hos eukaryotene består av kodende områder, **eksjoner** (exons) og ikke-kodende områder, **introner** (introns). Både eksjoner og introner blir transkribert til RNA, men intronene blir fjernet før translasjonen til protein. Intronene kan imidlertid påvirke genuttrykk. Introner inneholder repeterte sekvenser og pseudogener fra tidligere gener. Mengde DNA per cellekjerne varierer mye mellom de forskjellige artene. Inversjoner, translokasjoner, delesjoner og transposjoner gir endringer i basesekvensen i DNA, ikke bare mellom arter, men også innen en art. **Translokasjoner** (flyttinger) er rearrangeringer i kromosomer og skjer ved å flytte en nukleotidsekvens fra et kromosom til et annet. Translokasjonene gir størst effekt hos heterozygoter hvor allelene atskilles. **Inversjon** (snuinger) skjer ved at en nukleotidsekvens snus  $180^\circ$  og blir derved i motsatt retning av det normale. **Delesjoner** (utkuttinger) er tap av deler av et kromosom, enten enkeltbaser eller lengre basesekvenser i kromosomet. Det skjer punktmutasjoner som resultat av feil i replikasjonen og mutasjonsraten øker etter påvirkning av stråling og kjemiske mutagener. Det er **korte repeterte sekvenser** i stort antall i et område nær centromeren og kan ha en funksjon ved homolog parring av kromosomer.

**Transposoner** (transposons, transposerbare genetiske elementer, kontrollelementer) oppdaget av Barbara Mc Clintock i mais, er korte basesekvenser som kan forflytte seg i kromosomet, transposisjonere, ved hjelp av enzymet transposase, men antallet øker ved transponeringen. Dette skjer enten ved utkutting av transposonet og innsetting et nytt sted, eller det kan lages en kopi av transposonet og kopien settes inn på et annet sted i kromosomet eller i et annet kromosom. Altså: klipp og lim eller kopier og flytt. Transposonene har korte inverterte repeterte sekvenser i enden og lager en hårnåsløkke som enzymet transposase kjenner igjen. Transposoner som setter seg inn i ikke-kodende sekvenser påvirker ikke fenotypen, men blir transposonet satt inn i kodende sekvenser gir dette endringer i genuttrykk og fenotypen. Størrelsen på transposoner varierer fra ca. 100 - 10.000 baser. Velkjente transposoner er *Ac/Ds* og *Mu* fra mais. Transposoner finnes både hos prokaryoter, kalt insersjonssekvenser, og hos eukaryoter. Hos bakterier kan transposoner også bringe med seg gener for antibiotikaresistens. Transposoner er en viktig faktor som skaper stor variasjon i genomet ved å flytte på blokker med genetisk informasjon som deretter den naturlige seleksjonen virker på. Således er transposoner viktigere enn mutasjoner. Mutasjon gir genetisk forandring, men oftest er virkningen nøytral eller skadelig, og større betydning har tilbakemutasjoner og reparasjon av skader i DNA-sekvensen. I motsetning til rekombinasjon som er et kraftig verktøy for forandring i DNA er mutasjoner enkeltbaseendringer. To tråder med likt DNA som ligger ved siden av hverandre kan utveksle genetisk informasjon ved overkrysning og homolog rekombinasjon. Transposoner gir homologe områder for rekombinasjon, og overkrysning kan flytte gener til en ny posisjon. Gener for syntese av alfa-globin og beta-globin finnes lokalisert på forskjellige kromosomer. **Retrotransposoner** (retrotransposons) forflytter seg i kromosomene via et enkelttrådet RNA-intermediat. Ved hjelp av revers

transkriptase lages en dobbeltrådet DNA-kopi som kan flyttes til et annet sted i genomet, innen samme kromosom eller til et annet kromosom. Antallet kopier øker ved hver transposisjon, og ligner således på retrovirus. Retrotransposoner har lange terminale repetisjoner i enden. Store deler av genomet hos eukaryoter består av rester av retrotransposoner.

Man regner med at over 40% av genomet i *Homo sapiens* består av transposerbare elementer. I primater og *Homo sapiens* er den del av de transposonrelaterte sekvensene like og kalles **Alu-elementer**.

Alu-elementene utgjør ca. 10% av genomet, og har lengde ca. 300 basepar. Ca. 17% genomet består av retrotransposoner kalt **LINE-1**, som er ca. 6500 basepar lange, men har lavere transposisjonsrate. Repetert DNA som ikke skyldes transposoner utgjør ca. 15% av DNA hos *Homo sapiens*. Dessuten finnes det **enkle DNA-sekvenser** med opptil 500 kopier, hvor antall repetisjoner varierer fra person til person. Når det er få baser kalles de **korte tandemrepeterte DNA** med 2-5 nukleotider per enhet utgjør ca. 3% av genomet. De enkle DNA-sekvensene ble tidligere kalt satelitt-DNA fordi når genomisk DNA ble kuttet i biter forekommer de etter gradient-sentrifugering i et eget bånd (satelitt). De enkle DNA-sekvensene er mye lokalisert til telomerer og centromerer og har således strukturbetydning. Telomerer befinner seg i enden av kromosomene. DNA blir kortere for hver replikasjonsrunde. Telomer-DNA binder proteiner som beskytter enden mot degradering og hefting til andre kromosomer.

Mendel studerte bl.a. genutgavene (allelene) som ga rynkete erter, og rynkete erter skyldes en transposonlignende innsetning i stivelse greiningsenzym. Virus kan sette sitt genom inn i vertens DNA, og der kan det ligge latent. Under stressbetingelser aktiveres både transposoner og virus til ny aktivitet.

Mennesker kan produsere opptil en million forskjellige antistoffer. Skulle det være nødvendig med ett gen for hvert antistoff var det nødvendig med en million gener bare for å lage antistoffer, men slik er det ikke. I stedet foretas det skyfling av omstokking av genene V, D og J som gir alle kombinasjonene av antistoffer.

Det er variasjon i antallet kopier av gener, noen er solitære, mens andre er like og samlet i genfamilier. Gener som koder for ribosomalt RNA kan raskt lage store mengder rRNA nødvendig for proteinsyntese. Transkripsjonsenheten for rRNA (18S-5.85S -28S) er på begge sider omgitt av ikke-transkriberte spacere (ITS). Sekvensering av disse ITS-sekvensene kan benyttes til artsidentifisering og utvikling av evolusjonære kart.

**Genduplisering** gir genkopier av deler eller hele genomet, og kopiene kan således utgjøre store deler av et genom. Kromosom 16 hos *Homo sapiens* inneholder DNA-blokker som finnes igjen i kromosom 7,8, 16 og 17 i mus, slik at kromosomreorganisering kan bidra i dannelsen av nye arter. *Homo sapiens* har 23 kromosomer, mens sjimpanse har 24 kromosomer, forskjellen består i at sjimpanse har to kromosomer 2 (A og B), mens disse danner ett kromosom hos oss. Genduplisering er en svært viktig faktor for evolusjonen.<sup>4</sup> Ulik overkrysning i profase

---

<sup>4</sup>J.S. Taylor & J. Raes: Duplication and divergence: The evolution of new genes and old ideas. *Annu. Rev. Genet.* 38 (2004)615-643.

1 i meiosen kan i delesjon i et kromosom med duplisering i et annet. Genene forekommer også i **genfamilier**.

**Hemoglobin** som brukes til å frakte oksygen i blodet er satt sammen av 2 subenheter med proteinet alfa-globin ( $\alpha$ -globin) og to subenheter med beta-globin ( $\beta$ -globin), altså  $2\alpha 2\beta$ . Alfa-globin kodes av en genfamilie på kromosom 16, mens beta-globin kodes av en genfamilie på kromosom 11 med innskutte pseudogener. Pseudogener inneholder mutasjoner som har gjort dem uvirksomme. Det betyr at fra en stamform av globin skjedde det for ca. 500 millioner år siden utvikling av to monomere  $\alpha$  og  $\beta$ . Deretter har det skjedd genduplisering som har ført fram til blodproteinet hemoglobin. Imidlertid har det fra stamformen av globin vært en utviklingslinje for gener som lager **leghemoglobin** som deltar i biologisk nitrogenfiksering i symbiosen *Rhizobium*-erteplanter, hvor leghemoglobin sørger for lave tilførsel av oksygen til bakteroidene slik at nitrogenasen ikke blir ødelagt av oksygen. Fra stamformen av globin går det også en utviklingslinje til gener som lager det oksygenbindende muskelprotein **myoglobin** som er viktig hos dykkende marine pattedyr. Evolusjon av **sigdcelleanemi** i malariaområder i Sentral-Afrika viser hvordan mutasjon i globin-gener gir et allel som kan gi en form av hemoglobin som gjør de røde blodcellene sigdformet og mindre attraktive for malariaparasitten *Plasmodium falciparum*. Malariaparasitten virker som seleksjonspress som gir økt frekvens av sigdcelle-allelet.

Lysozym er et enzym som hydrolyserer cellevegger og brukes til beskyttelse mot bakterier. Alfa-laktalbumin er et ikke-enzym som deltar i melkeproduksjon. Begge disse proteinene finnes i pattedyr og de har omtrent samme aminosyresekvens og tredimensjonal form. Fugl har bare lysozym, noe som viser at under evolusjonen har det ved genduplisering blitt dannet et nytt protein som har fått en ny funksjon i forhold til den eldre stamformen.

Kollagen er et strukturprotein med repetert aminosyresekvens. Vevsplasminogen-aktivator som er et protein som kontrollerer blodlevring har sin opprinnelse fra tre andre gener (epidermal vekstfaktor, fibronektin og plasminogen) og er et eksempel på hvordan eksonduplisering og eksonskyfling kan gi nye gener.

*Homo sapiens* har igjen 1000 forskjellige gener for luktreseptorer, men har mistet 60% av luktreseptorene ved mutasjoner.

**Ortologe gener** (gr. *orthos* - rett) er homologe gener i forskjellige organismer som resultat av artsdannelse e.g. gener for cytokrom c. Ortologe gener kan bare divergere etter artsdannelse.

**Paraloge gener** (gr. *para* - ved siden av) er homologe gener fra genduplisering, og flere kopier i samme genom for eksempel luktgener.

Gensuperfamilier har utviklet seg fra et enkelt gen i tidligere opphav og koder nå for mange forskjellige proteiner, f.eks. immunoglobuliner i immunsystemet. Gener med samme funksjon kan ofte finnes nær hverandre på kromosomene. Et stort kromosomtall gir større muligheter for å skape variasjon i genomet under reduksjonsdelingen.

**Aneuploidi** er endring i kromosomtall hvor ett eller flere av kromosomene i et

normalt kromosomett mangler eller er i overskudd. Hos planter er **polyploid** meget vanlig, og er det flere enn 18 kromosomer i cellekjernen betraktes det vanligvis som polyploid. Polyploidene har stor grad av heterozygositet. Omtrent 80% av angiospermene er polyploide og 96% av pteridofyttene, men polyploid er relativt sjeldent hos angiospermene. **Allopolyploid** oppstår når to forskjellige arter hybridiserer og inneholder derfor ulike sett med kromosomer som vanligvis ikke kan danne par under meiosen og er derfor vanligvis sterile. Hvis det skjer påfølgende kromosomdobling kan hybridene bli fertile. Autopolyploide som her flere enn to sett med homologe kromosomer har flere enn to alleler for hvert locus. De mest vanlige polyploidene hos planter har balanserte partall av genomet: 4x, 6x, 8x osv. Polyploid er mer vanlig hos flerårige enn ettårige planter. Mange av kulturplantene er polyploider. Hvete (*Triticum aestivum*) er en hexaploid art ( $2n=42$ ) med AABBDD, hvor genomet har sin opprinnelse fra tre forskjellige arter: *Triticum monococcum* (AA), *Triticum sp.* (BB) og *Triticum tauschii* (DD) alle med  $2n=13$ . Foredlet banan er triploid og kan bare formeres ved stiklinger. Potet er tetraploid. Størrelsen av cellen og cellekjernen er ofte positivt korrelert med DNA-innholdet.

Gregor Mendel studerte allelvariasjon fra flere uavhengige loci hos erter: lengden av erteplantene, rynkete og glatte erter, gule og grønne erter eller belger, bladposisjon, samt blomsterfarge. Den danske genetiker Wilhelm Ludvig Johannsen innførte begrepene gen, genotype og fenotype. **Fenotype** er morfologiske-, anatomiske-, fysiologiske-, biokjemiske- eller atferdsegenskaper til et individ eller gruppe av individer. Genotypen er den genetiske konstitusjon. Et gen er et locus på kromosomet. Alleler er alternative utgaver av et gen. Johannsen fant at høyde og frøvekt nedarves på mendelsk måte, men at de kvantitative forskjellene skyldes flere gener. Jo flere genloci som bestemmer en arvlige egenskap desto større kontinuerlig variasjon blir det. **Pleiotropi** vil si at et allel har flere effekter på en fenotypeegenskap.

**Kvantitative arvbare loci** (QTL, polygener) gir variasjon i kvantitative egenskaper hos individene. QTL-analyse består i seleksjon og hybridisering av foreldrelinjer som atskiller seg i en eller flere kvantitative egenskaper f.eks. form og størrelse på frukten. Andre egenskaper ved kvantitative arvbare loci er frøutvikling, forsvarsrespons, stresstoleranse og blomstringstidspunkt. En organismes egnethet i et miljø skyldes ikke bare ett gen, men interaksjon mellom alle genene i genomet. **Isozymer** er forskjellige molekylære former av et enzym hvis det blir kodet av mer enn et locus. De kalles **allozymer** hvis enzymene er laget av forskjellige alleler av et locus. Et individ med mer enn ett allozym er heterozygot. Dupliserte isoenzym-loci ga flere bånd på stivelsesgelen enn enkeltkopigener. En art med mer enn ett allozym ved et locus kalles **polymorf**. **Enkeltbasepolymorfier** (SNP, enkeltnukleotidpolymorfier) er variasjon i DNA-sekvens som forekommer bare i en base i en genomsekvens i kodende eller ikke-kodende region. Innen **genomikk** indentifiseres struktur og funksjon til alle genene i en organisme. **Transkriptomet** er summen av alle områdene i et genom som blir transkribert: mRNA, ribosomalt RNA, tRNA og regulerings-RNA. **Proteomet** er alle proteinene i en organisme og omfatter alle umodifiserte og posttranslatert modifisert protein, og studiet av disse kalles **proteomikk**. Metabolomet omfatter alle primær- og sekundærmetabolitter i en organisme og **metabolomikk** omfatter studiet av alle metabolitter i celler. **Bioinformatikk** er nødvendig for å kunne behandle den store mengde med sekvensdata.

**Horisontal genoverføring** (lateral genoverføring) er overføring av gener fra en art til en annen. I 1944 oppdaget Avery, MacLeod og McCarthy at bakterier kunne ta opp nakent DNA og inkorporere det i sitt eget genom. Plasmider med gener for resistens (toleranse) for antibiotika kan overføres mellom bakteriepopulasjoner, oppdaget i 1959. **Transformasjon** vil si at DNA utskilt av bakterier til omgivelsene kan tas opp av en annen bakterie, men ikke nødvendigvis samme bakteriestamme. Horisontal genoverføring var så vanlig i starten at man kan snakket om “livets ring” som etter hvert delte seg i tre greiner (bakterier, arkebakterier og eukaryoter). **Konjugasjon** er bakteriesex mellom krysningstyper. Bakterier kobles sammen og “hannbakterien” overfører stykker med DNA til “hunnbakterien”. Den delen som overføres er kuttet av fra bakteriekromosomene i form av plasmider. Transduksjon skjer når virus tar opp stykker med DNA fra bakterier og inkorporerer det i sitt egen genom. Etter at bakterieviruset (bakteriofagen) er oppformert og slipper ut tar den med seg deler av bakteriegenomet. Ved en ny infeksjon kan viruset ta med det stjalne bakterie DNA og sette det inn i en annen bakterie. Bakterien *Agrobacterium tumefaciens* som gir krongalle overfører T-DNA fra et tumorinduserende plasmid (Ti-plasmid) til plantens kjernegenom.

## Migrasjon, seleksjon og genetisk drift

Migrasjon, seleksjon og genetisk drift er faktorer som gir evolusjon.

**Migrasjon** betyr at gener flyttes mellom populasjoner. Dyr kan foreta sesongavhengige vandringer fra en lokalitet til en annen lokalitet som respons på mattilgang eller reproduksjonssyklus. Hos planter flyttes gener mellom populasjoner med frø, pollen eller sporer. Gener fra en annen populasjon kan øke variasjonen i mottakerpopulasjonen slik at populasjonen er bedre i stand til å endre seg med endringer i miljøet. Det er mange mekanismer som favoriserer kryssbefrukting. Selvbefrukting gir en mer homozygot art sammenlignet med utkryssere, og prosenten heterozygoter reduseres med 50% for hver generasjon med selvbefrukting. Dette benyttes i **kunstig seleksjon** av landbruksvekster hvor man tilstreber rene homozygote linjer. Det er ikke alltid at krysning mellom homozygote linjer gir hybridstyrke (heterose). Sorter av bønner kan krysses med hverandre og gi svakt dvergaktig avkom. **Seleksjon** skyldes forandringer i populasjonenes genfrekvens forårsaket av forskjellig overlevelse og reproduksjon. **Genetisk drift** er forandringer i genfrekvens i små isolerte populasjoner og som skyldes tilfeldigheter forskjellig fra naturlig seleksjon. Ved genetisk drift blir det tap i genetisk variasjon og allelfrekvensen endres via tilfeldigheter

**Genflyt** gjør at alleler går inn eller ut av populasjonen ved bevegelse av fertile individer eller gameter. Genflyt reduserer genetiske forskjeller mellom populasjoner. I en populasjon med tilfeldig krysning uten evolusjon vil **genotypefrekvensen** nå en likevekt, **Hardy-Weinberg-likevekt**. Hardy-Weinberg-likevekt forutsetter en meget stor populasjon med tilfeldig parring, ingen mutasjoner, ingen seleksjon eller genflyt. Er genotypefrekvensen forskjellig fra Hardy-Weinberg-likevekt betyr det at det foregår evolusjon eller at krysningen ikke er tilfeldig. En populasjon av en art kan ha mange alleler for et locus. Frekvensen av genotyper er avhengig av **allelfrekvensen** i tidligere generasjoner.

Koevolusjon, parasittisme og mutualisme er andre viktige faktorer i evolusjonen.

Egget har med seg mesteparten av cytoplasma og organeller under kryssningen med en spermcelle med lite cytoplasma. Det betyr av organeller som mitokondrier og plastider som inneholder **sirkulært DNA** (mitokondrie-DNA, kloroplast-DNA) vil vanligvis nedarves maternalt via moren.

## DNA-markørsystemer

For å kunne studere det molekylære grunnlaget for evolusjonen ble det tidligere brukt enzymvarianter, alloenzymer (allozymer). Allozymene skyldes allelvarianter fra samme locus og enzymene blir atskilt med **stivelsesgelelektroforese** hvor proteinene vandrer med forskjellig hastighet i et elektrisk felt. Elektroforesen skjer kaldt under ikke-denaturerende betingelser slik at enzymaktiviteten beholdes etter elektroforesen. Deretter tilsettes substrater for enzymet koblet til en fargereaksjon slik at man kan observere enzymene på gelen. Allozymene blir imidlertid ofte bare uttrykt i noen typer ved, mens DNA finnes i alle cellevev, og det er i dag DNA-teknikkene som dominerer. Ingen markør er ideel til alle formål. DNA bærer med seg den arvelige informasjonen fra generasjon til generasjon.

Bakteriofager (bakterievirus) kan bare vokse i noen bakterier og de resistente bakteriestammene har enzymer som bryter ned DNA eller RNA fra bakteriofagene. Meselson og Yan oppdaget i 1968 restriksjonsendonukleasene (**restriksjonsenzymer**) som kutter DNA på spesifikke steder. Det finnes mer enn 3500 forskjellige restriksjonsenzymer og disse enzymene danner grunnlaget for de molekylærbiologiske teknikkene som benyttes til å studere evolusjonen. Grunnlaget for PCR-teknikken (polymerase kjedereaksjon, hvor små mengder DNA oppkopieres) er varmestabil DNA-polymerase (Taq-polymerase) fra *Thermus aquaticus* som ble isolert fra varme kilder i Yellowstone nasjonalpark.

Første trinn er å isolere og ekstrahere DNA fra biologisk materiale. Cellevevet knuses og blandes med et såpestoff, detergent, som løser opp de fettaktige membranene og det tilsettes stoffer (fenol, kloroform) som koagulerer proteiner. DNA kan felles ut med etanol og isoleres ved sentrifugering. Ved **restriksjonsfragmentlengdepolymerfi (RFLP)** kuttes DNA i fragmenter vha. restriksjonsenzymer og de oppkuttete sekvensene finnes igjen etter gelelektroforese ved hybridisering med spesifikke prober. Størrelsen på DNA-fragmentene sammenlignes etter kutting. I tillegg til enkeltbasepolymorfier finnes **hypervariable regioner** i genomet med loci med variabelt antall tandemrepeterte nukleotidsekvenser (VNTR - "Variable Number Tandem Repeats"). . Forskjellige deler av genomet benyttes til DNA-fingerprinting (DNA-fingeravtrykk) som er et spesifikt unikt DNA-avtrykk eller **DNA-profil** hvor man opererer med sannsynligheter for at to individer er like eller ikke. . **ITS-sekvenser** er internt transkriberte spacere i RNA, kan oppformeres med PCR, deretter sekvensert og benyttet til fylogenetiske studier.

. Etter hvert har bruk av hypervariable **minisatelitter** (2-4 nukleotider blir repetert) erstattet bruken av mikrosatelitter. To til fem baser blir repetert og kan bestå av flere hundre kopier. Kan identifiseres ved å klonere DNA-fragmenter inn i en kloningsvektor f.eks. BAC ("Bacterial artificial chromosome"), bestemme hvilke BAC som bærer fragmentene ved Southern hybridisering og deretter sekvensere flankene. **Mikrosatelitter** består av tandemrepeterte sekvenser med opptil 20 basepar

**Randomisert amplifisert polymorfe DNA (RAPD)** hvor PCR blir brukt til å mangfoldiggjøre (amplifisere) ukjente nukleotidsekvenser. DNA som skal undersøkes blir blandet med korte syntetiske DNA-primere (ca. 10 oligonukleotider), dNTP og Taq-polymerase. DNA-trådene atskilles ved oppvarming og DNA-primere blir hybridisert til komplementære DNA-sekvenser. Etter flere sykler med oppvarming og avkjøling blir utvalgte deler av DNA oppformert, og kan deretter atskilles ved elektroforese.

Undersøkelse av mikrosatelitter hvor det brukes primere som binder seg til flanker på kjente sekvenser.

Mitokondrie-DNA (mtDNA) er sirkulært, har en hypervariabel region og kan benyttes til genetiske og evolusjonære studier. Det samme gjelder kloroplast-DNA i planter. Til forskjell fra kjerne-DNA finnes mitokondrie-DNA og kloroplast-DNA i mange kopier per celle.

## Menneskepopulasjonen, evolusjon og mat

Landskapet på jorda er i dag dominert av landbruk, og det er få steder som er basert på gammel jeger-samler-strategi. Landbruket startet for ca. 12.000 år siden med domestisering av dyr og planter. De siste tiårene har det blitt 1 milliard flere mennesker ca. hvert 12. år, en utvikling stimulert av den Katolske kirkes prevensjonspolitik, og paternalske samfunn i fattige land bl.a. med utdannede muslimske koner, gjerne flere per mann, som fra meget ung alder virker som fødselsmaskiner. Grunnlaget for denne enorme økningen i populasjonen av den meget ressurskrevende arten *Homo sapiens* (det vise menneske, den tredje sjimpansen) er kunstig seleksjon av nytteplanter og husdyr basert på darwinisme og Mendels lover. Ved bl.a. det internasjonale risforskningsinstituttet (IRRI) på Filippinene; det internasjonale mais- og hveteforedlingscenteret i Mexico og det internasjonale potetsenteret i Peru drives det kunstig seleksjon av høytvarende arter. Brokkoli, blomkål, spisskål, hodekål, rosenkål, og grønnkål er alle foredlet fram fra felles opphav i *Brassica oleracea*. Det en stor industri med internasjonale selskaper med bl.a. Monsanto i spissen som driver utvikling av hannsterile planter og plantehybrider med krysning av foreldrelinjer med gode egenskaper. Vegetativ formering og podingsteknikker sikret oppformering av planter med ønskede egenskaper, samt planter som ikke kan formeres via frø bl.a. triploid banan, tetraploid potet, podete frukttrær og podet vindruer. Sammen med meget energikrevende produksjon av kunstgjødsel, et mekanisert landbruk basert på fossilt drivstoff, kunstig vanning eller nok nedbør, samt sprøytemidler som beskytter plantene mot sopp og insektsangrep, ga dette betydelige avlingsøkninger på et i utgangspunkt begrenset jordbruksareal. I tillegg drives det utstrakt krysning med kunstig inseminasjon og utvalg av alle former for høytvarende husdyr, fugl og fisk som gir kjøtt og/eller melkeprodukter. I løpet av foredlingsarbeid de siste ca. 6000 år som startet mellom de to store elvene i Mesopotamia, men som skjøt virkelig fart etter at mennesket forstod hvordan evolusjonsprosessen virker med fundament i Darwins og Mendels fundamentale oppdagelser.

Noe av grunnlaget for Darwins evolusjonslære var det han så i den store variasjonen



av husdyr og dyrkede planter. Charles Darwin skrev i første kapittel av *Arternes opprindelse ved kvalitetsvalg eller ved de heldigst stillede formers sejr i kampen for tilværelsen*, utgitt ifm. feiringen av Darwins 100-årsjubileum i Danmark i 1909, en feiring det var lite av i Norge:

*Varieringens Aarsager. Naar man blandt de Dyr og Planter, der længe har været Genstand for Menneskets Omsorg, sammenligner Individder af samme Varietet eller Undervarietet, bliver man straks slaaet af den Omstændighed, at de er langt forskjelligere indbyrdes, end Individder af Arter eller Varieteter i den fri Natur er det. Tager vi nu i Betragtning hvor forskjelligartede de Dyr og Planter er, som Mennesket har taget i sin Tjeneste, at de har varieret til alle Tider under alle Klimater og alskens Behandling, nødes vi til den Slutning, at dette kommer af, at disse Dyr og Planter er bleven opelskede under Livsbetingelser, der ikke er ganske de samme og ikke saa ensartede som de, hvorunder deres Stamarter har levet i den fri Natur. s. 11.*

Darwin hadde holdt omtrent alle hønserasene som var kjent i England, han krysset dem og undersøkte skjelettene deres og kom til konklusjonen: alle høns er etterkommere etter den ville indiske høne (*Gallus bankiva*). Han gikk nøye gjennom forskjeller og likheter mellom alle duerasene. Skjønt den store variasjon i nebbform og skjelett hos duerasene kommer han til konklusjonen: alle nedstammer fra en art, klippeduen (*Columba livia*). Han mente at alle hunderasene kommer fra en felles stamart, og at forskjellene mellom hunderasene skyldes foredlingen. Slik gikk han gjennom alle husdyrrasene som var kjent: sauer, geiter, hester, og kveg. Darwin viser til at egenskapene til de foredlete rasene ikke er spesielt tjenlig for dyret eller planten selv, men er tilpasset menneskets nytte og smak. Darwin observerte hvordan oppdrettere og gartnere betraktet dyr og planter som en plastisk masse som de kunne forme med krysninger, og dyr med et godt stamtre kunne oppnå høy pris. I kjøkkenhagen og blomsterbedet gjorde Darwin de samme betraktningene over bærbusker, frukttrær (pærer, epler), jordbær, grønnsaker (bønner, erter, mais) og prydblomster (roser, stemorsblom, pelargonier, georginer, Fuchsia, Rhododendron, petunia, tøffelblomst m.fl.), variasjoner i form som resultat av planmessige krysninger og rasevalg, med utgangspunkt en stamform. Darwin påpekte hvordan avkommet etter den første krysningen hos planter kunne få forbedrete egenskaper (hybridstyrke), men i de videre generasjoner tapes disse egenskapene (innavlsdepresjon). Hybridene eller bastardene etter en krysning kunne også være sterile (eselhingst krysset med hestehoppe, eller hestehingst krysset med eselhoppe). Darwin viste også til eksperimenter med krysning mellom høns og hønsehybrider kunne gi egg med uutviklede kyllingembryoer, men hvis de var utviklet klarte ikke kyllingene å hakke seg ut av egget. Med dette som basis gikk Darwin videre til å studere variasjon av dyr og planter i vill tilstand, definerte begrepene "Kampen for tilværelsen", individantallets geometriske stigning, kvalitetsvalget som samler og bevarer tjenlige variasjoner under de gjeldende livsbetingelser, samt parringsvalget. Han drøftet hvorfor en stamform kunne leve side om side med sin varietet. Hvordan en art kunne bli akklimatisert til forskjellige vekstforhold og klima. Fiskens svømmeblære brukte Darwin som eksempel på hvordan et organ som har funksjonen oppdrift i vannet kunne utvikles et annet organ, lunger, som har funksjon i åndedrett på land. Svømmeblæren hos fisk er homolog med lungene hos virveldyrene. Våre lunger nedstammer fra en gammel stamform som hadde svømmeblære. Gjellene har forsvunnet på høyere virveldyr,

men på fosterstadiet kan man se gjellespaltene på siden av halsen. På Darwins tid hadde man lite fossilt materiale fra planter og dyr, og Darwin var oppmerksom på mangelen på overgangsformer i de geologiske formasjonene, men mange av disse fossile overgangsformene er nå funnet og vil bli funnet etter hvert som utgravningene fortsetter. Darwins reise med *Beagle* ga et godt grunnlag for kunnskap om artenes geografiske utbredelse, om mangelen på padder og landpattedyr på øyer langt til havs, om slektskap mellom arter på øyer og de tilsvarende artene på fastlandet innenfor.

I boka *Menneskets avstamning og parringsvalget* redegjorde Charles Darwin for menneskeslektens opprinnelse, "mennesket som en modifisert etterkommer av en tidligere eksisterende form". Menneskets legemsform er bygget på samme måte som andre pattedyr. For alle beina i menneskeskjelettet og for indre organer, blodårer og nerver viser Darwin til tilsvarende finnes hos aper, flaggermus og sel. Parasitter og innvollsormer som plager mennesket tilhører de samme slekter og arter som infiserer dyr.

Hos de første menneskene var hovedføden frukt, bær, nøtter, stivelsesholdige røtter og jordstengler, insekter, marine dyr i strandsonen, samt dyr fanget ved jakt, et kosthold basert på mye protein og fett, og forholdsvis lite karbohydrater. Evolusjonære betraktninger blir i dag tatt i bruk når man skal vurdere hvilket kosthold det moderne menneske er best tilpasset. Kinin fra kinabarktreet i S-Amerika ble et viktig middel for å kunne innta områder med mye malaria. Sickle cell anemia ble selektert i malariaområder i sentral-Afrika. Europeerne har et gen som lager enzym slik at vi kan nedbryte melkesukker. Det ga grunnlag for husdyrbruk hvor melk og melkeprodukter ble et viktig bidrag til ernæringen.

Det er forholdsvis få plantearter som danner grunnlaget for vår eksistens og før oppdagelsesreisene var det dominerende matplanter på de forskjellige kontinentene: Afrika: Sorghum, hirse (millet), afrikansk ris (*Oryza glaberrima*) og vannmelon, yam, kuert (cowpea), oljepalme, teff og hirse

Sør-Øst Asia: Banan, sukkerør, kokosnøtt, taro, ris, soyabønne, hirse, citrus, pære, fersken, agurk, sesam

Sør-Amerika: potet, tomat, jordnøtt, bønner, linser, mais, avocado, chili, bomull, maniok, ananas, squash, søtpotet, yam.

Den nære Østen og middelhavsområdet: Emmerhvete, einkornhvete, bygg, linser, erter, dadler, vindruer, viken, oliven, mandel, salat, løk, redikk

Europa: rug og raps.

Fra  $\delta^{13}\text{C}$ -forholdet i fossile bein er det mulig å avgjøre om plantekosten bestod av mais (C4-plante) eller C3-planter.

Menneskets hjerne inneholder mye fett, og en fettrik ernæring var nødvendig for videre utvikling av hjernen.

## Sosialdarwinisme

Darwinisme ble ikke bare et begrep innen biologi og artsdannelse, men ble også tatt i bruk og misbrukt innen psykologi, sosiologi, økonomi og politikk. Sosialdarwinismen ble brukt som argument mot regulering av økonomi og mot fagforeninger. Sosialdarwinisme på 1930-tallet i Tyskland startet med spencerisme

(oppkalt etter Herbert Spencer), den sterkeste overlever, den sterkestes rett og ble brukt til å forklare at det fantes laverestående individer. Det burde hete sosialspencerisme i stedet for sosialdarwinisme, siden dette har ingenting å gjøre med Darwins evolusjonslære. Grunnlegger av eugenikk var Francis Galton som studerte den statistiske fordelingen av egenskaper. Eugenikkbevegelsen ble brukt til ideologisk dystre formål. Man mente det skjedde en evolusjon og naturlig seleksjon i det menneskelige samfunnet, med en inndeling i de svake og de sterke, og de sterkeste overlever ("survival of the fittest", et begrep innført av Spencer). Vi har lett for å dele inn i dikotome kategorier: sterk-svak, godt-ondt, åndelig-materialt, lyst-mørket, maternalt-paternalt, men det er selvsagt en flytende kontinuerlig overgang mellom disse kategoriene. Ifølge Malthus i "Principle of population" (1798) var menneskeheten alltid utsatt for sult, sykdom, krig og fattigdom. Tyskland hadde fått en forkrøplet økonomi etter Versailles-freden, og her fikk tanke om klasse, rase, tvangssterilisering, og forbedring av rasen ekstra grobunn, selv om de samme idéene og tankene fantes i mange andre land inkludert Norge.

## Litteratur

Conroy, G.C.: *Primate Evolution*. Norton 1990.

Benton, M.J.: *When life nearly died. The greatest mass extinction of all time*. Thames & Hudson Ltd. 2003.

Fleagle, J.G.: *Primate adaptation & evolution*. Academic Press 1988.

Hu, Y., Meng, J., Wang, Y. & Li, C.: *Large mesozoic mammals fed on young dinosaurs*. Nature 433 (2005) 149-152.

Lindsay, J.: *Account of the germination and raising of ferns from the seed*. Trans. Linn. Soc. 2 (1794) 93-100.

Martin, R.A. *Missing Links*. Jones & Bartlett Publishers.

Moran, R.C.: *A natural history of ferns*. Timber Press 2004.

Pryer, K.M., Schneider, H., Smith, A.R., Cranfill, R., Wolf, P.G., Hunt, J.S. & Sipes, S.D.: *Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants*. Nature 409 (2001) 618-622.

Schneider, H., Schuettpelz, E., Pryer, K.M., Cranfill, R., Magallón, S. & Lupia, R.: *Ferns diversified in the shadow of angiosperms*. Nature 428 (2004) 553-557.

Stanley, S.M. *Earth system history*. W.H. Freeman and Company 1999.

Sun, G., Qiang, J., Dilcher, D.L., Zheng, S., Nixon, K.C. & Wang, X.: *Archaeofractaceae, a new basal angiosperm family*. Science 296 (2002) 899-903.

Weil, A.: *Living large in the Cretaceous*. Nature 433 (2005) 116-117.

Qui, Y., Lee, J., Bernasconi-Quadroni, F, Soltis, D.E., Soltis, P.S., Zanis, M., Zimmer, E.A., Chen, Z., Savolainen, V. & Chase, M.W.: *The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes.* Nature 402 (1999)404-407.

Qui, Y., Cho, Y., Cox, J.C. & Palmer, J.D.: *The gain of three mitochondrial introns identifies liverworts as the earliest land plants.* Nature 394 (1998) 671-674.

Eon	Era	Periode	Mill. år	Hendelser
Phanerozoicum	Nytid (Cenozoikum)	Kvartær epoke Holocen	1	Vår tid. Istider
		Neogen epoke Pleistocen	1.8	Opprinnelsen til slekten <i>Homo</i>
		Neogen epoke Pliocen	5.3	
		Neogen epoke Miocen	23	
		Paleogen epoke oligocen	33.9	Mange primater og aper
		Paleogen epoke Eocen	55.8	Evolusjon av angiospermene som blir dominerende
		Paleogen epoke Paleocen	65	Plantelivet nærmer seg nåtidens. Koevolusjon. Adaptiv radiasjon av pattedyr, fugl og pollinerende insekter
	Mellomtid (Mesozoikum)	Kritt	135	Første blomsterplanter. Evolusjon av gnetofytter. Masseutryddelse av dyr.
		Jura	190	Gymnospermer og dinosaurer dominerer.
		Trias	225	Bartrær, bregner, Cycadeer. Dinosaurer
	Oldtid (Paleozoikum)	Perm	280	Første bartær. Vulkansk aktivitet. Evolusjon av cycadéer og bennetitter. Pattedyrlignende reptiler.
		Karbon	345	Bregner, kråkefot-, snelleplanter, cordaiter, progymnospermer. Amfibier, reptiler, pigghuder.
		Devon	405	Rikt planteliv på landjorda. Fisk. Vertebrater på land.
		Silur	430	Første landplanter. Vingeløse insekter.
		Ordovicium	500	Brachiopoder, bryozooer, koraller, graptolitter, blekksprut.
		Kambrium	542	Planktonalger. Kontinentalplater forflyttes. Store endringer i havnivå. Trilobitter. Kjeveløse fisk.
Proterozoikum	Prekambrium	Ediacara	2500	Første eukaryote fossiler
Archeum			2700	Oksygenkonsentrasjon i atmosfæren øker
Archeum			3500	Eldste fossile prokaryoter
Archeum			3800	Eldste kjente stein
Priscoum			4600	Granitt og gneis. Jordas opprinnelse

### Geologisk tidsskala.