

To riker, tre riker, fem riker – rock'n roll!

Klaus Høiland

Universitetet i Oslo, Biologisk institutt, avdeling for botanikk og plantefysiologi, postboks 1066 Blindern, NO-0316 Oslo

Dyreriket, planteriket eller mineralriket

Da Rolf Kirkvaag i radioens og NRK-monopolets velmaktsdager i 1950-åra åpnet sine den gang så berømmelige «20 spørsmål», ga han alltid et innledningsstikkord for å sette motparten på gli: dyreriket, planteriket eller mineralriket. Derved videreførte han en 2400 år gammel tradisjon fra Aristoteles' (384–322 f.Kr.) dager. Aristoteles tenkte seg et hierarkisk system med økende kompleksitet og gradvise overganger (figur 1). Nederst var mineralriket, dernest planteriket og øverst dyreriket med mennesket på toppen. Mennesket ble stundom plassert i et eget «menneskerike». Aristoteles' berømte uttrykk «Scala naturae» – «naturens stige» (riktignok huskes det i dag i latinsk, og ikke gresk språkdrakt) – stammer egentlig ikke fra Aristoteles sjøl, men ble laget seinere på bakgrunn av studier av hans skrifter, først og fremst «Historia Animalium» («Historier om dyr») og «Generatio Animalium» («Om dyras tilblivelse»). Tabell 1 gir en oversikt over hvordan stigens «riker» ble inndelt etter eksistensielle kriterier (Asimov 1966).

Aristoteles påviste overgangsformer mellom rikene. Lav og mose dannet overgang mellom mineral- og planteriket; svamper og koraller mellom plante- og dyreriket; aper mellom dyre- og menneskeriket. Men han så ingen evolusjon, bare en gradvis overgang fra de «laveste» til de «høyeste» livsformene, som hadde eksistert uavbrutt siden verdens skapelse (Bergersen 1966).

Aristoteles' rike-inndeling viste seg å bli en historisk vinner. Da Carl von Linné (1707–1778) 2100 år seinere skrev «Systema naturae» (første gang i 1735) opererte han fortsatt med de tre rikene

(minus menneskeriket, som aldri var noen vellykket konstruksjon, da de aller fleste vitenskapsfolk gjennom tidene – middelalderen unntatt – innså at mennesket i bunn og grunn er et dyr) (figur 2).

To riker

Etter å ha parkert mineralriket og overlatt det til geologene, fortsatte planteriket og dyreriket å eksistere ufortrødent i over 200 år etter Linné. Botanikerne syslet med planteriket, og zoologene med dyreriket. Ja, sjøl de formelle kodene for navnsetting av planter og dyr følger fortsatt hver sine retningslinjer. I lærebøker fram til omtrent midten av 1970-åra inneholdt planteriket: bakterier, alger, slimsopper, sopper, laver, moser og karplanter. Og dyreriket: dyr og encellede urdyr. Kriteriene for inndelingen i de to rikene var vage og vel så mye et resultat av historisk ballast som vitenskapelig tankegang.

Kriteriene for å tilhøre planteriket var: (1) Evne til fotosyntese (fotoautotrofi), noe som inkluderer karplantene, mosene, algene, blågrønnbakteriene og de andre fotoautotrofe bakteriene. (2) Cellevegg, noe som også inkluderer soppene og de ikke-fotoautotrofe bakteriene. (3) Sporer, noe som også inkluderer slimsoppene (som ellers mangler alt annet for å kunne tilhøre planteriket).

Kriteriene for å tilhøre dyreriket var: (1) Heterotrofi (lever av ferdige organiske forbindelser), (2) mangler cellevegg og (3) danner ikke sporer.

Alle biologer var lenge enige om at denne todelingen av det levende var mer sedvane enn vitenskap. Inkonsekvensene var mange: Blant de encellede algene, f.eks. øyegalgene, fureflagellatene og svelgflagellatene, fins det former som mangler klorofyll og lever som dyr. Ja, noen arter kan stundom ha kloroplaster og leve som planter, og stundom mangle kloroplaster og leve som dyr. Derfor ble de samme organismene omtalt i eldre lærebøker i både botanikk og zoologi, men etter to forskjellige system; alger hvis det var botanikk, urdyr hvis zoologi.

Tre riker

Den mangfoldige tyske biologen, darwinisten, økologen og kunstneren Ernst Haeckel (1834–

Kriterier

Eksistens

Eksistens + formering

Eksistens + formering + bevegelse

Eksistens + formering + bevegelse + tenkning

Riker

Mineralriket (Mineralia)

Planteriket (Plantae)

Dyreriket (Animalia)

Menneskeriket (Humana)

Tabell 1. Aristoteles' (eller kanskje retttere sagt hans elevs) inndeling av antikens fire riker.

1919) var den første som brøt med den tradisjonelle todelingen (figur 3). I 1866 laget han et «livets tre» som i tillegg til dyreriket og planteriket også inneholdt *protistriket* (Protista). Dette riket omfattet ei rekke encellede eller enkelt bygde organismer, som encellede alger og urdyr, bakterier, slimsopper og svamper. Soppene, lavene, de flercellede algene og til og med blågrønnbakteriene ble imidlertid fortsatt beholdt i planteriket. Til tross for at Haeckels system ga en grei løsning for overgangstypene mellom encellede alger og urdyr, vant det ikke noen innpass i den etablerte vitenskapen, og ble vel nærmest betraktet som en kuriositet fra en original professor. Den norske mykologen Olav Sopp (1860–1931) opprettet *soppriket* i 1911. Dette inkluderte soppene med hyfer (stort sett dagens sopprike), slimsoppene og bakteriene (minus blågrønnbakteriene). Hans kriterier for rike-inndelingen var økologiske: Planteriket er de *oppbyggen-*de, dyreriket de *forbrukende*, og soppene de *formidlende* – kort sagt henholdsvis fotoautotrofe, heterotrofe med indre fordøyelse og heterotrofe med ytre fordøyelse. Dessverre publiserte Olav Sopp sine viktige synspunkter i ei ganske ukjent bok, ei lærebok for vordende husmødre og skolekjøkkenlærere(!). Dessuten gjorde han ikke noe forsøk på en formalisert beskrivelse av soppriket, og det hele havnet beklageligvis i glemmeboka.

Fem riker

Allerede fra midten av 1930-tallet ble det påvist at noen organismer mangler cellekjerne, mens andre har cellekjerne (Chatton 1937). Men den allmenne forståelsen av dette kom først i 1962 da R.Y. Stanier og C.B. van Niel introduserte termen *prokaryot* (før-kjerne) og demonstrerte at alt levende kunne deles inn i *prokaryote* og *eukaryote* (ekte kjerne) organismer. Prokaryotene omfatter alle bakteriene, inkludert blågrønnbakteriene (tidligere kalt blågrønnalger). Eukaryotene omfatter resten av organismene. Denne erkjennelsen gjorde at botanikerne måtte finne seg i at planteriket ble ganske schizofrent og kom til å omfatte to fundamentalt forskjellige organismegrupper, mens zoologene kunne slå seg til ro med at alle deres organismer fortsatt er eukaryote. Dette til tross, ingen tok særlig konsekvens av denne skjellsettende forskjellen før amerikaneren Robert Whittaker (1924–1980) publiserte sitt berømte femrikesystem i 1959, som først ble viden kjent i 1969 (figur 4). Strukturen i denne inndelingen er gjengitt i boks 1.

Femrike-systemet, med ulike modifikasjoner, kom til å prege lærebøkene i snaut 20 år, dvs. fra midten av 1970-tallet opp til hva vi kan kalle starten på den molekylære æra, begynnelsen av 1990-åra. Systemet har mange pedagogiske fordeler.

Boks 1. Whittakers femrikesystem

1. Uten cellekjerne (prokaryote). *Rike Monera (bakterieriket)*.
Omfatter samtlige prokaryote organismer; bakterier og blågrønnbakterier.
1. Med cellekjerne (eukaryote). 2
2. Hovedsakelig encellede eller enkle flercellede organismer uten differensierte vev og organer. *Rike Protista (protistriket)*.
Dette riket har hatt ulikt innhold i de forskjellige lærebøkene. Noen regner utelukkende med encellede organismer, dvs. encellede alger og urdyr og til nød slimsopper og algesopper. Andre er mer rause og tar med alle slags alger, også de store brunalgene, rødalgene og grønnalgene. (Sistnevnte oppfatning følges i her.)
2. Flercellete med cellevev eller trådtynne hyfer. 3
3. Fotoautotrofe. Har generasjonsveksling der den diploide sporofyten spirer opp fra ei befruktet eggcelle (zygote) på den haploide gametofyten og suger ut næring fra denne. *Rike Plantae (planteriket)*.
Omfatter alle høyere landplanter; moser og karplanter.
3. Heterotrofe. 4
4. Indre fordøyelse, uten cellevegg, men med cellevev og organer, den diploide generasjonen dominerer, den befruktete eggcella (zygoten) deler seg til ei hul kule, blastula, som siden krenger seg innover til en gastrula. *Rike Animalia (dyreriket)*.
Omfatter alle dyr (Metazoa), de viktigste rekkene er: svamper, nesledyr, flatmarker, hjuldyr, bløtdyr, leddmarker, armfotinger, rundmarker, leddyr, bjørmedyr, pigghuder og ryggstrengdyr.
4. Ytre fordøyelse, med cellevegg av kitin, cellene danner trådtynne hyfer, den haploide generasjonen dominerer, utvikler seg fra koplingssporangier, seksksporer eller stilksporer. *Rike Fungi (soppriket)*.
Omfatter koplingssopper, seksksporesopper og stilksporesopper.



Det skiller klart mellom de prokaryote og eukaryote livsformene. Det lager en pragmatisk gruppering av de enkelte eukaryote organismene uten å skjele til om de opptrer som planter, dyr eller sopp. Og det deler systemets «krone» inn i organismer som henholdsvis er fotoautotrofe, heterotrofe med indre fordøyelse og heterotrofe med ytre fordøyelse (figur 4).

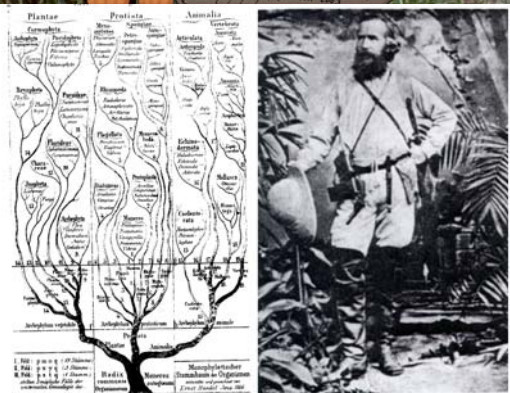
Tre domener

Men snart skulle det vise seg at det lå minst to udetonerte bomber i dette tilsynelatende harmoniske systemet.

Den første bomben eksploderte i løpet av 1970-åra. Da kunne amerikaneren C.R. Woese og medarbeidere påvise at bakteriene lot seg dele i to

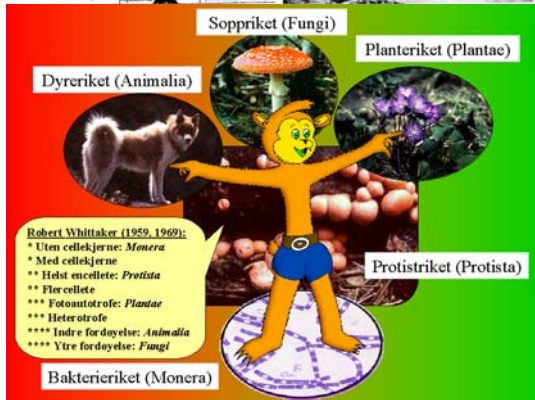


Figur 1. Aristoteles (384–322 f.Kr.) organiserte skapningene etter en *rettlinjet stige* («Scala naturae»): «Naturen skrider fram litt etter litt fra de livløse ting til de levende dyreformer, så at det er umulig å bestemme den eksakte demarkasjonslinja mellom dem. Nærmest etter de livløse tingene i den oppadstigende skalaen kommer plantene.» Opp naturens stige klatrer forresten Snutetute, som vil assistere forfatteren gjennom livets riker. Han ble til for nøyaktig 50 år siden, men dette er hans offisielle debut her i Blyttia. (Tegning, fotografier og arrangement, Klaus Høiland. Portrettet av Aristoteles er fra en moderne gresk mynt.) – For mer om biologiens historie se: <http://folk.uio.no/klaush/bio1000.htm>



Figur 2. Carl von Linné (1707–1778) inndelte skapningene i tre riker: *mineralriket*, *planteriket* og *dyreriket*. Ei forside av 2. utgave av *Systema naturae* er gjengitt til høyre. Linné trodde alt var skapt av Gud, og at alle skapninger hang sammen fordi de hadde felles skaper: «... ty allting hänger på hans finger, vill man kalla honom natur, så feler man ock icke, ty av honom är allting kommet, vil man kalla honom försyn så sägar man ock rätt, ty efter hans vink och vilja går allt.» – I bakgrunnen Linnéträdgården i Uppsala. (Tegning, fotografi og arrangement, Klaus Høiland.)

Figur 3. Ernst Haeckel (1834–1919) var den første som brøt med den tradisjonelle todelingen av de levende organismene i planteriket og dyreriket. Han opprettet *protistriket* i tillegg. Dette inneholdt encellede eller enkelt bygde organismer, som encellede alger og urdyr, bakterier, slimsopper og svamper.



Figur 4. Robert Whittaker (1924–1980) opprettet femrike-systemet, som brukes i flere moderne lærebøker i biologi. Representantene for rikene er: mildbrannbasill *Bacillus anthracis* for bakterieriket (Monera), slimsoppen ulvemjolk *Lycogala epidendron* for protistriket (Protista), blåveis *Hepatica nobilis* for planteriket (Plantae), rød fluesopp *Amanita muscaria* for soppriket (Fungi) og hund *Canis familiaris* for dyreriket (Animalia). (Tegning, fotografier og arrangement, Klaus Høiland, unntatt bakteriene som er fra <http://www.bact.wisc.edu/microtextbook/disease/B.anthraxis1.jpeg>)

med et sterkere empirisk fundament av Goksøyr (1967), Sagan (1967), Margulis (1970, 1981) og Margulis & Sagan (2002). I korthet går endosymbioseteorien ut på at celleorganellene mitokondrier – som står for respirasjon og energiproduksjon – og kloroplaster – som inneholder klorofyll og står for fotosyntese – opprinnelig har vært bakterier som en gang i tidenes morgen ble opptatt av visse celler som utnyttet dem til stoffomsetning og energiproduksjon (figur 5). Eukaryote organismer som bare har mitokondrier, er heterotrofe og kan oppføre seg som «dyr» eller «sopp» ettersom de har indre eller ytre fordøyelse. Eukaryote organismer som både har mitokondrier og kloroplaster, er fotoautotrofe og oppfører seg som «planter». Mitokondriene må opprinnelig ha vært heterotrofe bakterier som har kunnet anvende organiske stoffer som energi- og karbonkilde og ved hjelp av oksygen bryte dem ned til vann og karbondioksid. På bakgrunn av genetiske analyser hevdes det at de nærmeste nålevende slektingene til mitokondriene er flekktyfusbakterier *Rickettsia*, som også lever inni eukaryote celler – riktignok som ekle parasitter (Andersson et al. 1998). Kloroplastene stammer opprinnelig fra blågrønnbakterier (f.eks. Goksøyr 1967, Sagan 1967). I dag er endosymbioseteorien, som opprinnelig ble sett på som ytterst kontroversiell, allment akseptert i alle lærebøker, særlig takket være den mangfoldige amerikanske biologen Lynn Margulis' bøker og artikler. Det er ikke lenger tvil om at endosymbiose har skjedd, problemet er derimot hvordan den har skjedd, og hvor mange ganger.

Rock'n roll!

For forståelsen av planteriket, dyreriket og soppriket, slik de opptrer i femrike-systemet til Whittaker, spiller endosymbioseteorien knapt noen rolle. Her er de fundamentale likhetene og forskjellene mellom rikenes organismer så overveldende at ingen ting kan endre deres plassering. Dessuten er organellene forbausende ensartete innafor alle disse tre rikene. Både planteriket, dyreriket og soppriket har mitokondrier med flate innbuktninger, cristae. I hele planteriket inneholder kloroplastene klorofyll a og b, samt gule karotenoider. For protistriket, derimot, skulle gjeninnføringen av endosymbioseteorien bli skjebnesvanger. Så dramatisk at man ikke kunne snakke om bare schizofreni, men om rock'n roll med alle dens avskygninger i black metal, rockabilly, rap, hip-hop, punk, funk, country-rock, psykedelisk, soul, symforock, avantgarde, reggae osv. osv (se også figur 6).

På begynnelsen av 1990-tallet var DNA-teknikene så godt utvikla at de kunne tas i bruk til analyse av slektskap mellom organismene – dette kombinert med hardtslående regneprogram som kan behandle store datasett. Disse metodene gjør det nå mulig å sammenlikne organismer som har få karakterer felles og/eller stor variasjon i karakterene. Vi kan med andre ord studere slektskap mellom grupper som har få eller ingen ytre likhetspunkter, som f.eks. sopp og dyr. Vi kan også få analysert organismer som er så enkelt bygd at de har vært vanskelige å plassere i livets tre på grunn av mangel på gode karakterer. Her finner vi flertallet av mikroorganismene, de som femrike-systemet plasserer i bakterieriket eller protistriket. En av de første DNA-sekvensene som ble og fortsatt blir studert, er det området av DNA som koder for den lille subenheten av det ribosomale RNA, forkortet SSU (Small SubUnit) (se f.eks. Kumar & Rzhetsky 1996). Den lille subenheten er i særdeleshet svært konservativ og derfor velegnet når vi skal studere de store linjene i livets tre. Dessuten har alle organismer, unntatt virus, ribosomer, noe som gjør at vi kan studere og sammenlikne samtlige riker. – Siden er flere andre DNA-sekvenser blitt analysert. Ikke bare DNA fra cellekjernen, men også fra mitokondrier og kloroplaster. Dessuten er aminosyresekvenser i visse fundamentale enzymer også studert, samt ultrastruktur og organisering av celleorganellene. Litteraturen er etter hvert blitt overveldende, og jeg henviser bare til noen få av de mer moderne oversiktsarbeidene, som også er dem jeg har benyttet meg av til denne artikkelen, dvs. Delwiche (1999), Roger (1999), Taylor (1999), Baldauf et al. (2000), Tengs et al. (2000), Caetano-Anollés (2002), Stechmann & Cavalier-Smith (2002, 2003), Baldauf (2003) og Cavalier-Smith & Chao (2003).

Basert på disse arbeidene kan vi sette opp den mest moderne oversikten over hvordan vi i dag ville stille opp rikene. Dette er en høyst annerledes komplisert oppsats enn det enkle og oversiktlig femrike-systemet. Her benyttes ikke lenger greie morfologiske karakterer og fysiologiske egenskaper som fotoautotrofi og heterotrofi eller ytre og indre fordøyelse, men relativt subtile ting som cellenes ultrastruktur, typer av klorofyll og andre pigmenter, flagellenes utseende og plassering, ulike begivenheter knyttet til endosymbioseteorien osv. Før jeg presenterer oversikten, vil jeg knytte noen kommentarer til hvordan dette (foreløpige) 12-rike-systemet grunnleggende er oppbygd. (1) De prokaryote organismene er delt i

to riker som oftest puttes i hvert sitt domene. (2) De eukaryote organismene er samlet i ett domene. (3) Det som tidligere var protister er fordelt på flere riker, hvor hele sju av i alt tolv riker inneholder utelukkende organismer som ville blitt klassifisert som protister i henhold til femrike-systemet. (4) De tre «kronerikene», planteriket, dyreriket og soppriket, består ikke lenger av bare flercellede organismer, men har tatt opp i seg noen av de tidligere protistene. Planteriket tar inn grønnalgene og kransalgene; der grønnalgene er søstergruppe til kransalgene, mosene og karplantene; og kransalgene er igjen søstergruppe til mosene og karplantene. Dyreriket tar inn kragflagellatene. Kragflagellatene er søstergruppe til svampene og de høyerestående dyra; og svampene er igjen søstergruppe til de høyerestående dyra. Soppriket tar inn algesoppene, som er søstergruppe til resten av soppriket. Videre inkluderer soppriket de encellede, parasittiske mikrosporidene (Microsporidia), som tidligere ble sett på som svært primitive protister. De er sannsynligvis nærmest i slekt med koplingsoppene (Keeling 2003).

Hva skal barna hete?

Når det gjelder norske navn på rikene, er det bare planteriket (Plantae), dyreriket (Animalia), soppriket (Fungi) og bakterieriket (Eubacteria) som har offisielle navn. Lye (1996) foreslår riktignok «det gule riket» for Chromista og «det røde riket» for Biliphyta, navn jeg synes er så framragende at jeg har adoptert dem uten videre. Sjøl brukte jeg navnet «gammelbakterier» om Archaeobacteria i en artikkel i Blyttia i 1995. Men da de trolig er yngre enn Eubacteria (Gould 1993, Mayr 1998, Gaucher et al. 2003), er dette ikke noe godt navn (sjøl om det faktisk er *det* Archaeobacteria betyr). «Erkebakterieriket» egner seg bedre som taleøvelse enn som velegnet navn på ei av livets store grupper. Hvorfor ikke bare «erkeriket», hvilket her foreslås. I en artikkel jeg skrev i Biolog i 2001 brukte jeg navnet «erkedyr» om rike Archezoa (som ble regnet som de mest primitive eukaryotene siden de [tilsynelatende] mangler mitokondrier). Nå er vi ikke like sikre på hvor primitive de er, og dessuten er flere av representantene i Archezoa etterhvert blitt flyttet over i andre riker, slik at «erkedyra» sviner inn til svært lite. «Erkedyr» er et dårlig norsk navn til det som er igjen, dvs. diplomonadene og parabasalidene, og jeg foreslår heller «det bortgjemte riket». Det er et dekkende navn for encellede flagellater som for det meste lever skjult i tarmkanalen til insekter eller virveldyr (også mennesker).

Lye (1996) foreslår «øyealgeriket» for rike Discicristata (eller Euglenozoa). Dette dekker kun én av rikets grupper, øyealgene Euglenophyta. De andre gruppene er ikke alger, men dyreflagellater og amøber. Jeg foreslår heller et navn som beskriver hvordan mitokondriene ser ut. De har skiveformete, diskoide, utposninger på cristae – derfor «diskoriket» (som altså ikke har noe med diskotek å gjøre). Riket som omfatter mange av amøbene (tidligere kalt slimdyr) og de aller fleste slimsoppene, Amoebozoa, bør jo rimelig hete «det slimete riket». Cercozoa omfatter for det meste urdyr. Sjøl om organismer som ville blitt rubrisert som urdyr også fins representert i mange av de andre rikene, har jeg likevel valgt å kalle dette «urdyrriket», delvis fordi jeg ikke har funnet noe bedre alternativ. Rike Alveolata, kaller jeg rett og slett «alveolatriket», hvilket i likhet med «diskoriket» gir en beskrivelse av en felles ultrastrukturell egenskap – i dette tilfellet avflatete blærer under cellemembranen (cortical alveoli).

Alle bestemmelsesnøklers mor

Herved presenterer jeg bestemmelsesnøkkelene som bør stå ved begynnelsen av en hver biologisk framstilling (se boks 2, neste side) – enn så lenge vi er enige om at dette er det riktige antall riker. Brukerverdien er nok så som så, da det kreves et godt kjennskap til ultrastruktur og biokjemiske egenskaper. Uten et godt elektronmikroskop og avansert kjemisk analyseutstyr kommer man nok ikke så langt...

Fortsettelse følger – og da med alle trær far...

Litteratur

- Andersson, S.G., Zomorodipour, A., Andersson, J.O., Sicheritz-Ponten, T., Alsmark, U.C., Podowski, R.M., Naslund, A.K., Eriksson, A.S., Winkler, H.H. & Kurland, C.G. 1998. The genome sequence of *Rickettsia prowazekii* and the origin of mitochondria. *Nature* 396: 133-140.
- Aristoteles. *Historia Animalium*.
- Aristoteles. *Generatio Animalium*
- Asimov, I. 1966. Biologiens utvikling. Oversatt av Brynjulf Valum. Cappelens realbøker, J.W. Cappelens Forlag A/S, Oslo.
- Baldauf, S.L. 2003. The Deep Roots of Eukaryotes. *Science* 300: 1703-1706.
- Baldauf, S.L., Roger, A.J., Wenk-Siefert, I. & Doolittle, W.F. 2000. A Kingdom-Level Phylogeny of Eukaryotes Based on Combined Protein Data. *Science* 290: 972-977.
- Bergersen, B. 1966. Liv og utvikling. Trekk fra biologiens historie. U-bøkene, Universitetsforlaget, Oslo.
- Caetano-Anollés, G. 2002. Evolved RNA Secondary Structure and the Rooting of the Universal Tree of Life. *J. Mol. Evol.* 54: 333-345.

- Cavalier-Smith, T. 2002. The neomuran origin of archaeobacteria, the negibacterial root of the universal tree and bacterial megaclassification. 2002. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 52: 7-76.
- Cavalier-Smith, T. & Chao, E.E.-Y. 2003. Phylogeny of Choanozoa, Apusozoa, and Other Protozoa and Early Eukaryote Megaevolution. *J. Mol. Evol.* 56: 540-563.
- Chatton, E. 1937. *Titres et travaux scientifiques (1906-1937) de Edouard Chatton*, Sottano. Sète, France.
- Delwiche, C.F. 1999. Tracing the Thread of Plastid Diversity through the Tapestry of Life. *Am. Natural.* 154: S164-S177.
- Gaucher, E.A., Thomson, J.M., Burgan, M.F. & Benner, S.A. 2003. Inferring the palaeoenvironment of ancient bacteria on the basis of resurrected proteins. *Nature* 425: 285-288.
- Goksøyr, J. 1967. Evolution of eukaryotic cells. *Nature* 214: 1161.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Verlag von Georg Reimer, Berlin.
- Gould, S.J. (red.) 1993. *The book of life*. Eldbury Hutchinson, London.
- Høiland, K. 1995. Om soppenes moderne system – og om deres opprinnelse og tidlige evolusjon. *Blyttia* 53: 27-42.
- Høiland, K. 2001. Livets tre. *Biolog* 19, 2: 2-9.
- Keeling, P.J. 2003. Congruent evidence from α -tubulin and β -tubulin gene phylogenies for a zygomycete origin of microsporidia. *Fung. Gen. Biol.* 38: 298-309.
- Kumar, S. & Rzhetsky, A. 1996. Evolutionary Relationships of Eukaryotic Kingdoms. *J. Mol. Evol.* 42: 183-193.
- Linnaeus, C. 1735. *Systema naturæ, sive Regna tria naturæ systematice proposita per classes, ordines, genera, & species...* Lugduni Batavorum, apud Theodorum Haak, ex typographia Joannis Wilhemini de Groot.
- Lye, K.A. 1996. *Botanikk for næminger*. Kompendium, Landbruksbokhandelen, NLH Ås.
- Margulis, L. 1970. *Origin of Eukaryotic Cells*. Yale University Press, New Haven.
- Margulis, L. 1981. *Symbiosis in Cell Evolution: Life and Its Environment on the Early Earth*. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Margulis, L. & Schwartz, K. 1997. *Five kingdoms, an illustrated guide to the phyla of life on earth*. W.H. Freeman and company, New York.

Alle bestemmelsesnøklers mor

- 1) Med cellekjerne (eukaryote), ett til flere stavformete kromosomer, DNA assosiert med histoner, flageller eller flimmerhår (cilier) (hvis slikt fins) med 9 perifere og 2 sentrale mikrotubuli, den lille subenheten av ribosomet med «kropp», «hode», «nebb» og «bein». **Domene Eukarya** 3
- 1) Uten cellekjerne (prokaryote), ett kromosom som består av et ringformet DNA-molekyl, flageller (hvis de fins) uten mikrotubuli, den lille subenheten av ribosomet mindre enn foregående og aldri med «bein». 2
- 2) Lipider (fettstoffer) i membranene består av ugreina fettsyreestere av glyserol (som hos eukaryote), celleveggen (hvis den fins) inneholder peptidoglykan (murein), DNA ikke assosiert med histoner, den lille subenheten av ribosomet med «kropp» og «hode», lever i alle slags miljø. **Domene Bacteria Rike Eubacteria (bakterieriket)**.
- 2) Lipider (fettstoffer) i membranene består av etere av glyserol og en foregrena fett-alkohol, celleveggen uten peptidoglykan (murein), DNA assosiert med histoner (som hos eukaryote), den lille subenheten av ribosomet med «kropp», «hode» og «nebb», lever oftest i ekstreme miljø; varme kjelder og undersjøiske vulkaner, saltlake eller på bunnen av myrer og sumper uten oksygen (hvor de produserer metan). **Domene Archaea Rike Archaeobacteria (erkeriket)**.
- 3) Uten mitokondrier (sannsynligvis reduserte) og med 4 til mange og lange flageller, flagellene kan være assosiert med cellekjernen eller til spesielle basallegemer. Siden de mangler mitokondrier, lever de anaerobt (uten oksygen); de fleste som parasitter i tarmene til virveldyr, eller som mutualister i tarmene til insekter (termitter og enkelte sjeldne kakerlakker). **Rike Archezoa (det bortgjemte riket)**.
- 3) Med mitokondrier og oftest med 4 eller færre flageller (men former med mange flageller fins) eller uten flageller eller dekket med mange flimmerhår (cilier). 4
- 4) Mitokondriene med diskoide cristae, dvs. at det indre membransystemet har skiveformete dannelser. Hvis det fins kloroplast, så er den sekundær, dvs. fra en eukaryot organisme, i dette tilfellet en grønnalge med klorofyll a+b. (NB! Begrepene primær, sekundær og tertiær kloroplast vil bli behandlet i neste artikkel.) **Rike Discicristata eller Euglenozoa (diskoriket)**.
- 4) Mitokondriene annerledes (med flate eller rørformete cristae). 5
- 5) Fotoautotrofe organismer med kloroplaster som er primære, dvs. fra prokaryote organismer som opprinnelig har vært blågrønnbakterier, vanligvis cellevegg av cellulose. **Overrike Plantae** 6
- 5) Fotoautotrofe eller heterotrofe organismer, dersom fotoautotrofe så er kloroplasten sekundær (til og med tertiær), dvs. fra en eukaryot organisme som opprinnelig har vært en rødalge eller grønnalge, cellevegg mangler eller fins. 7
- 6) Rød til blågrønn kloroplast med klorofyll a og røde til blå fykobiliner. Uten flageller og rød kloroplast (rødalger, Rhodophyta) eller med flageller og blågrønn kloroplast («blåalger», Glaucophyta). **Rike Biliphyta (det røde riket)**.
- 6) Grasgrønn kloroplast med klorofyll a+b og uten fykobiliner. Med 2 eller flere flageller som oftest vender forover. **Rike Plantae eller Viridiplantae (planteriket)**.

- 7) Alltid heterotrofe (men kan en sjelden gang ha stjålne «kleptokloroplaster»); hvis flageller fins, så er det bare én flagell som oftest vender bakover, opplagsnæring er glykogen, kitin forekommer. Overrike Opisthokonta 8
- 7) Heterotrofe eller fototrofe; hvis fototrofe, så er kloroplasten sekundær (til og med tertiær), hvis flageller fins, så kan 1-2 (av og til flere) vende forover eller bakover eller i begge retninger, eller det kan være mange flimmerhår, opplagsnæring varierer, men sjelden glykogen, kitin forekommer unntaksvis, cellevegg, dersom den fins, oftest av cellulose eller et annet polysakkarid ... 9
- 8) Celler uten cellevegg, alltid flercelle (med unntak av krageflagellatene), opptar næring ved indre fordøyelse. *Rike Animalia (dyreriket)*.
- 8) Celler med cellevegg av kitin, vanligvis trådtynne hyfer, oftest flercelle, opptar næring ved ytre fordøyelse. *Rike Fungi (soppriket)*.
- 9) Hovedstadium med pseudopodier, enten encelle amøber eller større plasmodier som kan være flercelle eller encelle med flere kjerner, nesten uten unntak heterotrofe. 10
- 9) Hovedstadium vanligvis uten pseudopodier, ofte med flageller eller flimmerhår, encelle eller flercelle, fotoautotrofe eller heterotrofe med indre eller ytre fordøyelse. Overrike Chromeoalveolata 11
- 10) Amøber med avrundete pseudopodier (lobose) eller slimsopper med plasmodier, alltid heterotrofe. *Rike Amoebozoa (det slimete riket)*.
- 10) Amøber med tilspissete, tynne pseudopodier (filose) eller stråle- til trådkaktige, radiære utvekster, mange lever inni skall av f.eks. kalk eller kisel, nesten alltid heterotrofe, men det fins noen former med sekundær kloroplast som opprinnelig har vært en grønnalge. Noen dyreflagellater slutter seg også til riket. *Rike Cercozoa (urdyrriket)*.
- 11) Med avflatete blærer under cellemembranen (cortical alveoli) og celleskjelett, fotoautotrofe eller heterotrofe, dersom fotoautotrofe, så er kloroplasten sekundær og inneholder klorofyll a+c og gule til brune karotenoider og har opprinnelig vært en rødalge, eller tertiær med samme pigmenter og har opprinnelig vært en svøpeflagellat, eller (sjelden) sekundær og inneholder klorofyll a+b og har opprinnelig vært en grønnalge. *Rike Alveolata (alveolatriket)*.
- 11) Uten avflatete blærer under cellemembranen (cortical alveoli) og celleskjelett, fotoautotrofe eller heterotrofe med ytre fordøyelse, dersom fotoautotrofe, så er kloroplasten sekundær og inneholder klorofyll a+c og gule til brune karotenoider (Stramenopila og Haptophyta), stundom i tillegg røde fykobiliner (Cryptophyta), og har opprinnelig vært en rødalge. Det kan være 1-2 flageller, i det minste er én av dem rettet forover. Hos Stramenopila og Cryptophyta fins det fine trådformete vedheng på flagellene (flimmerflageller), i det minste på én av dem (som vender forover). Hos Haptophyta er flagellene glatte, men til gjengjeld fins det et eget vedheng (svøpe eller haptoneuma). *Rike Chromista (det gule riket)*.

Margulis, L., Dolan, M.F. & Guerrero, R. 2000. The chimeric eukaryote: Origin of the nucleus from the karyomastigont in amitochondriate protists. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 6954-6959.

Margulis, L. & Sagan, D. 2002. *Acquiring Genomes. A Theory of the Origins of Species*. Basic Books, New York.

Mayr, E. 1998. Two empires or three? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 9720-9723.

Roger, A.J. 1999. Reconstructing Early Events in Eukaryotic Evolution. *Am. Natural.* 154: S146-S163.

Sagan, L. 1967. On the origin of mitosing cells. *J. Theor. Biol.* 14: 225-275.

Sopp, O. 1911. *Hverdagslivets søplære*. 25 forelæsnings for vordende husmødre og skolekåpkenlærereinder. Olaf Nordlis Forlag, Kristiania.

Stanier, R. Y. & van Niel, C. B. 1962. The concept of a bacterium. *Arch. Microbiol.* 42: 17-35.

Stechmann, A. & Cavalier-Smith, T. 2002. Rooting the Eukaryote Tree by Using a Derived Gene Fusion. *Science* 297: 89-91.

Stechmann, A. & Cavalier-Smith, T. 2003. The root of the eukaryote tree pinpointed. *Curr. Biol.* 13: R665-R666.

Taylor, E.J.R. 1999. Ultrastructure as a Control for Protistan Molecular Phylogeny. *Am. Natural.* 154: S125-S136.

Tengs, T., Dahlberg, O.J., Shalchian-Tabrizi, K., Klaveness, D., Rudi, K., Delwiche, C.F. & Jakobsen, K.S. 2000. Phylogenetic Analyses Indicate that the 19'Hexanoxy-fucoxanthin-Containing Dinoflagellates Have Tertiary Plastids of Haptophyte Origin. *Mol. Biol. Evol.* 17: 718-729.

Wallin, I.E. 1927. *Symbiontism and the origin of species*. Williams and Wilkins, Baltimore.

Whittaker, R.H. 1959. On the broad classification of organisms. *Quart. Rev. Biol.* 34: 210-226.

Whittaker, R.H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science* 163: 150-160.

Woese, C.R. & Fox, G.E. 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74: 5088-5090

Woese, C.R., Kandler, O., & Wheelis, M.L. 1990. Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 4576-4579.

Woese, C. R., & Olsen, G. J. 1986. Archaeobacterial phylogeny: perspectives on the Urkingdoms. *System. Appl. Microbiol.* 7: 161-177.

Forklaringer til viktige begrep i molekylær- og cellebiologi:

For utfyllende forklaringer og flere stikkord se: <http://biologi.uio.no/plfys/haa/leks/index.htm> skrevet av Halvor Aarnes ved Biologisk institutt, UiO.

Aminosyrer: Bygggesteinene som proteinene (egghevitestoffene) består av. De har både en basisk og en sur ende. Den sure og den basiske enden hos motsvarende par aminosyrer kan danne en *peptidbinding* som kan utgjøre ledd i en lang *polypeptidkjede*, dvs. et proteinmolekyl. I naturlige proteiner fins i overkant av 20 forskjellige aminosyrer.

Cytoplasma: Innmaten i cella, nær sagt ei seigflytende væske med oppløste proteiner, karbohydrater og andre organiske stoffer. I cytoplasma «flyter» kjerne og organeller. Enzymene i cytoplasma kan utføre stoffskifte der karbohydrater brytes ned til enklere forbindelser (f.eks. melkesyre, eddiksyre, etanol) ved gjæring. Bare mitokondriene kan bruke oksygen og foreta en fullstendig nedbrytning til karbondioksid og vann – respirasjon.

DNA: Deoksiribosenukleinsyre, et spiralformet dobbelt kjedemolekyl hvor de to spiralene holdes sammen ved *hydrogenbindinger*. Hver spiral består av enheter som kalles *nukleotider*. Disse er bygd opp av fosforsyre, 5-karbon-sukkeret deoksiribose og en organisk base som kan være adenin A, guanin G, tymin T eller cytosin C. I dobbeltspiralen kan A bare danne hydrogenbinding med T, og G bare med C. DNA fins i kromosomene og er arvestoffet hvor informasjon er kodet.

Eukaryot: Organismer av celler med cellekjerne. Kromosomene (alltid flere) er stavformete og består av DNA omgitt av histoner (spesielle proteiner) som er omgitt av en kjernemembran.

Flageller: Piskeformete organeller som brukes til bevegelse. Hos eukaryote organismer består flagellene av 2 sentrale og 9 perifere mikrotubuli. Hos prokaryote er flagellene enkle, uten mikrotubuli.

Flimmerhår eller cilier: Hårformete organeller hos eukaryote organismer. De er prinsipielt bygd opp som flageller, men er relativt kortere og sitter oftest tett i tett (f.eks. hos flimmerdyr).

Fotoautotrof: Organismer som er i stand til å utføre *fotosyntese*. De bruker karbondioksid som karbonressurs og lys som energikilde.

Heterotrof: Organismer som er avhengige av organiske stoffer som karbonressurs og energikilde.

Kloroplaster: Organeller med ulik form (mest runde til ovale) med dobbel membran. Inneholder et nett av membraner, *thylakoidmembraner*, med pigmenter som *klorofyll* (grønt), *karotenoider* (gult) og *xantofyller* (gult), eventuelt også *fykobiliner* (rødt eller blått). Kloroplastene står for fotosyntese.

Mitokondrier: Stavformete til runde organeller med dobbel membran. Den indre membranen er foldet på ulike måter. Disse foldningene kalles *cristae* (betyr kam, noe som sikter til utseendet i visse mitokondrier). Utseendet tillegges vekt ved storsystematikk (se neste artikkel). Mitokondriene står for respirasjon (ånding) hvor oksygen forbrukes.

Organeller: Avgrensede legemer med bestemt funksjon inni cellene (analogt med organer inni en flercellet organisme).

Plastider: Organeller som tilhører samme gruppe som kloroplastene, behøver nødvendigvis ikke å inneholde klorofyll. De kan f.eks. tjene til lagring og inneholde stivelse. Alle ikke-grønne plantedeler, f.eks. røtter og kronblad, inneholder plastider. Vi kan også bruke ordet plastide som en fellesbetegnelse for både kloroplaster og deres tilsvarende organeller uten klorofyll.

Prokaryot: Organismer av celler uten cellekjerne. Kromosomet består av et ringformet (men riktignok ganske oppkveilet) DNA som ikke er omgitt av noen kjernemembran.

Ribosomer: Meget små, kuleformete organeller i cytoplasma hos både prokaryote og eukaryote organismer. Er bygd opp av nukleinsyra RNA (ribosomalt r-RNA). De fungerer nærmest som «arbeidere» ved proteinsyntesen og sørger for at de aminosyrene som budbringer m-RNA koder for, kommer på rett plass. Ribosomene er bygd opp av to subenheter; en *stor subenhet* (Large SubUnit, LSU) og en *liten subenhet* (Small SubUnit, SSU). Spesielt den lille subenheten er svært konservativ, og anvendes derfor som viktig genetisk markør ved fylogenetisk analyse av organismer på stor skala.

RNA: Ribosenukleinsyre avviker fra DNA ved at 5-karbon-sukkeret er ribose (ett oksygenatom ekstra) og at basen tymin T er byttet ut med uracil U. Danner vanligvis enkeltkjeder og kommer i flere utgaver. Ribosomene er bygd opp av *ribosomalt r-RNA*. DNA blir transkribert til *budbringer m-RNA* som sørger for informasjon fra DNA ut i cytoplasma hvor proteinsyntesen foregår. På m-RNA vil sekvenser på 3 og 3 baser (triplettene) kode for helt bestemte aminosyrer. Én bestemt aminosyre festes på ett bestemt *tilbringer t-RNA* som har en eksponert basetriplett som motsvarer en triplett på m-RNA. Ved hjelp av ribosomene skjer syntesen av det proteinet den aktuelle delen av DNA koder for. – Tilsvarende i en bilfabrikk: blåkopien er DNA, samlebandet er m-RNA, arbeideren er ribosomet, verktøyet er t-RNA, bildelene er aminosyrene og den ferdige bilen er proteinet. (Henry Ford anvendte dette prinsippet lenge før Watson & Crick oppdaget strukturen på DNA-molekylet.)

Rikenes slektskap – tre motstridende hypoteser, eller én samlende?

Klaus Høiland

*Nulla regula sine exceptione
= ingen regel uten unntak*

I den forrige artikkelen tok jeg opp gamle og nye framstillinger av hvor mange riker de levende organismene kan deles opp i, og hva disse rikene har inneholdt og inneholder. I denne artikkelen vil jeg ta for meg noen av de hypotesene som er blitt lansert for å forklare rikenes slektskap, dvs. deres fylogeni. Jeg vil her konsentrere meg om de eukaryote rikene, og ikke ta opp noen av de mange teoriene som er lansert for å forklare hvordan de eukaryote organismene utvikla seg fra de prokaryote. Her bør interesserte lese boka til Margulis & Sagan (2002) og artiklene til Martin & Müller (1998), Margulis et al. (2000) og Caetano-Anollés (2002). Det eneste jeg vil nevne er at de aller fleste er enige om at selve den eukaryote cella med membran, cytoplasma og cellekjerne har fundamentale likheter med erkebakteriene og kan tenkes oppstått fra disse (f.eks. Searcy et al. 1981). Mitokondriene og plastidene stammer derimot fra de ekte bakteriene.

Hvordan de ulike rikene av eukaryote organismer er i slekt med hverandre, er et like hett tema. Vi kan snakke om fire grunnhypoteser: (1) mito-

kondriehypotesen, (2) plastidhypotesen, (3) genfusjonshypotesen og (4) den samlende hypotesen.

Mitokondriehypotesen

Mitokondriehypotesen (figur 1) virket mest lovende på begynnelsen av 1990-tallet og danner basis for de fylogenetiske trærne som presenteres i artiklene til Klaveness (1994) og Høiland (1995). Hypotesen som er oppsummert av Taylor (1999) tar utgangspunkt i (1) at organismene i det bortgjemte riket (Archezoa) mangler mitokondrier fordi de aldri har hatt det og derfor er opprinnelsen til alle de andre eukaryote, og videre (2) at utseendet til mitokondrienes cristae har stor betydning for den fylogenetiske plasseringen av de øvrige rikene. Den første eukaryot var en mitokondrielløs organisme, ikke ulik dagens diplomonader eller parabasalider som lever anaerobt, dvs. uten oksygen. Ved å oppta respirerende bakterier, kunne de anvende oksygen til egen forbrenning. Disse bakteriene ble etterhvert til mitokondrier, som utvikla seg i tre retninger (figur 1): (1) med *diskoide* cristae (discicristae), (2) med *rørformete* cristae (tubulicristae) og (3) med *flate* cristae (platycristae). Mye tyder på at organismene med diskoide cristae er de mest primitive av eukaryotene med mitokondrier, mens de med rørformete eller flate cristae er mer avledete. Vi finner visse interessante felles trekk innen rikene med henholdsvis rørformete og flate cristae. Flate cristae har det røde riket, planteriket inkludert grønnalger og kransalger, dyreriket inkludert krageflagellater, og soppriket

Forklaringer til begrep i denne artikkelen:

Ting som ikke er forklart her, er omtalt i teksboks i min forrige artikkel «To riker, tre riker, fem riker – rock'n roll!», her kommer bare nye ting som trenger noe nærmere utdyping.

Fykobiliner: Blått (fykocyanobilin) eller rødt (fykoerytrobin) fargestoff i plastidene (kloroplastene) hos blågrønnbakterier og organismer i det røde riket. Hos rødalgene forekommer fykoerytrobin så rikelig at rødfargen overskygger det grønne klorofyllet. Rødfargen absorberer effektivt blå og grønne lysstråler, som trenger dypest ned i vannet. – Navnet fykobilin betyr «algegalle» og sikter til at fargestoffene er kjemisk i slekt med gallefargestoffer (bilipigmenter).

Cristae: Mitokondriene er omgitt av en dobbelt membran. Den indre er fra den opprinnelige prokaryote endosymbiotiske cella, den ytre er fra den eukaryote vertscella. (Helt tilsvarende som for plastidene.) Den indre membranen er foldet på ulike måter for å øke overflata slik at flest mulige respirasjonssteder kan utnyttes. Denne foldningen kan sees i elektronmikroskopet som karakteristiske innbuktninger. Dersom innbuktningene sees som rette vegger (ofte bare festet til en av kantene), er de *flate* (platycristae); dersom innbuktningene er mer eller mindre uregelmessige og ofte vridde, er de *rørformete* (tubulicristae); dersom innbuktningene har skiveformete utposninger, er de *diskoide* (discicristae).

>>

inkludert algesopper. De tre «kronerikene» i femrike-systemet har altså alle flate cristae. Det er også i disse tre rikene vi finner de mest vellykkete forsøkene på å innta landjorda. En annen ting er at alle organismer med primære plastider, dvs. det røde riket og planteriket, har flate cristae. Rørformete cristae har de fleste rikene som tidligere befant seg i protistriket i femrike-systemet, dvs. det slimete riket, urdyrriket, alveolatriket og det gule riket. Felles for disse er at de hovedsakelig er encellete, med unntak av de store brunalgene (f.eks. tang og tare) i det gule riket, og at de først og fremst lever i vann. Dersom de er fotoautotrofe, er plastiden sekundær eller til og med tertiær.

Imidlertid er ikke mitokondriehypotesen like mye i skuddet lenger. Først og fremst viser det seg tvilsomt om det i det hele tatt eksisterer nålevende eukaryote organismer som er primært mitokondrieløse (Keeling 1998, Roger 1999, Tovar et al. 2003). Siden hypotesen i store trekk bygger på at det bortgjemte riket aldri skulle ha hatt mitokondrier, kan mye av grunnlaget nå være revet bort. Martin & Müller (1998) mener at opprinnelsen til eukaryotene ikke kan sees uavhengig av endosymbiose med en respirerende, mitokondrieliknende organisme. Dette vil si at sjøl de aller første eukaryote hadde mitokondrier eller i det minste organeller som var i slekt med mitokondrier, noe som støttes av oppdagelsene til Tovar et al. (2003) hos den tilsynelatende mitokondrieløse tarmflagellaten *Giardia*. Imidlertid er diplomonadene (med blant annet *Giardia*) og parabasalidene uansett meget isolerte og står fortsatt basalt i de aller fleste fylogenetiske framstillingene (Baldauf et al.

2000, Caetano-Anollés 2002, Baldauf 2003). Sannsynligvis dreier det seg om svært gamle former som opprinnelig hadde mitokondrier, men som raskt mistet dem etterhvert som de tilpasset seg til parasittisme eller mutualisme i tarmen hos dyr. En annen ting som svekker mitokondriehypotesen er at forekomsten av rørformete og flate cristae ikke er helt konsekvent fordelt. For eksempel har svelgflagellatene (Cryptophyta) i det gule riket flate cristae, ikke rørformete som de «burde» ha hatt (Klaveness 1994). I dyr fins det dessuten celler med flate og celler med rørformete cristae i ett og samme individ (f.eks. hos mennesker). Det er bare diskoide cristae som synes å være knyttet til én bestemt organismegruppe, diskoriket.

Plastidhypotesen

Plastidhypotesen (figur 2) ser på fylogien til alle organismer som har kloroplaster og som derfor oppfører seg som planter, men tar ikke opp fylogien til organismer som aldri har hatt kloroplaster, f.eks. sopp og dyr. Riktigere – som hypotesens navn – bør vi si *plastider*, som betegner alle organeller med bygning som kloroplaster, men som ikke nødvendigvis inneholder klorofyll (de parasitiske plantene skjellrot og sniketråd har f.eks. plastider som mangler klorofyll, det samme gjelder ikke-grønne plantedeler som røtter og kronblad). Derfor vil jeg heretter bruke denne betegnelsen. Delwiche (1999) oppsummerer hvordan man kan tenke seg de fotoautotrofe organismene har ervervet plastider ved endosymbiose. Vi snakker om primære, sekundære og tertiære plastider. De *primære* plastidene stammer fra prokaryote blå-

>>

Genfusjon: Sammensmelting mellom to gener som koder for to forskjellige proteiner slik at det syntetiseres et «dobbelprotein» med særpreg fra begge proteiner eller med helt nye egenskaper. Enkelte forskere hevder at genfusjoner er sjeldne og konservative, og aldri kan reverseres – men ikke alle er like enige.

Karotenoider: Gule, oransje eller røde pigmenter i ulike organismer. De er alltid tilstede som støttepigmenter i plastidene. Hos organismene i det gule riket er det så mye karotenoider i plastidene (kloroplastene) at de overskygger det grønne klorofyllet. Karotenoidene hjelper til å absorbere lys (blått og grønt), og er også effektive antioksidanter. Eksempler på karotenoider er de omtalte peridinin, fucoxantin og karoten. Karotenoider med ett eller flere oksygenatomer kalles *xantofyller*. Peridinin og fucoxantin tilhører disse.

Kleptokloroplaster: Kloroplaster som ikke er ervervet ved opprinnelig endosymbiose og som derfor ikke er «medfødte». De er tatt opp utenfra ved at alger er blitt slukt av vertsorganismen, men beholdt som funksjonelle fotosyntetiserende symbionter. Fenomenet opptrer f.eks. hos enkelte fureflagellater og krageflagellater, samt i noen vannlevende, virvelløse dyr.

Klorofyll: Grønt fargestoff i plastidene, som da kan betegnes som kloroplaster. Alle fotoautotrofe eukaryote organismer, i tillegg til blågrønnbakterier, har *klorofyll a*, som er det eneste klorofyllet hos eukaryote som kan fange opp *fotoner* (lyskvanter) og gå over i en *eksitert* tilstand, dvs. klorofyllet lades med lysenergi:

>>

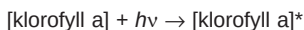
grønnbakterier som den opprinnelige eukaryote cella tok opp. Disse plastidene har to membraner, innerst fra den prokaryote cella, ytterst fra den eukaryote. De *sekundære* plastidene stammer fra fotoautotrofe eukaryote organismer, grønnalger eller rødalger, som er blitt tatt opp av ei ny eukaryot celle. Slike plastider har oftest flere enn to membraner. Ved evolusjonen er mitokondriene og cellekjernen i den sekundære plastiden blitt redusert. Dersom en organisme med sekundær plastide atter en gang blir tatt opp av en fremmed eukaryot organisme, snakker vi om *tertiær* endosymbiose. En analogi finner vi i russiske matrosjka-dokker hvor vi putter ei dokke inni ei anna.

Primær endosymbiose finner vi i det røde riket og planteriket (figur 2). Det røde riket har plastider som inneholder klorofyll a, røde eller blå fykobiliner (derav navnet Biliphyta) og gule karotenoider. Det røde riket består av to temmelig ubeslektete grupper; «blåalger» (Glaucophyta) og rødalger (Rhodophyta), og er (kunstig?) sammenfattet på grunn av likhet i klorofyll og fykobiliner (Hausmann et al. 2003). «Blåalgene» er encellede og kan ha flageller. Deres plastider er svært like blågrønnbakterier, og de har til og med rester av den opprinnelige celleveggen i behold. De er sjeldne og lever i ferskvann. Rødalgene er både encellede og flercellede og mangler alltid flagell. De dominerer i kystnære farvann, og har tilpasset seg relativt dypt vann. Planteriket har plastider som inneholder klorofyll a og b og gule karotenoider, men ikke fykobiliner. I motsetning til det røde riket har planteriket inntatt landjorda, med kransalgen som fortroppen til levermosene (Qiu et al. 1988) og videre til de andre

mosene og til slutt karplantene. Det vi derimot ikke er sikre på, er om den primære endosymbiosen med en blågrønnbakterie skjedde én eneste gang, eller to eller tre uavhengige ganger. Delwiche (1999) tar utgangspunkt i at den primære endosymbiosen skjedde én gang, og at «blåalgene», rødalgene og grønnalgene har felles opphav og utgjør det fylogenetikerne kaller ei *monofyletisk* gruppe. (Begrepene monofyletisk, polyfyletisk og parafyletisk er omtalt av Wesenberg (2003) i en tidligere artikkel i Blyttia.) Da kan vi snakke om ei blå, rød og grønn grein med felles stamme (figur 2). Jeg har imidlertid ikke sett noen overbevisende argumenter for hvorfor disse tre gruppene skulle være nær beslektet. Egentlig er «blåalgene», rødalgene og grønnalgene svært forskjellige, også hva plastiden angår, noe som Delwiche (1999) innrømmer. Vi kan derfor like godt tenke oss tre uavhengige primære endosymbioser med tre forskjellige blågrønnbakterier; med klorofyll a og hovedsakelig fykocyanobilin (blått fykobilin) som gir «blåalger», med klorofyll a og både fykocyanobilin og fykoerytrobilin (rødt fykobilin) som gir rødalger, og med klorofyll a og b og uten fykobiliner som gir grønnalger. Da er i så fall de blå, røde og grønne greinene *polyfyletiske* eller i beste fall *parafyletiske*. – Siste ord er neppe sagt!

Når det gjelder den sekundære endosymbiosen, ser Delwiche (1999) for seg ei utvikling langs to linjer, den «grønne» og den «røde» (den «blå» har ikke deltatt her) (figur 2). La meg ta den grønne først, da denne omfatter færrest organismer: Hos de meget ubeslektete algene «amøbealgene» (Chlorarachniophyta) (i urdyrriket) og øyealgen

>>



der [klorofyll a] er ett molekyl av stoffet, $h\nu$ er ett foton (ν er frekvensen og h er Plancks konstant), * betegner den eksiterte (ladete) tilstanden av stoffet. Denne *eksitasjonsenergien* kan brukes til å spalte vann, samtidig som klorofyll a går tilbake til normalt tilstanden:



De frigjorte elektronene (e^-) og protonene (H^+) brukes i *fotosyntesen* til å lage energirike forbindelser (ATP og NADPH). – Oversiktig omtalt av Ødegård (1987).

Klorofyll b, c og d er støttepigmenter som hjelper med å absorbere lys, men kan ikke igangsette selve fotosyntesen. Forskjellige støtte-klorofyller fins i ulike grupper av fotoautotrofe eukaryote organismer og har stor systematisk betydning.

Monofyletisk, polyfyletisk og parafyletisk: Fylogenetiske termer som er forklart av Wesenberg (2003) i en tidligere artikkel i Blyttia – se denne.

Søstergruppe: I et fylogenetisk tre vil to grupper som springer ut fra samme punkt (altså har samme opprinnelse) være søstergrupper. Samtidig vil de være *monofyletiske*. Motsatt vil søstergrupper ikke være polyfyletiske eller parafyletiske.

(Euglenophyta) (i diskoriket) fins det grønne plastider som stammer fra grønnauger. I «amøbealgen» (som nærmest minner om grønne amøber) har de grønne plastidene til og med en liten rest av kjernen i behold – en *nukleomorf* – noe som bør overbevise skeptikerne om at iallfall «amøbealgenes» plastider har vært eukaryote.

Den røde linja er mer omfattende, og mer interessant: Alle alger som har sekundær plastide som har vært en rødalge har klorofyll a og c. Endosymbiosen har enten foregått ved at en hittil ukjent rødalge med både klorofyll a og c har entret den eukaryote morcella, eller ved at klorofyll c har oppstått etter endosymbiosen. (Vi har ikke fått noe endelig svar.) Videre har plastiden i de aller fleste tilfellene mistet fykobilinene, men til gjengjeld fått rikelig med gule til brune karotenoider som overskygger grønnfargen. Alle gule, brune eller gulgrønne alger opptrer langs den røde linja. Muligens har endosymbiosen skjedd tre uavhengige ganger: (1) De kanskje enkleste er svelgflagellatene (Cryptophyta). Deres plastide inneholder klorofyll a og c, men også fykobiler, og i tillegg fins en nukleomorf. Svelgflagellatenes plastide minner med andre ord sterkt om en rødalge, med unntak av klorofyll c. (2) Derest kommer ei stor gruppe som sammenfattes under navnet stramenopiler (Stramenopila eller Heterokonta). Disse karakteriseres ved at flagellatstadiene har to ulike flageller (heterokonte), der én av dem er håret (flimmerflagell) og rettet forover, den andre glatt (piskeflagell) og rettet bakover, eller bare én flagell som er håret og rettet forover. Her mangler plastidene fykobiler, men har klorofyll a og c og rikelig med gule til brune karotenoider. Vi finner gullalgene (Chrysophyta), brunalgene (Phaeophyta), kiselalgene (Bacillariophyta) og gulgrønnalgene (Xanthophyta). (3) Til slutt kommer ei gruppe algeflagellater som har to glatte flageller som er rettet forover, i tillegg til et vedheng (haptoneuma). Dette er svøpeflagellatene (Haptophyta), hvor kalkflagellatene (Coccolithophorales) er viktige. Plastiden minner her fullstendig om den vi finner hos stramenopilene. Sjøl om de tre gruppene, svelgflagellater, stramenopiler og svøpeflagellater, innbyrdes er ulike i bygning, forenes de blant annet ved å ha sekundær plastide som opprinnelig har vært en rødalge (Delwiche 1999, Tengs et al 2000, Stechmann & Cavalier-Smith 2002, Yoon 2002, Baldauf 2003), og de utgjør sammen med noen heterotrofe grupper det gule riket (Chromista) (Baldauf 2003).

Hvis det gamle protistriket er rock'n roll, så er alveolatriket breakdance, for nå tar det helt av! Det-

te riket består av tre karakteristiske grupper: flimmerdyr (Ciliophora), sporedyr (Apicomplexa) og fureflagellater (Dinoflagellatae). Flimmerdyr har trolig aldri hatt plastider, så de forlater vi nå. Sporedyr kommer vi straks tilbake til. La meg derfor først presentere fureflagellatene: Dette er relativt store flagellater som enten er nakne eller dekket med et panser av cellulose. Mange arter er viktige i havets planteplankton. De kan gi morild, og de kan av og til farge vannet mørkerødt. Noen er giftige. Andre mangler plastider og lever som dyr. Fureflagellatene er mestere i endosymbioser over det primære stadium. Delwiche (1999) og Tengs et al. (2000) introduserer minst tre ulike endosymbioser, to sekundære og én tertiær (figur 3). (1) De kan ha tatt opp en rødalge. Disse har en plastide som minner om dem vi finner hos f.eks. brunalgene og gullalgene. (2) De kan ha tatt opp en grønnauge. (3) De kan ha tatt opp en svøpeflagellat som igjen har tatt opp sin plastide ved sekundær endosymbiose. Da får vi en *tertiær* endosymbiose. I følge Delwiche (1999) kan vi ved hjelp av kjemien til karotenoidene finne ut hva slags endosymbiose vi har foran oss. Dersom en fureflagellat inneholder peridinin, er det sekundær endosymbiose med en rødalge. Dersom den inneholder karoten, er det sekundær endosymbiose med en grønnauge. Og dersom den inneholder fucoxantin, er det tertiær endosymbiose med en svøpeflagellat. Men det slutter ikke her. Noen fureflagellater har en plastide som er identisk med en kiselalge, andre har en plastide som er identisk med en svelgflagellat. Men her viser det seg at det dreier seg om alger som er blitt tatt opp direkte fra omgivelsene, altså ikke ervervet fra «fødselen» av. Disse «kleptokloroplastene» er sammenliknbare med de algene som visse svamper, nesledyr eller flatmarker tar inn i seg og utnytter – nær sagt som «dyriske lav».

Sporedyra (Apicomplexa) er søstergruppe til fureflagellatene (f.eks. Baldauf 2003), men de er svært ulike disse. Dette er encellede, urdyrliknende organismer som parasiterer både virvelløse dyr og virveldyr. Mange er beryktet for å forårsake farlige sykdommer, spesielt seriemorderne malariaparasittene *Plasmodium* spp., som veksler mellom malariamygg og menneske. Hos de fleste sporedyr, f.eks. malariaparasittene, er det påvist en plastide, som riktignok mangler klorofyll, men som kanskje stammer fra en grønnauge (Köhler et al. 1997, Delwiche 1999). Interessant er at denne sekundære plastiden er livsnødvendig for sporedyra, og den kan derfor være skyteskive for framtidas medisiner mot malaria. Fordi plastider ikke

fins i dyreriket, vil medikamenter som spesifikt angriper disse, teoretisk ikke skade vertsorganismene. Så dette viser at akademiske studier av fylogeni og evolusjon kan avføde viktige praktiske oppdagelser. Hvem sa at grunnforskning ikke lønner seg?

Genfusjonshypotesen

Genfusjonshypotesen tar utgangspunkt i en enkelt begivenhet; sammensmeltingen (fusjonen) mellom to gener som koder for henholdsvis enzymerne *dihydrofolatreduktase* (DHFR) og *tymidylatsyntase* (TS). Stechmann & Cavalier-Smith (2002) demonstrerer at de eukaryote organismene kan deles i to grupper. Dyreriket, soppriket og det slimete riket har disse to genene atskilt, slik at de koder for hvert sitt protein med den fornødne enzymfunksjonen, DHFR eller TS henholdsvis. Alle de andre eukaryote, f.eks. planteriket, det gule riket, og til og med det bortgjemte riket, har disse to genene smeltet sammen slik at de koder for ett eneste protein med begge enzymfunksjonene (DHFR-TS). Det er verdt å nevne at hos de prokaryote er disse to genene atskilt. Dette får Stechmann & Cavalier-Smith (2002) til å hevde at DHFR-TS-fusjonen er en avledet karakter hos eukaryotene, noe som også støttes av andre forskere (se Baldauf 2003) (se figur 4).

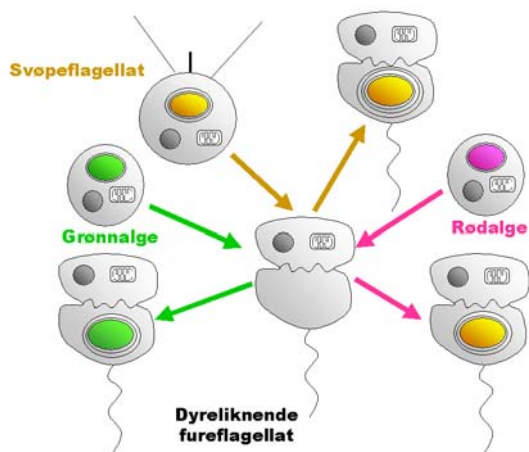
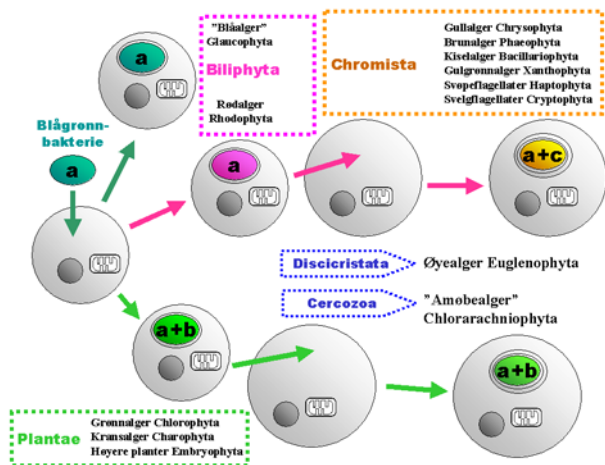
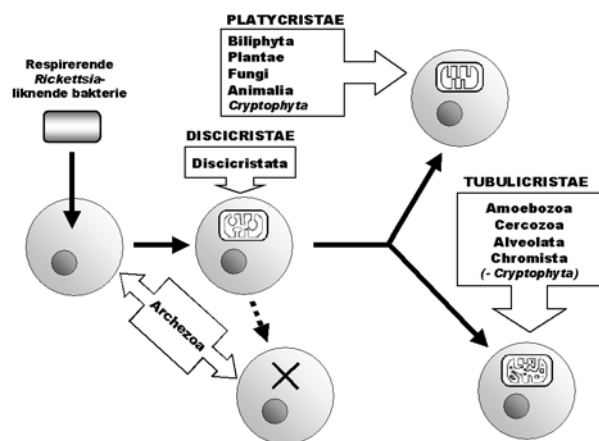
Dersom vi skal velge å legge vekt på denne ene karakteren, får vi en fylogeni som nærmest snur treet opp ned (Baldauf 2003). Det er imidlertid sunt å være skeptisk til å la én eneste karakter få så avgjørende betydning. Kanskje er det heller bedre å la den inngå som element i en større helthetsvurdering. Vi kan dessuten godt tenke oss at genfusjonen først oppstår, for så å brytes på nytt i greina som gir opphav til dyreriket og soppriket. I så fall opprettholdes den opprinnelige fylogenen. Men genfusjonshypotesen gir slett ikke noe uinteressant fylogenetisk tre. Hovedskillet her går mellom dyreriket og soppriket på den ene sida og de andre eukaryotene på den andre. Dette vil i så fall være et eldgammelt skille, noe som støttes av at dyreriket geologisk sett er gammelt, og iallfall går tilbake til over 565 millioner år (øverste pre-kambrium) (Gould 1993, Narbonne & Gehling 2003). Dyreriket og soppriket kalles til sammen Opisthokonta, noe som sikter til at flagellatstadiene (f.eks. kjønnceller og zoosporer) har én glatt flagell som er rettet bakover (Cavalier-Smith 1987). Det bortgjemte riket, diskoriket, urdyrriket, det røde riket, planteriket, det gule riket og alveolatriket grupperes sammen i Bikonta. Bikonta betyr to flageller,

og sjøl om slett ikke alle rikene har dette (noen har flere flageller, andre én flagell, og atter andre mangler flagell), hevdes det at stamformen til alle disse rikene hadde to flageller (Stechmann & Cavalier-Smith 2002, Cavalier-Smith 2003, Cavalier-Smith & Chao 2003). Det slimete riket, som heller ikke har DHFR-TS-fusjonen, blir vanligvis sett på som søstergruppe til Opisthokonta (Baldauf et al. 2000, Lang et al. 2002, Baldauf 2003, Cavalier-Smith 2003, Stechmann & Cavalier-Smith 2003). Verken hos Opisthokonta eller det slimete riket forekommer fotoautotrofi (med unntak av noen få krageflagellater med kleptokloroplaster, se Christensen (1966)). Alle fotoautotrofe organismer samles i Bikonta. Grovt kan vi si at genfusjonshypotesen deler treet i ei grein som spesialiserer seg til heterotrofi, og ei anna som spesialiserer seg til fotoautotrofi. De høyerestående dyra og soppene, og de høyerestående plantene troner øverst på hver av greiene.

Mens plastidhypotesen lar seg godt innpasse i genfusjonshypotesen, bryter mitokondriehypotesen fullstendig sammen. Mitokondrier med flate cristae opptrer i begge hovedgreinene i genfusjonsfylogenen. Mitokondrier med rørformete cristae opptrer hovedsakelig i Bikonta, men også i det slimete riket. Bare organismene med diskoide cristae forenes fortsatt i diskoriket, som dessuten slutter seg til det bortgjemte riket (Stechmann & Cavalier-Smith 2002, Cavalier-Smith 2003, Cavalier-Smith & Chao 2003).

Den samlende hypotesen

Den samlende hypotesen kan oppsummeres i det fylogenetiske treet som presenteres i oversiktsartikkelen til Baldauf (2003). Her er vi åpne for i det minste to av de andre hypotesene: (1) Mitokondriehypotesen med vektlegging av det bortgjemte riket som det mest primitive, riktignok med innrømmelse av at også dette rikets organismer kan ha hatt mitokondrier. (2) Genfusjonshypotesen med vektlegging av hovedskillet mellom dyreriket/soppriket og det slimete riket på én side og resten av rikene på den andre. Ser vi på treet fra oven, kan vi peke på to alternative røtter (figur 5). Den ene rota lar det bortgjemte riket utgjøre søstergruppe til resten av de eukaryote. Dette vil da være tilnærmet den tradisjonelle mitokondriehypotesen, med unntak av at flate cristae vil ha oppstått to uavhengige ganger: i greina som gir opphav til dyreriket og soppriket, og i greina som gir opphav til det røde riket og planteriket. Det er heller ingen ting i veien for at rørformete cristae



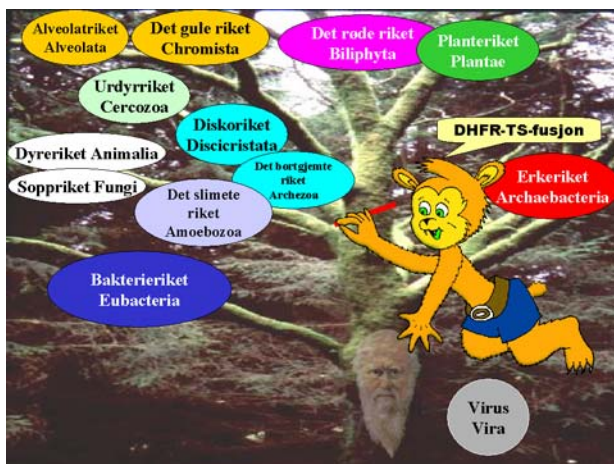
Figur 1. Skjematisk framstilling av mitokondriehypotesen slik den f.eks. settes opp av Taylor (1999). Den tar utgangspunkt i ei opprinnelig eukaryot celle uten mitokondrier (og plastider). Hypotesen hevder at organismene i det bortgjemte riket (Archaezoa) aldri har hatt mitokondrier. De mest primitive eukaryotene med mitokondrier er sannsynligvis organismer i diskoriket (Discicristata), hvor mitokondriene har cristae med *skiveformete* (diskoide) utposninger. Herfra kan man tenke seg to evolusjonslinjer: én som førte til mitokondrier med *rørformete* (tubulate) cristae, og ei anna som førte til mitokondrier med *flate* (platy-)cristae. Den første linja ga organismer som hovedsakelig er encellede urdyr eller alger med sekundære plastider. Den andre linja ga hva vi kan kalle «kronerikene», flercellede dyr og sopper, og planter (og alger) med primære plastider. Det er i denne linja vi finner organismer som har inntatt landjorda i stor skala. Den stiplede linja antyder at organismene i det bortgjemte riket kan ha oppstått ved reduksjon av mitokondriene – et synspunkt som nå virker å være riktigst. (Tegning og arrangement, Klaus Høiland.)

Figur 2. Skjematisk oversikt over plastidhypotesen slik den f.eks. framstilles av Delwiche (1999). Den konsentrerer seg om organismer som inneholder plastider og oppfører seg som «planter». Vi kan se for oss tre linjer: (1) Dersom en eukaryot organisme tar opp en blågrønnbakterie med *klorofyll a* og *blå fykobiliner*, får vi «blåalger» (Glaucophyta). «Blåalgene» har ikke gitt opphav til sekundære evolusjonslinjer. (2) Dersom en eukaryot organisme tar opp en blågrønnbakterie med *klorofyll a* og *blå* og *røde fykobiliner*, får vi en rødalge (Rhodophyta). «Blåalgene» og rødalgene kan slås sammen til det røde riket (Biliphyta), som karakteriseres ved at plastidene inneholder bare *klorofyll a* samt *fykobiliner*. Rødalgene har gitt opphav til ei manifest sekundær evolusjonslinje, det gule riket (Chromista). (3) Dersom en eukaryot organisme tar opp en blågrønnbakterie med *klorofyll a* og *b*, uten *fykobiliner*, får vi en grønnalge (Chlorophyta), som danner evolusjonær basis for de høyere plantene. Grønnalgene, kransalgene og de høyere plantene utgjør det moderne planteriket (Plantae). Grønnalgene har ikke gitt opphav til mange sekundære evolusjonslinjer, med unntak av noen spredte opptredener hos øyealger (Euglenophyta) i diskoriket (Discicristata) og «amøbealger» (Chlorarachniophyta) i urdyrriket (Cerczoa). (Tegning og arrangement, Klaus Høiland.)

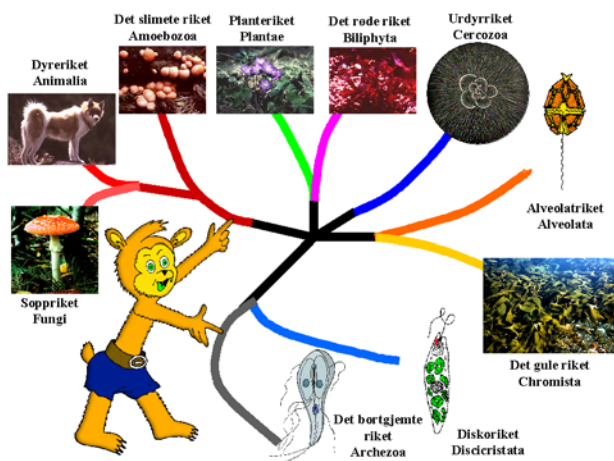
Figur 3. Skjematisk framstilling av tre ulike endosymbioser fra en i utgangspunktet dyrelignende fureflagellat, slik Delwiche (1999) og Tengs et al. (2000) tenker seg dem. Plastiden som oppstår kan være: (1) *Sekundær* fra en *grønnalge* og inneholde *klorofyll a* og *b* og karoten.

(2) *Sekundær* fra en *rødalge* og inneholde klorofyll a og c og peridinin. (3) *Tertiær* fra en *svøpeflagellat* og inneholde klorofyll a og c og fucoxantin. (Tegning og arrangement, Klaus Høiland.)

Figur 4. Skjematisk framstilling av *genfusjonshypotesen* slik den blir oppstilt av Stechmann & Cavalier-Smith (2002). Den tar utgangspunkt i sammensmeltingen (fusjonen) mellom to gener som koder for henholdsvis enzymene *dihydrofolatreduktase* (DHFR) og *tymidylatsyntase* (TS). De eukaryote organismene kan deles i to hovedgrupper mht. denne fusjonen. Dyreriket, soppriket og det slimete riket har disse to genene *atskilt*, slik at de koder for hvert sitt protein med den fornødne enzymfunksjonen, DHFR eller TS henholdsvis. Alle de andre eukaryote, f.eks. planteriket, det gule riket, og til og med det bortgjemte riket, har disse to genene *smeltet sammen* slik at de koder for ett eneste protein med begge enzymfunksjonene (DHFR-TS). Det er verdt å nevne at hos de prokaryote er disse to genene *atskilt*. Derfor oppfattes DHFR-TS-fusjonen som en avledet karakter hos eukaryotene. (Tegning, fotografi og arrangement, Klaus Høiland.)



Figur 5. Alle træs far? – Skjematisk framstilling av *den samlende hypotesen* slik man kan avlede den fra artikkelen til Baldauf (2003). Den samlende hypotesen legger ikke så mye vekt på å identifisere slektskap mellom de ulike rikene, og det fylogenetiske treet har derfor tydelig stjerneform. Snutete peker på *to røtter*: Den ene mellom det bortgjemte riket (Archaea) og resten av de eukaryote rikene, som mitokondriehypotesen antyder. Den andre mellom triumviratet det slimete riket (Amoebozoa), dyreriket (Animalia) og soppriket (Fungi), og resten av de eukaryote rikene, som genfusjonshypotesen antyder. – Organismene er som følger: tarmflagellaten (diplomonaden) *Giardia lamblia* for det bortgjemte riket, øyealgen *Euglena* for diskoriket, stortare *Laminaria hyperborea* for det gule riket, fureflagellaten *Peridinium* for alveolatriket, poredyret (foraminiferen) *Globigerina* for urdyrriket, krusflik *Chondrus crispus* for det røde riket, blåveis *Hepatica nobilis* for planteriket, slimsoppen ulvemjøl *Lycogala epidendron* for det slimete riket, hund *Canis familiaris* for dyreriket, og rød fluesopp *Amanita muscaria* for soppriket. (Tegninger, fotografier og arrangement, Klaus Høiland, med unntak av poredyret som er illustrasjon fra Alfred Brehm, Dyrenes liv, Gyldendal Norsk Forlag, 1929.)



Den andre mellom triumviratet det slimete riket (Amoebozoa), dyreriket (Animalia) og soppriket (Fungi), og resten av de eukaryote rikene, som genfusjonshypotesen antyder. – Organismene er som følger: tarmflagellaten (diplomonaden) *Giardia lamblia* for det bortgjemte riket, øyealgen *Euglena* for diskoriket, stortare *Laminaria hyperborea* for det gule riket, fureflagellaten *Peridinium* for alveolatriket, poredyret (foraminiferen) *Globigerina* for urdyrriket, krusflik *Chondrus crispus* for det røde riket, blåveis *Hepatica nobilis* for planteriket, slimsoppen ulvemjøl *Lycogala epidendron* for det slimete riket, hund *Canis familiaris* for dyreriket, og rød fluesopp *Amanita muscaria* for soppriket. (Tegninger, fotografier og arrangement, Klaus Høiland, med unntak av poredyret som er illustrasjon fra Alfred Brehm, Dyrenes liv, Gyldendal Norsk Forlag, 1929.)

kan ha vært mer opprinnelige enn flate. Den andre rota lar dyreriket, soppriket og det slimete riket utgjøre søstergruppe til det bortgjemte riket, diskoriket, urdyrriket, alveolatriket, det gule riket, det røde riket og planteriket. Den samlende hypotesen legger ikke så mye vekt på å identifisere slektskap mellom de ulike rikene, og det fylogenetiske treet har derfor tydelig stjerneform, med unntak av greinparene som leder til henholdsvis dyreriket/soppriket, det røde riket/planteriket og alveolatriket/det gule riket (figur 5).

Litteratur

- Baldauf, S.L., Roger, A.J., Wenk-Siefert, I. & Doolittle, W.F. 2000. A Kingdom-Level Phylogeny of Eukaryotes Based on Combined Protein Data. *Science* 290: 972-977.
- Caetano-Anollés, G. 2002. Evolved RNA Secondary Structure and the Rooting of the Universal Tree of Life. *J. Mol. Evol.* 54: 333-345.
- Cavalier-Smith, T. 2003. The excavate protozoan phyla Metamonada Grassé emend. (Anaeromonada, Parabasalia, Carpedimonas, Eopharyngia) and Loukozoa emend. (Jakobea, Malawimonas): their evolutionary affinities and new higher taxa. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 53: 1741-1758.

- Cavalier-Smith, T. & Chao, E.E.-Y. 2003. Phylogeny of Choanozoa, Apusozoa, and Other Protozoa and Early Eukaryote Megaevolution. *J. Mol. Evol.* 56: 540-563.
- Christensen, T. 1966. Botanik (red. Böcher, T.W., Lange, M. & Sørensen, T.), Bind II Systematisk botanikk nr. 2, alger, 2. udgave, Munksgaard, København.
- Delwiche, C.F. 1999. Tracing the Thread of Plastid Diversity through the Tapestry of Life. *Am. Natural.* 154: S164-S177.
- Gould, S.J. (red.) 1993. The book of life. Eldbury Hutchinson, London.
- Hausmann, K., Hülsmann, N. & Radek, R. 2003. Protistology. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Berlin, Stuttgart.
- Høiland, K. 1995. Om soppenes moderne system – og om deres opprinnelse og tidlige evolusjon. *Blyttia* 53: 27-42.
- Keeling, P.J. 1998. A kingdom's progress: Archezoa and the origin of eukaryotes. *BioEssays* 20: 87-95.
- Klaveness, D. 1994. Algenes opprinnelse og tidlige evolusjon. *Blyttia* 52: 167-179.
- Köhler, S., Delwiche, C.F., Denny, P.W., Tilney, L.G., Webster, P., Wilson, R.J.M., Palmer, J.D. & Roos, D.S. 1997. A Plastid of Probable Green Algal Origin in Apicomplexan Parasites. *Science* 275: 1485-1489.
- Lang, B.F., O'Kelly, C., Nerad, T., Gray M.W. & Burger, G. 2002. The Closest Unicellular Relatives of Animals. *Curr. Biol.* 12: 1773-1778.
- Margulis, L., Dolan, M.F. & Guerrero, R. 2000. The chimeric eukaryote: Origin of the nucleus from the karyomastigote in amitochondriate protists. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 6954-6959.
- Margulis, L. & Sagan, D. 2002. Acquiring Genomes. A Theory of the Origins of Species. Basic Books, New York.
- Martin, W. & Müller, M. 1998. The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature* 392: 37-41.
- Narbonne, G.M. & Gehling, J.G. 2003. Life after snowball: The oldest complex Ediacaran fossils. *Geology* 31: 27-30.
- Qiu, Y.-L., Cho, Y.R., Cox, J.C., & Palmer, J.D. 1998. The gain of three mitochondrial introns identifies liverworts as the earliest land plants. *Nature* 394: 671-674.
- Roger, A.J. 1999. Reconstructing Early Events in Eukaryotic Evolution. *Am. Natural.* 154: S146-S163.
- Searcy, D.G., Stein, D.E. & Searcy, K.B. 1981. A mycoplasma-like Archaeobacterium possibly related to the nucleus and cytoplasm of eukaryotic cells. *Ann. New. York Acad. Sci.* 361: 312-321.
- Stechmann, A. & Cavalier-Smith, T. 2002. Rooting the Eukaryote Tree by Using a Derived Gene Fusion. *Science* 297: 89-91.
- Stechmann, A. & Cavalier-Smith, T. 2003. The root of the eukaryote tree pinpointed. *Curr. Biol.* 13: R665-R666.
- Taylor, E.J.R. 1999. Ultrastructure as a Control for Protistan Molecular Phylogeny. *Am. Natural.* 154: S125-S136.
- Tengs, T., Dahlberg, O.J., Shalchian-Tabrizi, K., Klaveness, D., Rudi, K., Delwiche, C.F. & Jakobsen, K.S. 2000. Phylogenetic Analyses Indicate that the 19'Hexanoyloxy-fucoxanthin-Containing Dinoflagellates Have Tertiary Plastids of Haptophyte Origin. *Mol. Biol. Evol.* 17: 718-729.
- Tovar, J., León-Avila, G., Sánchez, L.B., Sutak, R., Tachezy, J., van der Giezen, M., Hernández, M., Müller, M. & Lucocq, J.M. 2003. Mitochondrial remnants organelles of *Giardia* function in iron-sulphur protein maturation. *Nature* 426: 172-176.
- Wesenberg, J. 2003. Skiftende vinder i blomsterplantesystemet. *Blyttia* 61: 199-213.
- Yoon, H.S., Hackett, J.D., Pinto, G. & Bhattacharya. 2002. The single, ancient origin of chromist plastids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 15507-15512.
- Ødegård, K. 1987. Grønne planters omsetning av energi og stoff. Universitetsforlaget AS, Oslo, Bergen, Stavanger, Tromsø.

Botanikkreise til Malagaområdet i Spania

Vi har fått et forslag fra Stig Morten Eggesvik ved den norske skolen i Fuengirola på ei ukes botaniseringsstur i Malagadistriktet med følgende foreløpige innslag:

Besøk i flere fine planteområder, deriblant en nasjonalpark og botanisk hage i Malaga.

Et par foredrag om plantelivet i provinsen Andalucía der Malaga ligger.

For å lære floraen skikkelig å kjenne blir det både registreringsøkter med etterfølgende bestemmelsesarbeid.

For at plantelivet skal være i fullt flor velger vi uke 14 i april, ei uke etter påske.

Avreise- og ankomstdager er ikke bestemt og

avhenger av flyavganger. De laveste flyprisene varierer så mye som mellom 1200,- (Norwegian) og 3357,- (SAS/Braathen). Vi kommer å bo på et billig, men godt hotell med frokost. Middag spiser vi på bodegaer og lignende. Det skal også bli tid til vanlig sightseeing. Mulighet for utvidelse av oppholdet for den som ønsker.

Interesserte kan ta kontakt med undertegnede, helst per epost. For flyprisene gjelder jo tidligere bestilling, jo bedre priser!

Mats G Nettelblatt
Epost mndt@online.no
Tlf 416 38 037

I begynnelsen var bakteriene

Klaus Høiland

Biologisk institutt, PB 1066 Blindern, NO-0318 Oslo
klaus.hoiland@bio.uio.no

Den foregående artikkelen gjennomgikk ulike hypoteser for hvordan de eukaryote rikene innbyrdes er i slekt og kan ha utvikla seg fra hverandre. To ting ble derfor bevisst forbigått; omtale av de prokaryote rikene og de hypotesene som er blitt framlagt for å forklare hvordan eukaryote celler kan ha oppstått fra prokaryote.

Margulis & Schwartz (1997) skriver: «Bakteriene har en ur gammel og aristokratisk historie.» Det er lett å dele dette synet. De eldste fossilene som med noenlunde sikkerhet kan identifiseres som levende organismer er 3,5 milliarder år gamle strukturer dannet av fordums bakterier i opprinnelig undersjøisk lava i Sør-Afrika (Furnes et al. 2004). I 1,4 milliarder år levde det utelukkende prokaryote organismer på Jorda, hvilket tilsvarer 40 % av den kjente tida det har eksistert liv på planeten! Denne artikkelen skal ta for seg disse organismene (figur 1), men først må vi innom ei gruppe som de fleste av oss oftest også tenker på når det snakkes om bakterier...

«Rike» virus – Vira

Et virus består av et DNA- eller RNA-molekyl omgitt av en proteinkappe, samt en tilstrekkelig mengde enzymer som gjør at det kan angripe ei celle (figur 2). Ved å snike seg inn i cellas genetiske mekanisme, tvinger det cella til å kopiere nye viruspartikler. Kort sagt: virus formerer seg ikke, men blir formert! De har verken stoffskifte eller apparat til replikasjon av gener, de kan danne krystaller (en egenskap de deler med mineralriket!), men de kan – dessverre for oss – mutere (noe vi alle får vite når det trues med nye typer influensa, SARS og fuglevirus). Et rabiesvirus, f.eks., inneholder nok genetisk informasjon til følgende: infiser, infiltrer, kopier, multipliser, lag proteinkappe og enzymer, tving hunden til å produsere mer spytt, treng ut i spyttet og gjør hunden tilslutt gal slik at den kan bite et nytt dyr og gi avkommet (dvs. de nye virusene) et nytt hjem. En ufattelig komplisert oppgave til å være en partikkel av nærmest molekulær størrelse. Men til dette trengs likevel ikke mer enn 8–12 gener. Virus – f.eks. meslingeviruset – opp-

viser dessuten kompliserte epidemiologiske mønstre, slett ikke ulikt andre parasittiske organismer (Bjørnstad et al. 2002).

En teori går ut på at de ulike virusene er mer i slekt med genene til vertsorganismene enn til andre virus, og at de rett og slett er «gener på avveger». Virus kan derfor ikke settes opp på greinene på livets tre og utgjør knapt noe rike. Om virus er levende eller ikke, er et mer filosofisk enn biologisk problem. Å tro at de er «levende fossiler» fra livets opprinnelse, den gang det bare var nukleinsyrer og protein i ursuppa, er biologiske ønskedrømmer på linje med grønne menn på Mars...

Grovt sett kan vi dele virus inn i: *DNA-virus* (f.eks. koppevirus, herpesvirus, samt de fleste bakteriofagene), *DNA eller RNA baklengs transkriberende-virus* (f.eks. HIV, hepatitt B-virus og noen plantevirus) og *RNA-virus* (f.eks. influensavirus, forkjølelsesvirus, kusmavirus, meslingevirus, ebola-virus, poliovirus, rabiesvirus, munn- og klauvsjuka-virus, samt de fleste plantevirus). I tillegg kommer *viroider* som rett og slett er nakne RNA-molekyler og som kan gi alvorlige sjukdommer på planter, og *prioner* som er proteinmolekyler og som kan forårsake kugalskap og Creutzfeldt-Jakobs sjukdom. Viroider og prioner er så enkelt bygd at de står på grensa til å være kjemikalier. Prioner kan godt karakteriseres som proteiner som «har flippet over» til en annen struktur enn den normale, og som kan overføre denne ødeleggende strukturen til andre proteiner nær sagt som et ras av dominobrikker (se Hessen 2003). (For dem som ønsker mer informasjon om virus se nettsida: <http://life.anu.edu.au/viruses/>)

Livets tre domener

Tabell 1 gir oversikt over noen av de viktigste egenskapene som skiller de tre domene, dersom vi velger å følge synspunktene til Woese et al. (1990). Det er minst to argumenter som taler for å opprette tre domener: (1) Forskjellene berører ytterst konservative karakterer knyttet til basale funksjoner hos levende organismer, f.eks. ribosomer (som står for proteinsyntesen), lipider (som bygger opp membransystemene), kromosomenes form, og assosierte proteiner med DNA. Disse forskjellene må ha oppstått svært tidlig i livets utvikling. (2) Tidsestimater for når de ulike domene oppsto er 3,5 milliarder år for Bacteria, 2,7 milliarder år for Archaea og 2,1 milliarder år for Eukarya (Gould 1993). Vi snakker altså om grupper som skilte lag langt tilbake i prekambrium og som derfor har hatt en evolusjon som er like lang. Argumentene for

bare to domener, prokaryote og eukaryote, er mer pragmatiske (Margulis & Schwartz 1997, Margulis et al. 2000, Mayr 1998) eller basert på relativt intrikate biokjemiske og fylogenetiske betraktninger (Cavalier-Smith 2002). Og det skal innrømmes at det er praktisk vanskelig å skille de prokaryote bakteriene fra de prokaryote erkebakteriene, og at de morfologisk er svært like. Mot dette taler at klassifikasjonen av organismer som utelukkende kan studeres i kraftige mikroskop, ikke bare kan basere seg på morfologi; ultrastruktur, biokjemi, fysiologi og genetikk må tillegges en vel så stor betydning. Og her skiller bakterier og erkebakterier seg like mye fra hverandre som de skiller seg fra de eukaryote.

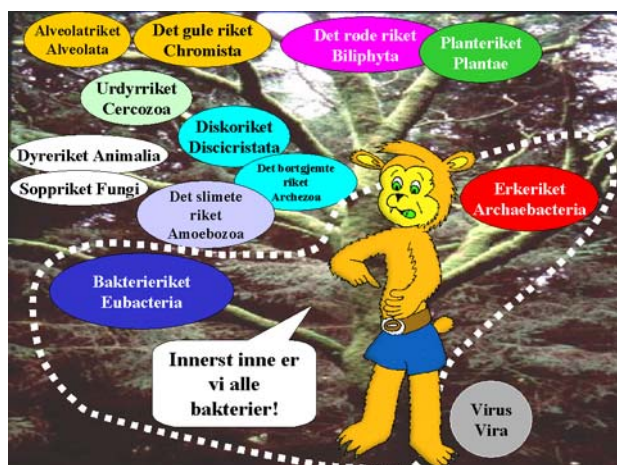
Bakterieriket – Eubacteria

Bakterieriket er det eldste og mest diverse og individrike av alle rikene (figur 3). De eldste relativt sikre fossilene er som sagt 3,5 milliarder år gamle (Furnes et al. 2004). Sjøl om bakteriene er små for våre øyne, har de likevel et spenn fra 0,1 μm til 0,75 mm, hvilket er en lineær størrelsesfaktor på 7500, dvs. 10 ganger mer enn pattedyr (blåhval/liten dvergspissmus). Viktigere er at de har en spennvidde i biokjemiske og fysiologiske prosesser som langt overgår de eukaryote. Hele fire basale måter å ta opp næring på er representert: (1) *fotoautotrofi* med lys som energikilde og karbondioksid som karbonressurs; (2) *kjemoautotrofi* med uorganiske kjemiske forbindelser (f.eks. svovel-, nitrogen- og jernforbindelser) som energikilde og karbondioksid som karbonressurs; (3) *fotoheterotrofi* med lys som energikilde og organiske forbindelser som karbonressurs; og (4) *kjemoheterotrofi* (oftest bare kalt heterotrofi) med organiske forbindelser som både energikilde og karbonressurs. Bare bakterier (og erkebakterier) greier å utføre kjemoautotrofi og fotoheterotrofi. Ikke nok med det, hos bakteriene (men ikke erkebakteriene) er det to typer fotoaktivt klorofyll: *klorofyll a* og *bakterieklorofyll* (de andre klorofylltypene, f.eks. b og c, deltar ikke aktivt som oppfanger av fotoner i fotosyntesen) (Niklas 1997). Klorofyll a fins hos de fotoautotrofe blågrønnbakteriene (Cyanobacteria) (figur 3), som er den eneste gruppa av bakterier som utfører normal plante-fotosyntese ved at vann – elektrondonoren – spaltes i oksygen, protoner og energirike elektroner. Bakterieklorofyll fins hos både fotoautotrofe og fotoheterotrofe bakterier, som utfører fotosyntese ved å anvende hydrogensulfid, tiosulfat, hydrogen eller organiske forbindelser som elektrondonor. Mens blågrønn-

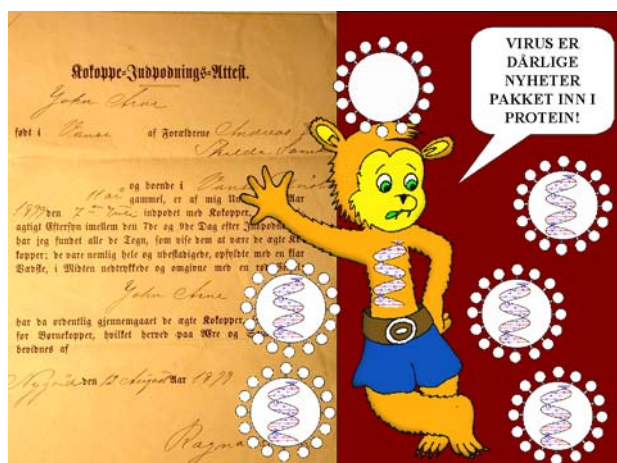
bakterier med klorofyll a danner ei monofyletisk gruppe, opptrer bakterier med bakterieklorofyll i minst fire ulike fylogenetiske linjer. De viktigste er purpur svovelbakterier, purpur ikke-svovelbakterier, grønne svovelbakterier og filamentøse grønne ikke-svovelbakterier. Det er videre verdt å nevne at ingen eukaryote fotoautotrofe organismer (alger så vel som høyere planter) greier noe annet enn fotosyntese med utgangspunkt i klorofyll a, lik blågrønnbakteriene (som jo plastidene stammer fra).

De første organismene med fotosyntese oppsto svært tidlig, kanskje allerede for over 3 milliarder år siden. På grunn av at atmosfæren til å begynne med ikke inneholdt oksygen, var den reduserende. Forholdene lå trolig godt til rette for bakterier som anvender hydrogensulfid eller hydrogen som elektrondonor. De eldste fotosyntetiserende organismene hadde sannsynligvis bakterieklorofyll. Hos blågrønnbakteriene (og de fotoautotrofe eukaryotene) består fotosynteseapparatet av to fotosystem, I og II (figur 4). Hos bakteriene med bakterieklorofyll fins bare fotosystem I eller II, ikke begge. Fotosynteseapparatet til blågrønnbakteriene kan tenkes oppstått ved at to fotoautotrofe bakterier med hvert sitt system smeltet sammen (Niklas 1997). Dette dobbeltsystemet er så effektivt at det kan anvende vann, som er en atskillig mer påholden elektrondonor enn hydrogensulfid eller hydrogen, men som til gjengjeld er langt rikeligere. For 2,8–2,4 milliarder år siden fikk Jordas atmosfære 1–2 % av nåværende oksygenmengde (21 %) (Niklas 1997). Perioden fra 2,5 milliarder til 570 millioner år siden kan kalles blågrønnbakterienes æra. Denne første «vegetasjonen» finner vi fossiler av i form av *stromatolitter*, konsentrisk til lagdelte formasjoner i kalkstein eller dolomitt (figur 3). Dette kommer av at kalkpartikler og slam bunnfelle seg oppå mattene av blågrønnbakterier. Når partikkellaget ble så tjukt at blågrønnbakteriene ikke lenger kunne drive fotosyntese, beveget de seg opp mot lyset og dannet ei ny matte som så kunne bunnfelle nye partikler osv. (Gould 1993). Slik bygget de lagdelte stromatolittene seg opp. I seinprekambriske lag i Norge, f.eks. i Finnmarks dolomittformasjoner, kan vi finne fine stromatolitter (figur 3).

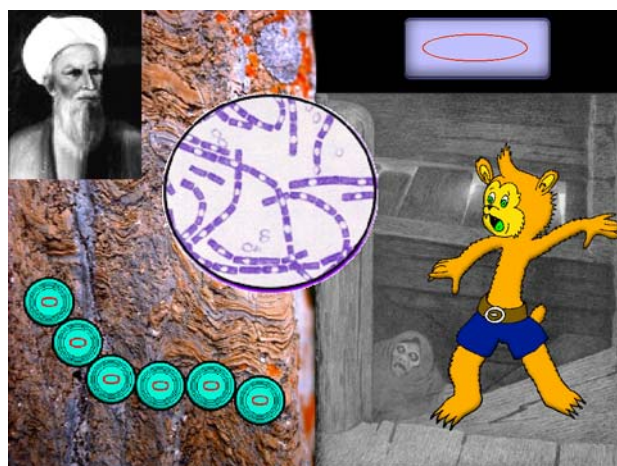
Blågrønnbakterienes effektive fotosyntese bant trolig veg for de første eukaryote organismene med mitokondrier, siden mitokondriene inneholder det biokjemiske apparatet som skal til for å takle fritt oksygen og utnytte dette til nedbrytning av organiske stoffer under dannelse av energirike forbindelser (respirasjon). Og sjøl om blågrønn-



Figur 1. De prokaryote organismene omfatter to riker: bakterieriket (Eubacteria) og erkeriket (Archaeobacteria). Disse er så forskjellige at de ofte plasseres to ulike domener, henholdsvis Bacteria og Archaea, sidestilt med domene Eukarya (eukaryotene). De eukaryote organismene oppfattes vanligvis som oppstått fra begge typene av prokaryote. Genetisk står erkebakteriene nærmest, noe som framgår av det avbildete treet. (Tegning, fotografi og arrangement, Klaus Høiland.)



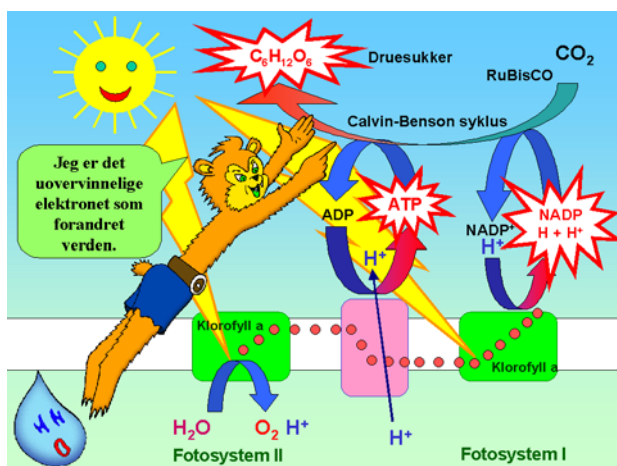
Figur 2. Virus kan knapt kalles levende, sjøl om de deler visse egenskaper felles med levende organismer, f.eks. nukleinsyrene DNA eller RNA og proteiner. Når et virus angriper ei celle, sprøytes DNA eller RNA inn i cella, mens proteinet blir igjen utpå. Virusets nukleinsyrer tvinger cella til å produsere nye viruspartikler. Når cella er ødelagt, slipper de nye virusene ut, klar til å angripe friske celler. I enkelte tilfeller hektes virusets nukleinsyre på vertscellens eget DNA og blir liggende latent. HIV (human immuno-deficiency virus), som er et baklengs transkriberende virus, inneholder RNA, men i vertscella tilbaketranskribes det til DNA som så hefter seg på cellas eget DNA. AIDS bryter først ut når dette latente DNA begynner å transkribes til HIV-RNA som deretter produserer nye HIV. – Snutetute er angrepet av et ukjent DNA-virus – de fleste virus som forårsaker sykdommer på mennesker og dyr er RNA-virus. Koppeviruset *Variola major* er derimot et DNA-virus. Til venstre en gammel «Kokoppe-Indpodnings-Attest» fra 1899. Før i tida vaksinerte man mot koppe ved å innpode kukopper, dvs. *Vaccinia*-virus. Denne sykdommen angriper større, men gir bare en lett reaksjon hos mennesker. Reaksjonen er imidlertid sterk nok til at immunapparatet vekkes, og samtidig gir beskyttelse mot koppe. Ordet vaksinasjon kommer av latin vacca som betyr ku. (Tegning, fotografi og arrangement, Klaus Høiland.)



Figur 3. Bakterieriket (Eubacteria) omfatter de fleste av de kjente bakteriene. Svartedauden skyldes pestbasill *Yersinia pestis* som egentlig angriper rotter (den gang svartrotter *Rattus rattus*) via rottelopper *Xenopsylla* spp., men som kan smitte over på mennesker dersom rottepopulasjonen blir så tett at alle rottene smitter hverandre og dør ut, slik at de utsultete rotteloppene begynner å stikke mennesker isteden. Sykdommen – som holder til i Sentral-Asia – kom til Norge i 1349 med ei skute til Bergen og tok livet av 65 % av befolkningen. Den gjorde samtidig slutt på Norges storhetstid. Vi kom i union med Sverige, og seinere i Kalmarunionen. (Om epidemiologien, se Davis et al. (2004).) Miltbrann forårsakes av miltbrannbasill *Bacillus anthracis*. Denne bakterien danner vegetative overlevelsessporer (sex i vår forstand kjennes ikke hos prokaryote). Dyrket på «rett» måte er sporene lette å framstille og tørke.

Pulver av tørkede miltbrannbasillsporer kalles populært antraks og ble puttet i de berømmelige brevene som sirkulerte høsten 2001. Til venstre sees fossile stromatolitter i dolomitt fra Persfjord i Vardø. De er dannet av blågrønnbakterier for ca. 700 millioner år siden, og representerer vår eldste vegetasjon (som varte mer eller mindre uforandret i over 1,9 milliarder år). En skematisk tegning av en moderne blågrønnbakterie, *Nostoc*, er lagt over bildet av stromatolitten. Den strenge mannen øverst til venstre er al-Razi (eller ar-Razi) (864-930) – verdens første mikrobiolog (uten at han noen gang så en bakterie). Da kalifens store sjukehus i Bagdad i skulle bygges, ville al-Razi legge det på det stedet som hadde den sunneste lufta. Han hang da stykker av rått kjøtt på ulike steder. Der hvor kjøttet råtnet seinst, ble sjukehuset bygget. Al-Razi oppfattet sjukdom som en slags forråtnelse – bemerkelsesverdig riktig tenkt! (Tegning, fotografi og arrangement, Klaus Høiland, unntatt miltbrannbasillene som er fra <http://www.bact.wisc.edu/microtextbook/disease/B.anthraxis1.jpeg>, portrettet av al-Razi som er fra www.fis.ufba.br/dfg/pice/pice-ret.htm, og Theodor Kittelsens tegning av Pesta.)

Figur 4. Forenklet framstilling av fotosyntesen hos blågrønnbakterier og eukaryote. Den kjemiske reaksjonen foregår over to fotosystem. Når fotoner rammer fotosystem II, eksiteres klorofyll a og energien brukes til å spalte vann til fritt oksygen og protoner (hydrogenioner) og energirike *elektroner*. Vi kan si at elektronene «sparkes» opp for deretter å falle ned, dvs. avgi energi. Denne energien brukes til å framstille en energirik, oksidert forbindelse ATP. Elektronene fanges deretter opp av fotosystem I. Når fotoner rammer dette fotosystemet, får elektronene sitt andre «spark» opp. Denne energien, pluss de tidligere frigjorte protonene, brukes til å framstille NADPH, en energirik, redusert forbindelse. Karbondioksid tas opp av enzymet RuBisCO og går inn i den såkalte Calvin-Benson-syklus hvor selve karbondioksidassimilasjonen foregår. Her skjer kjemiske reaksjoner som blant annet forbruker ATP og NADPH og som ender opp i druesukker (glukose). – Snutetutes kommentar er berettiget. Da det første elektronet ble sparket ut av vannmolekylet av en solstråle som traff klorofyll a, ble verden forandret. En begivenhet av ufattelig små dimensjoner, men med like ufattelig store konsekvenser! (Tegning og arrangement, Klaus Høiland.)



Figur 5. Eksempel på *kjemoautotrofi* – jernbakterier i ei vannsamling på Finse (Ulvik). Bakteriene skaffer energi ved oksidasjon fra *toverdig jern* etter denne forenklede likningen: $4 \text{Fe}^{++} (\text{toverdig jern}) + \text{O}_2 + 6 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{FeO}(\text{OH}) (\text{treverdig jern}) + 8 \text{H}^+$. Mens toverdig jern er oppløslig i vann, felles treverdig jern ut som hydrert jernoksid, «rust» $\text{FeO}(\text{OH})$. Først flyter «rusten» som ei oljeaktig, blåskimrende hinne på vannet, siden synker den ned som et rustrødt bunnfall. Med tid avleirer den seg som *myrmalm*, som var grunnlaget for jernvinna i jernalderen. De store jernmalforekomstene, f.eks. i Kiruna i Nord-Sverige, skyldes tilsvarende prosesser i tidligere geologiske perioder. Da jernoksidasjon er avhengig av fritt oksygen, brukes forekomster av jernmalm i bergartslagene som en sikker indikasjon på at det har vært oksygen i atmosfæren (og altså fotosyntese med vann som elektron-donor). Ja, de viktigste jernmalmeleiene oppsto antakelig samtidig med at blågrønnbakteriene ekspanderte for 2,8-2,4 milliarder år siden. (Tegning og fotografi, Klaus Høiland.)



bakteriene normalt ikke dominerer i dagens vegetasjon, er de fortsatt svært standhaftige og fins i et hvert økosystem som kan huse fotoautotrofe organismer som bruker vann som elektrondonor. Dessuten har de neppe endret seg mye siden den gang de fant sin form for milliarder av år siden (Rudi et al. 1998).

De nitrogenfikserende bakteriene er svært viktige for økosystemene ved at de tar opp elementært nitrogen N_2 direkte fra atmosfæren. Kjemisk er dette en ekstremt energikrevende prosess, som bare bakterier kan utføre. (Kristian Birkeland måtte bruke buelamper og mangfoldige kilowatt for å få til det samme!) Alle erteplanter har røtter med knoller som inneholder nitrogenfikserende *Rhizobium*, og or har knoller med *Frankia alni* (en stråle-bakterie som minner om sopp). Blågrønnbakteriene utfører også nitrogenfiksering. Dette gjør at lav med med blågrønn fotobiont, f.eks. safranlav *Solorina crocea*, betyr ganske mye for tilførsel av nitrogen til jordsmonnet.

Den danske mikrobiologen Hans Christian Gram (1853–1938) oppdaget i 1884 at bakteriene kunne deles i to grupper ettersom de lar seg farge purpur eller lyserøde ved en bestemt innfargingsprosedyre. De som farges purpur er gram-positive, de som farges lyserøde er gram-negative. Dette skyldes ulike bygningstrekk i celleveggen. Gram-positive bakterier har en tjukk cellevegg av peptidoglykan. Gram-negative har en tynn peptidoglykan-vegg, men til gjengjeld en ekstra lipid-membran på utsida. Mens de gram-positive bakteriene danner ei monofyletisk gruppe, representerer de gram-negative ei rekke ulike fylogenetiske linjer. Ingen fotoautotrofe eller fotoheterotrofe bakterier er gram-positive. De nitrogenfikserende bakteriene kan være både gram-positive (*Frankia*) eller -negative (*Rhizobium*, blågrønnbakterier).

Bakteriene har dessverre fått et ufortjent dårlig rykte (figur 3). I vår menneskesentrerte verden er vi mer opptatt av miltbrann *Bacillus anthracis*, stivkrampe *Clostridium tetani*, botulisme *C. botulinum*, pest *Yersinia pestis*, kolera *Vibrio comma*, tyfus *Eberthella typhosa*, meningitt *Neisseria meningitidis*, kikhoste *Bordetella pertussis*, tuberkulose *Mycobacterium tuberculosis*, klamydia *Chlamydia trachomatis*, skarlagensfeber *Streptococcus pyogenes* og karies (det latinske navnet på Karius og Baktus er *Streptococcus mutans*) enn av essensielle biologiske prosesser som fotosyntese, resirkulering av elementer, dannelse av jord, melkesyregjæring, dannelse av jernmineraler (figur 5) (all utvinning av jern hadde vært uten-

kelig uten bakterier) og nitrogenfiksering. Verdens trolig mest tallrike organisme er den ørlille (0,5 μm) bakterien SAR11 *Pelagibacter ubique*, som lever i alle verdens hav (Hogan 2004). Menneskets legeme inneholder over 10 ganger flere bakterier enn egne celler (som er 10 billioner) – de aller fleste livsnødvendige eller i det minste uskadelige. Én ting er sikkert: uten bakterier stopper verden!

Erkeriket – Archaeobacteria

Sjøl om erkebakteriene likner på bakterier, har de ikke mer til felles med dem enn at de er prokaryote. Alt annet er forskjellig (se tabell 1), noe som rettferdiggjør at disse to prokaryote rikene settes i hvert sitt overordnede domene sidestilt alle eukaryote. På mange måter står erkebakteriene mellom de ekte bakteriene og de eukaryote. Lik sistnevnte har erkebakteriene sitt DNA assosiert med basiske proteiner (histoner); de mangler peptidoglykan; og de kan ha introns i genomet, dvs. segmenter med ikke-kodende DNA (søppel-DNA). Den lille subenheten av ribosomet har form og størrelse som er en mellomting av de tilsvarende subenhetene i bakterier og eukaryote (Lake 1983). Erkeriket (figur 6) deles i to rekker: metandannere og saltelskere (Euryarchaeota), og varmeelskere (Crenarchaeota) (Margulis & Schwartz 1997, Cae-tano-Anolles 2003). Førstnevnte rekke består av to karakteristiske grupper. Metandannerne lever strengt anaerobt (dvs. at oksygen er en gift) på bunnen av myrer og sumper. Det er disse som er i aktivitet når det bobler opp sumpgass rundt gummistøvlene våre. Men de lever også i vomma til drøvtyggere. De er kjemoautotrofe og benytter hydrogen som energikilde og karbondioksid som karbonressurs. Metan dannes etter likningen: $CO_2 + 4H_2 \rightarrow CH_4 + 2H_2O$ Alle heter noe med metan, f.eks. *Methanococcus*, *Methanobacillus*, *Methanobacterium* og *Methanothermus*. Saltelskerne lever, som navnet sier, i saltsjøer eller alkaliske soda-sjøer. De heter naturlig nok noe med salt (halo) eller natrium: *Halobacterium*, *Haloferax*, *Natronbacterium*. Rødmiddbakterie *Halobacterium halobium* fins ofte som rødt (ufarlig) overtrekk på salt fisk (og er ikke midd, som folk ofte tror), *H. sodomense* lever – som navnet forteller kjennere av Første Mosebok – i Dødehavet (Oren 1983) (figur 6). Arter av *Natronbacterium* trives i alkaliske sjøer med pH opp til 9,5 (Margulis & Schwartz 1997). Men det aller rareste med saltelskerne er at de har «funnet» opp fotosyntese uten klorofyll. Ingen erkebakterier har klorofyll, men saltelskerne utfører fotosyntese ved hjelp av et rødt protein, *bakterio-*

Tabell 1. Livets tre domener.

Egenskaper	Bacteria	Archaea	Eukarya
Kjerne	Mangler	Mangler	Tilstede
Lipider i membranene	Ugreina fettsyreestere av glyserol	Etere av glyserol og en forgreina fett-alkohol	Ugreina fettsyreestere av glyserol
Cellevegg med peptidoglykan	Ja	Nei	Nei
Introns (ikke-kodende eller søppel-DNA)	Mangler	Tilstede i noen gener	Tilstede
DNA assosiert med histoner	Nei	Ja	Ja
Kromosom	Ringformet DNA	Ringformet DNA	Staver
Den lille subenheten av ribosomet	«Kropp» og «hode»	«Kropp», «hode» og «nebb»	«Kropp», «hode», «nebb» og «bein»

rhodopsin, som kjemisk likner på synspurpur (Stoeckenius & Bogomolni 1982). Fotosyntesen har derfor oppstått med to ulike pigmenttyper (Niklas 1997). *Thermoplasma* er en underlig skapning som likner på varmeelskerne, men som fylogenetisk er i slekt med Euryarchaeota (Ruepp et al. 2000). Sine varmeelskende egenskaper skal den ha fått ved rett og slett å knabbe og inkorporere gener fra en ekte varmeelsker, *Sulfolobus* (Ruepp et al. 2000). Den mangler cellevegg og har DNA som er dekket av basiske histoner på en måte som minner om eukaryote. Dette tolkes som en varmebeskyttelse (rundt 60 °C) (Margulis & Schwartz 1997, Margulis & Sagan 2002). Kan det være at de eukaryote kromosomenes opprinnelse var DNA som måtte beskytte seg mot høye temperaturer?

Varmeelskerne (rekke Crenarchaeota) er de mest eksotiske erkebakteriene. De lever i kokende varme kjelder, geysirer, svovelpøler og på under-sjøiske vulkaner. Her kan vi trygt si at de velger som hjem, hva vi ville kalt helvete (figur 6). *Sulfolobus* trives i vann som holder 90 °C og har pH 1-2. Den «fryser» i hjel ved temperaturer under 55 °C (Margulis & Schwartz 1997). Varmerekordene innehas av de erkebakteriene som bebor under-sjøiske vulkaner; *Pyrodictum* med 110 °C og *Pyrolobus* med 113 °C (Margulis & Schwartz 1997). Måten å skaffe energi og næring på varierer hos varmeelskerne, men mange av dem har evne til å utnytte energi ved å oksidere svovel til svovelsyre. Tilpasningen til høye temperaturer og lav pH kan være et svar på å utnytte elementært svovel, som bare forekommer i varme, vulkanske omgivelser og som danner et meget surt oksidasjonsprodukt. Det er besnærende å tro at varmeelskerne utvikla seg meget tidlig – i ei tid da forholdene på jordklo-den burde ligge bedre til rette for slike organismer enn nå. Men det er lite som tyder på dette. Fossiler, proteindata og molekylære klokke viser heller at

erkebakteriene kom seinere enn bakteriene (Gould 1993, Gaucher et al. 2003).

Det fjerde domene?

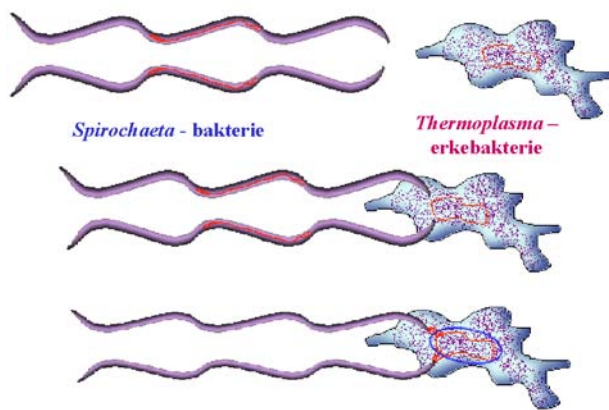
Forskere er nylig kommet på spor av noen enda særere prokaryoter, som nesten står på grensa til mineralriket – dersom de i det hele tatt eksisterer... Det er *nanobakteriene*, som foreløpig er mer eller mindre uidentifiserte og uklassifiserte partikler i størrelsesorden 0,05–0,5 µm, altså betydelig mindre enn flertallet av de øvrige prokaryotene (Hogan 2004). Disse «organismene» er dels påvist i sprekker i bergarter, ofte dypt nede i jordskorpa, dels inni nyresteinene og muligens i fortettete blodårer («åreforkalkning») hvor de omgir seg av krys-taller av kalsiumfosfat. Men mange betviler ennå nanobakterienes eksistens og hevder at de bare er døde bruddstykker av andre bakterier. Riktignok inneholder de DNA, og noen forskere har funnet at de lager sitt eget m-RNA – en absolutt forutset-ning for å være en sjølstendig organisme. Dersom nanobakteriene virkelig fins, representerer de høyst sannsynlig en ny livsform (Hogan 2004) – et mulig fjerde domene som kanskje også er det eldste på Jorda... (Mars-bakteriene vinker i det fjerne!)

Opprinnelsen til de eukaryote

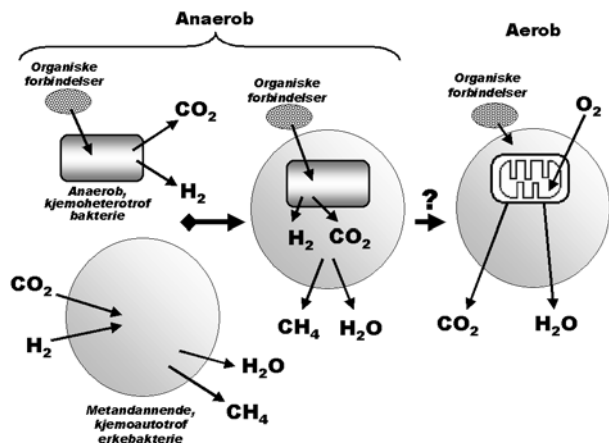
Sluttspørsmålet i biologiens «Kvitt eller dobbelt» er hva som er opprinnelsen til de eukaryote orga-nismene. Eukaryotenes forløper er utvilsomt en erkebakterie, men hvilken? *Thermoplasma* ble lenge holdt for å være en lovende kandidat for hvordan grunnformen til ei eukaryot celle kunne ha sett ut (Searcy et al. 1981, Margulis & Sagan 2002). Den har blant annet et genapparat som er besnæren-de likt (Margulis & Schwartz 1997, Margulis et al. 2000, Margulis & Sagan 2002). Margulis og med-arbeidere tenker seg at en *Thermoplasma*-liknen-



Figur 6. Erkeriket (Archaeobacteria) omfatter prokaryote organismer som avviker sterkt fra bakterieriket i både biokjemiske og ultrastrukturelle egenskaper. De er eiendommelige ved at de er tilpasset de mest «umulige» levesteder. Øverst til venstre: *Sulfolobus acidocaldarius* som lever i varme svovekjelder. Bildet i bakgrunnen er fra Mývatn på Island. Øverst til høyre: *Thermoplasma acidophilum* som lever i varme kjelder. Bildet i bakgrunnen er geysiren Strokkur på Island. Nederst til venstre: *Halo-bacterium sodomense* blant saltstøtter i Dødehavet. Nederst til høyre: *Metanococcus*, en metandannende erkebakterie. Bildet i bakgrunnen er ei palsmyr fra Porsanger i Finnmark. (Tegninger, fotografier og arrangement, Klaus Høiland, unntatt bildet fra Dødehavet som er fra <http://www.galilcol.ac.il/ecards.asp>.)



Figur 7. De fleste regner med at de eukaryote organismene har oppstått fra både erkebakteriene og bakteriene. Lynn Margulis og medarbeidere ser for seg at *spirochaeter*, som er korketrekkerformede bakterier med visse likheter med flageller, smelter sammen med en *Thermoplasma*-liknende erkebakterie. Det oppstår da en *kimære* mellom to ulike organismer. Neste trinn vil da være at genomene fra de to prokaryote organismene kombineres og omgis av en kjernemembran. Da får vi ei primitiv eukaryot celle uten mitokondrier, og hypotesen kan derfor kalles «mitokondrium etterpå-hypotesen». Problemet er at vi ikke lenger kjenner noen eukaryote organismer som i utgangspunktet aldri har hatt mitokondrier. Diplomonaden *Giardia* ble lenge oppfattet som en mitokondrieløs urform til de eukaryote, men også hos denne har man nylig påvist reminisenser av mitokondrier. (Tegninger og arrangement, Klaus Høiland.)



Figur 8. En alternativ hypotese, «hydrogen-hypotesen» eller «mitokondrium først-hypotesen» til Martin & Müller. Også her oppstår en *kimære*, eventuelt endosymbiose, mellom en bakterie og en erkebakterie. Først opptrer en anaerob (uten oksygen) fase der en metandannende, kjemoautotrof erkebakterie opptrer en endosymbiotisk anaerob, kjemoheterotrof bakterie. Den siste vil da forsyne erkebakterien med nødvendig hydrogen (som det ellers er lite av) og karbondioksid ved å bryte ned organiske forbindelser. Ved at den endosymbiotiske bakterien går over fra et anaerobt til aerobt stoffskifte, oppstår mitokondriet, og vi går inn i den aerobe (med oksygen) fasen. (Tegninger og arrangement, Klaus Høiland.)

de erkebakterie har gått i kompaniskap med en spirochaet, som er ei gruppe korketrekkerformede bakterier med visse egenskaper som minner om flageller (figur 7). (Organismen som forårsaker

syfilis – kristianiabohemens sjukdom – *Treponema pallidum*, er en spirochaet.) Et slikt kompaniskap kalles en *kimære*, en dobbeltorganisme hvor i dette tilfellet «kroppen» er erkebakterien og «be-

vegelsesorganet» spirochaeten. Ved blanding av disse to prokaryotenes genom og påfølgende dannelse av en kjernemembran, kan en primitiv mitokondrieløs eukaryot ha oppstått fra denne kimæren (figur 7). Flagellen vil da være den opprinnelige spirochaeten, grunncella den opprinnelige erke-

bakterien. Denne *Thermoplasma*-spirochaet-hypotesen eller «mitokodrium etterpå-hypotesen» er besnærende, men nyere studier har vist at likheten mellom *Thermoplasma* og eukaryote organismer sannsynligvis er tilfeldig (Ruepp et al. 2000) – uten at dette forkaster idéen om en opprinnelige

Forklaringer på noen faguttrykk:

Anaerob/aerob: *Anaerob* betyr uten luft og sikter til organismer som kan leve uten oksygen, ja, for noen er oksygen gift (obligat anaerob). *Aerob* er motsatt, med oksygen.

Baklengs transkriberende virus: Denne virustypen kan enten inneholde RNA eller DNA. Baklengs-virus som inneholder RNA kalles *retrovirus*, der HIV er det mest beryktete. De bruker enzymet *revers transkriptase* til å produsere DNA fra sitt eget RNA. Dette DNA hefter seg så til vertcellas DNA. Baklengs-virus som inneholder DNA bruker *revers transkriptase* til å produsere nytt DNA ved hjelp av RNA som flyter rundt i vertscella. De er sjeldne, men hepatitt B-virus tilhører disse.

Bakterieklorofyll: I naturen fins bare to fotoaktive klorofyll, klorofyll a og bakterieklorofyll(er) (som opptrer i flere nærstående former). Sistnevnte fins bare i bakterieriket, men mangler i blågrønnbakteriene. Bakterier med bakterieklorofyll (som enten er fotoautotrofe eller ftoheterotrofe) anvender ikke vann som elektrondonor, men hydrogensulfid H_2S , tiosulfat $S_2O_3^{2-}$, hydrogen H_2 eller organiske forbindelser. Siden de ikke produserer oksygen og kan leve anaerobt, regner vi med at de første fotoautotrofe organismene anvendte bakterieklorofyll.

Biokjemi: Studiet av kjemiske prosesser i levende organismer.

Elektrondonor: Forbindelse som kan avgi (donere) elektroner, f.eks. vann i fotosyntesen.

Ester: Forbindelse mellom ei syre (fortrinnsvis organisk syre) og en alkohol. For eksempel gir reaksjonen mellom eddiksyre og etylalkohol, esteren etylacetat: $CH_3COOH + C_2H_5OH \rightarrow CH_3COOC_2H_5 + H_2O$ *Fettsyreestere* er estere der syra er ei *fettsyre*. I prinsippet er eddiksyre også ei fettsyre, men i biologien snakker vi helst om organiske syrer med lange karbonkjerder.

Eter: Forbindelse mellom to ulike alkoholder eller én og samme alkohol. For eksempel kan etylalkohol reagere med seg sjøl til dietyleter: $C_2H_5OH + C_2H_5OH \rightarrow C_2H_5OC_2H_5$ En *fett-alkohol* (som etylalkohol i prinsippet er) betegner helst alkoholer med lange karbonkjerder – for erkebakterienes vedkommende også forgreina.

Fysiologi: Studier av generelle prosesser i levende organismer, både fysiske og kjemiske. Deler av fysiologien grenser sterkt mot biokjemi.

Glyserol: Kalles også glyserin, en oljeaktig væske som kan løses i vann. Det er en treverdig alkohol (tre hydroksyl- OH-grupper) med formel: $CH_2OH-CHOH-CH_2OH$ Kan danne *estere* med fettsyrer, eller *etere* med fett-alkoholder.

Histoner: Basiske proteiner som binder seg til de sure fosfatgruppene i DNA. Viktig del av kromosomene hos eukaryote. Fins også assosiert med DNA i erkeriket, men ikke i bakterieriket. Tas derfor som et indisium på et nærmere slektskap mellom erkebakteriene og de eukaryote organismene.

Introns: Kalles også søppel-DNA. Dette er ikke-kodende sekvenser av DNA. På budbringer m-RNA som transkriberes fra DNA blir disse områdene fjernet av enzymer før m-RNA brukes som templat ved proteinsyntesen. Introns utgjør ofte store deler av de fleste genene hos eukaryote organismer. De fins også i noen gener hos organismer i erkeriket, men aldri i bakterieriket. Nok et indisium på et nærmere slektskap mellom erkebakteriene og de eukaryote organismene.

Kimære: Opprinnelig fra mytologien – et fabeldyr satt sammen av løve, geit og slange. I dag brukt som en noe upresis betegnelse på levende vesener som består av vev fra to eller flere organismer. Lav kan betegnes som kimære mellom sopp og alge. Vi kan også bruke betegnelsen om encellede organismer som lever sammen, f.eks. har endosymbiose med andre encellede organismer. Grensa mellom kimærer og enkeltorganismer kan da være vanskelig å trekke, jf. de ulike stadiene i endosymbioseteorien.

Kjemoautotrofi: Prosesser i levende organismer hvor energien hentes fra kjemiske red-oks-reaksjoner og karbonressursen er karbondioksid. Vanlige elementer som inngår i forbindelser som genererer energi er svovel, jern, nitrogen og hydrogen. Kjemoautotrofi kjennes bare hos prokaryote organismer.

Lipider: Fettstoffer eller fettliknende forbindelser. De er viktige i celledmembraner.

Peptidoglykan: Kalles også murein. Celleveggen hos organismene i bakterieriket, men ikke erkeriket eller de eukaryote, inneholder peptidoglykan. Det består av modifiserte sukkermolekyler som er kryssforbundet med korte polypeptidkjerder (korte proteiner).

Ultrastruktur: Finoppbygningen av celler eller deres organeller. Indre ultrastruktur studeres helst i transmisjons-elektronmikroskop. Ytre ultrastruktur kan studeres i skanning-elektronmikroskop.

kimære mellom de to prokaryotene fra hvert sitt domene. I tillegg kommer at de lovende mitokondrielløse organismene i det bortgjemte riket, i særdeleshet diplomonadene, sannsynligvis alle engang har hatt mitokondrier.

Legger vi mer vekt på biokjemi enn på ultrastruktur og bygning, mener Martin & Müller (1998) at de eukaryotes forfedre bør søkes blant metandannerne. Deres «hydrogen-hypotese» eller «mitokondrium først-hypotese» krever temmelig mye innsikt i biokjemi og stoffskiftesykluser. Jeg skal i korthet nevne at forfatterne ser for seg en symbiose mellom en anaerob, kjemoautotrof metandannende erkebakterie og en anaerob, kjemoheterotrof bakterie (figur 8). Den aktuelle erkebakterien trenger hydrogen og karbondioksid som henholdsvis energikilde og karbonressurs, mens den aktuelle bakterien avgir hydrogen og karbondioksid som avfallsprodukter når den bruker organiske forbindelser som energikilde og karbonressurs. En symbiose mellom disse to vil gi en organisme som ikke behøver fritt hydrogen (som det er lite av), men som kan få det via organisk materiale som den heterotrofe bakterien, «ur-mitokondriet», bryter ned. Denne bakterien kan utvikle seg videre til mitokondriet. Derved vil opprinnelsen til den eukaryote cella ikke kunne sees uavhengig av opprinnelsen til mitokondriet. Problemet er imidlertid når «ur-mitokondriet» skiftet fra å oppføre seg anaerobt til å bli aerobt (dvs. kan utnytte oksygen) og bli et ekte mitokondrium (figur 8). – Siste ord er øyensynlig ikke sagt, og kommer kanskje aldri til å bli sagt...

Litteratur

- Cavalier-Smith, T. 2002. The neomuran origin of archaeobacteria, the negibacterial root of the universal tree and bacterial megaclassification. 2002. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 52: 7-76.
- Bjørnstad, O.N., Finkenstädt, B.F. & Grenfell, T. 2002. Dynamics of measles epidemics: estimating scaling of transmission rates using a time series sir model. *Ecological Monographs* 72: 169-184.
- Davis, S., Begon, M., De Bruyn, L., Ageyev, V.S., Klassovskiy, N.L., Pole, S.B., Viljugrein, H., Stenseth, N.C. & Leirs, H. 2004. Predictive Thresholds for Plague in Kazakhstan. *Science* 304: 736-738.
- Furnes, H., Banerjee, N.R., Muehlenbachs, K., Staudigel, H. & de Wit, M. 2004. Early Life in Archean Pillow Lavas. *Science* 304: 578-581.
- Gaucher, E.A., Thomson, J.M., Burgan, M.F. & Benner, S.A. 2003. Inferring the palaeoenvironment of ancient bacteria on the basis of resurrected proteins. *Nature* 425: 285-288.
- Gould, S.J. (red.) 1993. *The book of life*. Eldbury Hutchinson, London.
- Gram, C. 1884. Über die isolirte Färbung der Schizomyceten in Schnitt- und Trockenpräparaten. *Fortschritte der Medizin* 2: 185-189.
- Hessen, D.O. 2003. *Gener, Gud og Gaia. Om skjebne og tilfeldighet*. Spartacus Forlag AS, Oslo.
- Hogan, J. 2004. Are nanobacteria alive or just strange crystals? *New Sci.* 22 May 2004: 6-7.
- Lake, J.A. 1983. Ribosomal evolution: The structural basis for protein synthesis in archaeobacteria, eubacteria, and eukaryotes. *Cell* 33: 318-319.
- Margulis, L., Dolan, M.F. & Guerrero, R. 2000. The chimeric eukaryote: Origin of the nucleus from the karyomastigont in amitochondriate protists. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 6954-6959.
- Margulis, L. & Sagan, D. 2002. *Acquiring Genomes. A Theory of the Origins of Species*. Basic Books, New York.
- Margulis, L. & Schwartz, K. 1997. *Five kingdoms, an illustrated guide to the phyla of life on earth*. W.H. Freeman and company, New York.
- Martin, W. & Müller, M. 1998. The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature* 392: 37-41.
- Mayr, E. 1998. Two empires or three? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95: 9720-9723.
- Niklas, K.J. 1997. *The Evolutionary Biology of Plants*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Oren, A. 1983. *Halobacterium sodomense* sp. nov., a Dead Sea Halobacterium with an extremely high magnesium requirement. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 33: 381-386.
- Rudi, K., Skulberg, O.M. & Jakobsen, K.S. 1998. Evolution of Cyanobacteria by Exchange of Genetic Material among Phyletically Related Strains. *J. Bacteriol.* 180: 3453-3461.
- Ruepp, A., Graml, W., Santos-Martinez, M.L., Koretke, K.K., Volker, C., Mewes, H.W., Frishman, D., Stocker, S., Lupas, A.N. & Baumeister, W. 2000. The genome sequence of the thermoacidophilic scavenger *Thermoplasma acidophilum*. *Nature* 407: 508-513.
- Searcy, D.G., Stein, D.E. & Searcy, K.B. 1981. A mycoplasma-like Archaeobacterium possibly related to the nucleus and cytoplasm of eukaryotic cells. *Ann. New York Acad. Sci.* 361: 312-321.
- Stoeckenius, W. & Bogomolni, R.A. 1982. Bacteriorhodopsin and related pigments of halobacteria. *Ann. Rev. Biochem.* 51: 587-616.

To sære, to mangfoldige og ett gult...

Klaus Høiland

Biologisk institutt, PB 1066 Blindern, NO-0318 Oslo
 klaus.hoiland@bio.uio.no

I denne og de neste to artiklene skal vi se på de eukaryote rikene. Vi starter med de rikene der *samtlig*e organismer ville blitt betraktet som *protister* i henhold til femrike-systemet. Her finner vi grupper som omfatter tradisjonelle urdyr (eller protozoer) og alger – og i tilfelle sistnevnte alltid med *sekundær* eller til og med *tertiær* plastid (figur 1). Rock'n roll-fenomenet gjør seg imidlertid sterkt gjeldende, og slett ikke alt har falt på plass ennå. Siste ord er fremdeles ikke sagt – og jeg tror det blir lenge til... Derfor bør framstillingen nedafor betraktes som provisorisk og foreløpig, sjøl om grunntrekkene kanskje er noenlunde klare.

Det bortgjemte riket – Archezoa

Er dette eukaryotenes «Sjuende far i huset» eller er det heller eukaryotenes «Johan uten land»? Med andre ord: er det her vi finner de gjenlevende restene av eukaryotenes opprinnelse, eller svinner dette riket inn til omtrent ingenting ettersom forskningen skrider framover? Archezoa ble opprettet av Cavalier-Smith (1983) for å dekke ei rekke underlige eukaryote organismer som mangler mange egenskaper som nettopp forbindes med disse. Særlig ble det lagt vekt på at man ikke kunne observere mitokondrier – og legg merke til at jeg skriver *observere*! Mangelen på mitokondrier (iallfall funksjonsdyktige sådanne) gjør at de lever anaerobt (uten oksygen) og har gjæringsstoffsifte. Archezoa, som jeg har valgt å kalle «det bortgjemte riket», inneholdt i følge Cavalier-Smith (1983) disse rekkene: diplomonader (Diplomonadea), parabasalider (Parabasalea), mikrosporider (Microsporidia) og archamøber (Archamoebae). Diplomnadene og parabasalidene er heterotrofe, dyreliknende flagellater. Begge lever som parasitter i dyr, sistnevnte også som mutualister i tarmen til insekter, særlig termitter, hvor de bryter ned cellulose til enkle karbohydrater som de sjøl og insektene kan fordøye (f.eks. *Trichomonas*, *Trichonympha*, *Joenia*). Mikrosporider er ørsmå, dyreliknende organismer som lever som parasitter inni celler både hos virveldyr og virvelløse dyr. Archamøber

lever både som parasitter (kan forårsake amøbedysenteri) og ute i det fri.

Organismene i det bortgjemte riket har tiltrukket seg interesse som håpefulle kandidater til de tidligste eukaryotene. I følge den klassiske mitokondriehypotesen (Taylor 1999), skal de første eukaryotene ha manglet mitokondrier og levd anaerobt. Tar vi utgangspunkt i *Thermoplasma*-spirochaet-hypotesen til Margulis og medarbeidere vil produktet her bli en mitokondrieløs organisme som likner en representant for det bortgjemte riket, særlig en av diplomonadene eller parabasalidene. De første genetiske undersøkelsene viste også at alle de nevnte rekkene sto helt basalt i forhold til de andre eukaryotene (Klaveness 1994, Kumar & Rzhetsky 1996, Keeling 1998, Roger 1999, Taylor 1999). Imidlertid viser nyere studier at samtlige organismer i det bortgjemte riket inneholder gener som må ha vært ervervet fra et mitokondrium – med andre ord, sjøl om de ikke har mitokondrier i dag, har de iallfall hatt det (Keeling 1998, Roger 1999).

De første frafalne var archamøbene, med f.eks. dysenteriamøben *Entamoeba histolytica*. Disse viste seg å inneholde ikke bare gener, men også enzymer typisk for mitokondrier. Konklusjonen er at mitokondriene her er redusert (Keeling 1998, Roger 1999). Archamøbene ble derfor flyttet over til det slimete riket (Amoebozoa), hvor de ut fra sitt øvrige utseende naturlig hører hjemme (Roger 1999).

Neste brikke som falt var mikrosporidene. Dette er ytterst spesialiserte intracellulære parasitter i dyr. De har vandret rundt omkring i systemet inntil de tidligste DNA-analysene (basert på SSU) plasserte dem i det bortgjemte riket, basalt i systemet (Klaveness 1994, Roger 1999). Bruk av mer avanserte dataprogram og flere ulike genetiske markører har imidlertid konstruert fylogenetiske trær som plasserer mikrosporidene i soppriket (Keeling 1998, Hirt et al. 1999, Roger 1999, Keeling et al. 2000). Sannsynligvis står de nærmest koplingssoppene (Zygomycota) (Keeling 2003), men de har gjennomgått så mange reduksjoner og spesialiseringer at de har trådt ut av rollen som sopp (Keeling 1998). De har ikke hyfer, og mitokondriene er redusert (Roger & Silberman 2002). Det eneste stadiet som kan overleve utafor ei celle, er sporene. Disse er omgitt av en tjukk dobbeltvegg av kitin og protein. Inni cytoplasma ligger et oppkveilet «prosjektill» som oppfører seg som noe midt i mellom en harpun og ei kanyle. Når sporen kommer i berøring med en høvelig vert, krenge

prosjektet ut, gjennombrer cellemembranen og tømmer sitt eget cytoplasma i vertens cytoplasma. Her lever parasitten som en amøbe, deler seg og produserer nye sporer.

Etter at både archamøbene og mikrosporidene var kastet ut, sto de to flagellatrekkene igjen. Så viste det seg at man fant noen mitokondrielliknende organeller i noen av parabasalidene (f.eks. *Trichomonas vaginalis*, som kan leve i menneskets vagina), såkalte *hydrogenosomer* (Keeling 1998, Roger 1999). Disse fungerer anaerobt og produserer karbondioksid, hydrogen og acetat (Roger 1999). Trass en besnærende biokjemisk likhet med «ur-mitokondriet» i hydrogen-hypotesen til Martin & Müller (1998), regner vi med at hydrogenosomet er oppstått ved reduksjon av et normalt mitokondrium (Keeling 1998, Roger 1999). Sutak et al. (2004) hevder, basert på biokjemiske undersøkelser, at mitokondrier og hydrogenosomer har felles opprinnelse. Likevel – parabasalidene står fortsatt isolert og basalt blant eukaryotene (Roger 1999, Baldauf 2003), så døra står kanskje ennå på gløtt...?

Siste skanse var diplomonadene (figur 2). Den mest berømte er tarmflagellaten *Giardia lamblia*, en underlig dobbeltkjernet skapning (som ser ut som et ansikt med briller, og som er den mikroorganismen som best oppfyller utseendet til 1600-tallets postulerte «homunculi», miniartyrmennesker som bare kunne sees i mikroskop). – Men uansett hvor interessant og morsom denne organismen er for oss biologer, så er den en notorisk parasitt som finner seg vel til rette i tarmen, særlig hos barn og ungdom (backpackernes sjukdom), der den kan forårsake kraftig diaré og oppblåst mage. – *Giardia* holdt lengst på mitokondriene sine, men måtte gi tapt etter at man fant både gener som har mitokondrie-opprinnelse (Roger 1999) og noen ørsmå organeller som nærmest må tolkes som rest-mitokondrier (Tovar et al. 2003). Men *Giardia lamblia* står fortsatt nederst eller iallfall langt nede på treet til eukaryotene (Roger 1999, Baldauf 2003, Caetano-Anolles 2003).

Konklusjonen må bli: (1) Alle organismene som har vært ført til det bortgjemte riket har hatt mitokondrier. (2) Bare parabasalidene og diplomonadene fortjener (om enn inntil videre) plass i dette riket. (3) Disse to rekkene står fremdeles isolert og basalt blant de eukaryote organismene. Tida vil vise om de fortsatt fortjener plass i hornet på veggen som Sjuende far i eukaryotenes hus, eller om de vil lide skjebnen til Johan uten land...

Diskoriket – Discicristata (eller Euglenozoa)

Karakteristisk for organismene i dette riket (figur 2) er at mitokondriene har diskoide cristae (Margulis & Schwartz 1997, Taylor 1999, Stechmann & Cavalier-Smith 2002, Baldauf 2003). Det vil si at skilleveggene har diskos- eller skiveformete utposninger. Disse kan lett sees i elektronmikroskopet. Riket synes å være godt understøttet av de molekylære karakterene (f.eks. Baldauf et al. 2000, Baldauf 2003). Mye tyder på at diskoriket og det bortgjemte riket (redusert til diplomonadene og parabasalidene) er i slekt, om enn fjernt. De har nokså sammenfallende cellebygning, f.eks. ikke cellevegg, men ofte celleskjelett og en dyp fure (excavat) på buksida. Seksuell aktivitet er ikke påvist i noen av dem. I følge mitokondriehypotesen om eukaryotenes fylogeni representerer diskoriket de mest primitive eukaryotene med mitokondrier (se Klaveness 1994). Etter at mitokondrielliknende strukturer også er funnet i det bortgjemte riket, kan man kanskje like godt hevde at sistnevnte har utvikla seg fra organismer i diskoriket der mitokondriene er blitt redusert (Stechmann & Cavalier-Smith 2002). Baldauf (2003) setter disse to rikene som søstergrupper, men antyder likevel at det bortgjemte riket er mer opprinnelig. Stechmann & Cavalier-Smith (2002), Cavalier-Smith (2003), Cavalier-Smith & Chao (2003) forener dem i et overordnet «rike», Excavata (oppkalt etter furen på undersida av cella) (figur 3). Diskorikets tre viktigste rekker er: øyealger (Euglenophyta), kinetoplastider (Kinetoplasta) og acrasider (Acrasiomycota) (de latinske navna varierer riktignok mellom ulike forfattere – her, som hos andre grupper av protister).

Øyealgene (med *Euglena* som viktig representant) (figur 2) er planteflagellater med grønn plastide som har klorofyll a og b. Denne plastiden er ervervet sekundært fra en grønnalge (Delwiche 1999). Øyealgene har fått sitt norske navn på grunn av en rød, lysfølsom øyeflekk nær flagellene. (Dette norske navnet er ikke særlig entydig, også ubeslektete flagellater – f.eks. fureflagellater og grønnalger på flagellatstadiet – kan ha øyeflekk.) Flagellene (vanligvis én lang og én meget kort) sitter i ei svelgformet grop.

Kinetoplastidene er dyreflagellater som har fått sitt navn på grunn av et spesielt skiveformet DNA-organell, en *kinetoplast*, inni et stort mitokondrium (Simpson et al. 2002). Dette hjelper til ved bevegelser. Noen er frittlevende (f.eks. *Bodo*), andre er parasittiske. Mest beryktet av parasittene er *Try-*

panosoma (figur 2) som forårsaker sovesjuka (overføres til blodet ved stikk av fluer) og *Leishmania* som gir tropesjukdommene kala-azar og dum-dum-feber, med mange ubehagelige symptomer, f.eks. dype sår, blødende utslett og skade på lever og milt. Siste nytt er at man nå har funnet gener hos både *Trypanosoma* og *Leishmania* som opprinnelig stammer fra plastider – med andre ord; de har en alge-fortid tilsvarende ei annen gruppe beryktete parasitter, sporedyra (Apicomplexa) (Hannaert et al. 2003). Hos dagens kinetoplastider er imidlertid selve plastiden forsvunnet i motsetning til hos sporedyra. Men erkjennelsen at disse organismene har hatt plastider, betyr at evolusjonen sannsynligvis har gått fra fotoautotrofe øyealger til heterotrofe kinetoplastider – ikke omvendt (Hannaert et al. 2003).

Øyealgene og kinetoplastidene danner ei klar monofyletisk gruppe (Simpson et al. 2002, Hannaert et al. 2003). Noe fjernere slektninger er en del amøbeliknende organismer der acrasidene (Acrasidomycota) er de viktigste. Disse er slimsopp-liknende og har plasmodier som består av kolonier av enkeltceller. De likner sterkt på ei annen, men totalt ubeslektet slimsopp-liknende gruppe, dictyostelidene (i det slimete riket) – nok et eksempel på konvergens og polyfyli (se Wesenberg 2003). Som vi derfor ser, inneholder det lille diskoriket organismer som tidligere ville vært klassifisert som henholdsvis planter, dyr og sopp.

Ei vanskelig plasserbar gruppe er jakobidene (*Jakoba*). Dette er små, fargeløse flagellater som har likhetstrekk med basale eukaryoter som diplomonader, parasbasalider og øyealger, og som har mitokondrier med DNA som likner på det vi finner i de bakteriene som antas å stå nærmest opphavet til disse (Edgcomb et al. 2001). Fylogener basert på ulike genetiske markører indikerer at gruppa ikke er monofyletisk, om enn basal. Baldauf (2003) og Cavalier-Smith (2003) plasserer den helt nederst på greina som fører til diskoriket.

Urdyrriket – Cercozoa (eller Rhizaria)

I femrike-systemet delte man protistriket i tre funksjonelle grupper: alger (planteprotister), urdyr (dyreprotister eller protozoer) og sopp-protister. Etter hvert som algene, urdyra og sopp-protistene nå finner sin mer eller mindre rettmessige plass i de nye rikene, sitter vi stadig igjen med en del «rest-protister». Flertallet tilhører urdyra og omfatter blant annet filose amøber (Filosae) (amøber med tynne

pseudopodier), cercomonader (Cercomonadida) (frittlevende dyreflagellater), poredyr (Foraminifera) (organismer i sneglehusliknende skall av kalk og som gjennom fine porer i skallet sender ut trådtynne pseudopodier), stråledyr (Radiolaria) (organismer med et indre skall av kisel og som sender ut tynne stråleformete pseudopodier), soldyr (Heliozoa) (runde organismer uten skall og med stive pseudopodier som stråler ut) og Xenophyophora (mystiske monster-urdyr på store havdyp – 500 til over 8000 m – som kan bli opptil 25 cm i diameter og har skall som inneholder mye bariumsulfat, samt inkorporerte fragmenter av fremmed materiale som slampartikler, sandkorn, kiselalgeskall og andre skall, rester av svamper osv.). I tillegg kommer «amøbealgene» (Chlorarachniophyta) som har plastider som opprinnelig har vært en grønnalge (klorofyll a og b) (Delwiche 1999), og klumprotsoppene (Plasmodiophoromycota) som er slimsopp-liknende intracellulære parasitter i planter (klumprot *Plasmodiophora brassicae* på kål er den mest kjente). Alle disse organismene har vært en pest og en plage for biologer som streber etter å få alt på sin rette plass – og de har tidvis vært dumpet sammen med slimsopper, archamøber, andre amøber og dyreflagellater i søppelsekken Protozoa («urdyr») (se Høiland 2001). Slike søppelsekker kan imidlertid ikke stå lenge før de stinker og krever handling. Ikke minst fordi dette dreier seg om økologisk meget viktige organismer. Stråledyra utgjør store deler av havets dyreplankton. Det samme gjør poredyra, som i tillegg er en viktig komponent i livet på havdypene. Poredyra var særlig tallrike i perioden kritt, og kritt-klippene ved Dover og Møens klint er oppbygd av skall fra utdødde poredyr (det som ikke er skall fra kalkflagellater). Faktisk har de bidratt mer til jordskorpas oppbygning enn alle andre organisme-grupper til sammen! De er også viktige ledefossiler ved studier av boreprøver fra havbunnen med tanke på å finne oljeførende lag. Cavalier-Smith (1998) samlet de filose amøbene, cercomonadene, «amøbealgene» og klumprotsoppene i gruppa Cercozoa. Seinere ble poredyra også ført hit (Keeling 2001), på bakgrunn av analyser av protein-kodende gener. De gåtefulle Xenophyophora viser seg å være kjempestore poredyr (Pawlowski et al. 2003). Det nyeste tilskuddet er stråledyra, som er noe fjernere i slekt (Baldauf 2003). Problem-gruppa er soldyra. Ved første øyekast kan de minne om nakne stråledyr, og de blir ofte plassert i nærheten av disse (Margulis & Schwartz 1997). Dette er sannsynligvis feil, og soldyra er foreløpig ei u-

plassert og trolig polyfyletisk gruppe (Cavalier-Smith & Chao 2003, Hausmann et al. 2003, Stechmann & Cavalier-Smith 2003). Tida vil vise om noen av dem kan føres til Cercozoa.

Urdyrriket (Cerczoa eller Rhizaria) slik det framstår i dag er først og fremst holdt sammen av genetiske, ikke morfologiske eller anatomiske karakterer. De er, som Keeling (2001) skriver, ei formidabel gruppe av eukaryoter som omfatter et vidt spekter av organismer og som inkluderer de mest vanlige ikke-fotosyntetiserende amøbene, flagellatene og amøbeflagellatene. Det er ikke overraskende at det er ekstremt vanskelig å si eksakt hvordan de passer inn i det generelle bildet av eukaryotenes evolusjon siden de oppviser liten genetisk likhet med andre eukaryoter. Keeling skriver videre at de morfologiske karakterene er uklare, siden de enten også fins i andre eukaryoter, eller de er ikke universelle for alle representantene i riket. Høyst sannsynlig dreier det seg om ei svært gammel og isolert utviklingslinje som først og fremst spesialiserte seg i retning dyreprotister, og med store evolusjonære tyngdepunkt i havets plankton.

Stechmann & Cavalier-Smith (2002, 2003), Cavalier-Smith (2003) og Cavalier-Smith & Chao 2003 lar urdyrriket (Cerczoa) være søstergruppe til paret det bortgjemte riket (Archezoa) og diskoriket (Discicristata). Deres system ser noenlunde slik ut (figur 3): det bortgjemte riket og diskoriket forenes i gruppa Excavata (som i min oppfatning vil være et overrike); Excavata forenes så med urdyrriket til Cabozoa (som da nærmest må kalles et superrike). – Vel, vel...

Alveolatriket – Alveolata

Endelig kommer vi til et velkarakterisert rike! Alveolatene (figur 5) har fått sitt navn på grunn av at cellene har noen avflatete blærer under cellemembranen (cortical alveoli). Videre har de alle mitokondrier med rørformete cristae. Genetiske, så vel som morfologiske og ultrastrukturelle egenskaper viser klart at vi her står foran ei godt avgrenset gruppe (f.eks. Cavalier-Smith 1998, Baldauf et al. 2000, Tengs et al. 2000, Stechmann & Cavalier-Smith 2002, Baldauf 2003, Hausmann et al. 2003). Men til tross for dette omfatter alveolatene organismer som ellers er svært så mangfoldige. Tidligere ble de klassifisert dels som alger, dels som urdyr og dels som noe midt imellom. Tre markante rekker peker seg ut: Flimmerdyr, fureflagellater og sporedyr.

Flimmerdyra (Ciliophora) oppfører seg fullstendig som dyr. Om de har hatt plastider, er de blitt borte for svært lenge siden (Hackett et al. 2004). Av alle encellede organismer er disse de mest kompliserte vi kjenner til. Ja, noen av dem overgår flercellede ekte dyr i samme størrelse. Cellene er dekket av flimmerhår (cilier) som brukes til retningsbestemt bevegelse. De har «munn», «svelg», «analåpning», celleskjelett og pulserende vakuoler. De er unike ved å ha to forskjellige kjerner, én stor og én liten (hos diplomonadene er kjernene like). De fleste lever i ferskvann og kan lett sees i lysmikroskop med liten forstørrelse (f.eks. fra bunnslammet i et akvarium). Karakteristiske er tøffeldyr *Paramecium*, trompetdyr *Stentor*, klokkedyr *Vorticella* og «rovdiret» *Stylonychia* (protistenes ulv). – Flimmerdyra var de første mikroskopiske organismene som menneskene så (figur 5). I oktober 1676 skrev mikroskopkoppioneren Antony van Leeuwenhoek (1632–1723) i et brev til Royal Society i London: «9. juni, etter tidlig om morgenen å ha fått tak i noe regnvann i ei skål ... og eksponert denne for luft... Jeg hadde ikke tanke om at jeg skulle oppdage noen levende skapninger i dette; likevel ved å studere dette med stor oppmerksomhet, kunne jeg med beundring observere tusen av dem i ei dråpe vann, som var av den minste type jeg hadde sett hittil.» (Finlay & Esteban 2001). En bragd som plasserer flimmerdyra i samme vitenskapelige selskap som Jupiters fire store måner, oppdaget av Galileo Galilei 66 år tidligere, men som dessverre er på langt nær så kjent.

Fureflagellatene (Dinoflagellatae) er ei paradoksal gruppe på mange måter. Navnet kommer av at cellene har en langsgående og en tversgående fure. Der disse to furene møtes, sitter to flageller. Flagellen som sitter i cellas lengderetning brukes til bevegelse framover. Flagellen som sitter langs tverrfuren gjør at cella roterer. Cellene er enten nakne eller dekket av et cellulosepanser. De kan oppføre seg som planter og være fotoautotrofe, andre kan oppføre seg som dyr og være heterotrofe (med indre fordøyelse), og atter andre kan oppføre seg som både dyr og planter og være miksotrofe, dvs. «velge» den levemåten som passer best i øyeblikket (være plante i lys og dårlig tilgang på organisk næring, og være dyr i mørket og med god tilgang på organisk næring). Jeg har tidligere nevnt at fureflagellatene er mestere til å erverve plastider, ja, deres diversitet på denne fronten overgår alle andre eukaryote organismer (Hackett et al. 2004). Bare for å rekapitulere (etter

Delwiche 1999, Tengs et al. 2000, Hackett et al. 2004):

1) Medfødt sekundær plastide som opprinnelig har vært rødalge (Rhodophyta) og som inneholder klorofyll a og c og peridinin.

2) Medfødt sekundær plastide som opprinnelig har vært grønnalge (Chlorophyta) eller kanskje helst olivengrønnalge (Prasinophyta) og som inneholder klorofyll a og b og karoten.

3) Medfødt tertiær plastide som opprinnelig har vært svøpeflagellat (Haptophyta) og som inneholder klorofyll a og c og fucoxantin.

4) Kleptokloroplast som kommer fra en slukt kiselalge (Bacillariophyta) – klorofyll a og c.

5) Kleptokloroplast som kommer fra en slukt svelgflagellat (Cryptophyta) – klorofyll a og c og fykobiliner.

De fureflagellatene som oppfører seg som alger, er viktige både i havets og ferskvannets plankton. Mange har evne til bioluminescens, dvs. at de er sjølysende under visse forhold. Dette er årsaken til morild. *Noctiluca scintillans*, som oppfører seg som et dyr og kan bli 2 mm stor, er en av de viktigste morildorganismene (Thronsen & Eikrem 2001). Enkelte (men færre enn man kan få inntrykk av) utskiller toksiner og kan forgifte skjell eller drepe fisk. Rødt tidevann (red tide) skyldes masseoppblomstring av fureflagellater, som kan være giftige (figur 5). Dette er omtalt allerede i Bibelen ved israelittenes utgang fra Egypt. I 2M 7, 20–21 står: «Moses og Aron gjorde som Herren hadde befalt. Han løftet staven og slo på vannet i elva mens de så på det, både Farao og hans tjenere. Da ble alt vannet i elva til blod. / Fisken i Nilen døde og elva luktet ille, så egypterne ikke kunne drikke vannet. Og det var blod i hele landet Egypt.» Denne beretningen, skrevet ca. 1700 f.Kr., regnes som verdens første omtale av fureflagellater, og mikroorganismer i det hele tatt. Herostratisk kjendisstatus har den dyriske *Pfiesteria piscicida*, som har gjort seg gjeldende i farvannene ved det østlige USA, men som forekommer i de fleste brakkevannspåvirkte havbasseng, også i Norge. Organismen som ofte går under navnene «The Phantom of the Sea» eller «The Cell from Hell», er ikke fullt så farlig som sitt rykte. Den ble første gang oppdaget i 1988, og straks betraktet som verdens kanskje giftigste organisme (se Kaiser 2002). Nå er dette betraktelig avdramatisert, men *Pfiesteria* kan angripe og drepe fisk, særlig fisk i stim. Det rareste er at den har en livssyklus med 24 ulike stadier. Om alle disse stadiene er like reelle, er vel tvilsomt, men den har iallfall sta-

dier som flagellat, cyste og amøbe. Det er flere internettsider om *Pfiesteria*; f.eks. <http://www.epa.gov/OWOW/estuaries/pfiesteria/>, som inneholder mye informasjon.

Sporedyra (Apicomplexa), eller rettere sagt rest-sporedyra etter at mikrosporidene og noen mindre grupper er blitt tatt ut av det man opprinnelig kalte Sporozoa, er urdyrliknende organismer som lever som parasitter i både virvelløse dyr og virveldyr. Det moderne latinske navnet kommer av at den ene enden av cella er forsynt med et «apikalt kompleks», et karakteristisk arrangement av fibriller, tubuli og vakuoler (Margulis & Schwartz 1997). Det norske og det gamle latinske navnet sikter til at organismene produserer kjønnete *sporozoiter* og ukjønnete *merozoiter*, som sprer parasittene i verten eller mellom vertene og som minner om sporer hos planter, alger eller sopper. Mange har kompliserte livssykluser, f.eks. malariaparasittene *Plasmodium* spp. – våre verste masse mordere nest HIV, over 1 million dør hvert år av malaria (Kahl 2003). Den veksler mellom malariamygg *Anopheles* og menneske. Når myggen stikker et menneske, kommer en haploid sporozoit inn i blodet. Herfra trenger den inn i en levercelle hvor organismen kapsler seg inn og begynner å produsere merozoiter som går ut i blodbanen. En merozoit trenger seg inn i et rødt blodlegeme og utvikler seg til en trofozoit som ernærer seg av hemoglobinet (figur 5). Trofozoiten deler seg til flere merozoiter som til slutt sprenger blodlegemet. Flere blodlegemer sprenges synkront. De nye merozoitene trenger inn i nye blodlegemer, og runddans er i gang. Ved hver synkron sprenging av blodlegemene oppstår feber, alt etter hvilken *Plasmodium*-art som har angrepet. – *Plasmodium vivax* gir tredjedagsfeber, *P. malariae* fjerdedagsfeber og *P. falciparum* kontinuerlig feber (farligst). – Etter en del sykler utvikler merozoitene seg til hunlige og hanlige kjønnsceller. Dersom disse blir sugd opp av en ny malariamygg, parer de seg i tarmen. Den befruktete, diploide, cella vandrer over i myggens tarmvegg og omgjør seg til en hardfør cyste. Cysten danner sporozoiter etter reduksjonsdeling og påfølgende vanlig deling. Disse vandrer til myggens spyttkjertler og venter på neste gangen den stikker et menneske. Innviklet? – Vel, malariaparasittene finner ut av det – dessverre for oss! Ikke alle vet at Linné tok sin doktorgrad på en avhandling om malaria – «Hypothesis nova de Febrium intermittentium causa». Dette gjorde han i Harderwijk i Nederland i 1735, noe som ga ham rett til å undervise medisin og praktisere som lege (Hes-

sen 2000). Riktignok kjente Linné ikke noe til malariparasittene. Han hevdet at sjukdommen skyldtes at drikkevannet inneholdt leirpartikler som blokkerte blodårene og derved forårsaket feberen. – Sjøl Linné kunne altså ta grundig feil, men han er ikke den eneste vitenskapelige «kanon» som har snublet på startsstreken.

Det er ikke størrelsen det kommer an på: Malariparasittene gikk for å være både verdens minste og verdens farligste dyr. Men det var den gang da zoologi var zoologi og botanikk botanikk. Nå måtte vi vel ha sagt plante... For, som nevnt tidligere, sporedyra inneholder en plastide som sannsynligvis stammer fra en endosymbiotisk grønnalge (Köhler et al. 1997, Høiland & Klaveness 1998, Delwiche 1999). Plastiden inneholder ikke klorofyll, og noen fotosyntese er det heller ikke snakk om slik sporedyra lever (f.eks. inni blodlegemer). Men plastiden er likevel livsnødvendig, og ei lovende skyteskive for framtidens malariamedisiner.

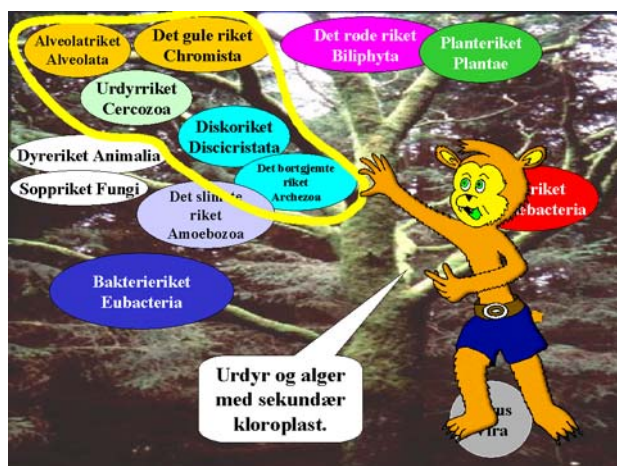
Sporedyr og fureflagellater er søstergrupper (Tengs et al. 2000, Baldauf 2003), og førstnevnte kan ha utvikla seg fra fureflagellater som valgte parasittisme som leveveg. Flimmerdyra er søstergruppe til linja som gir både fureflagellater og sporedyr (Tengs et al. 2000, Baldauf 2003).

Det gule riket – Chromista

Hittil har organismene ligget i utkanten av hva som kan sies å være botanikk. De tidligere omtalte prokaryote rikene ble tatt ut av botanikkfaget i 1970-åra – med et praktisk unntak for blågrønnbakteriene, siden de har normal plante-fotosyntese og inngår som komponent i vegetasjon både til lands og vanns. Det bortgjemte riket inneholder ingen ting som kan forsvares som botanikk. I diskoriket har vi bare øyealgene, i urdyrriket «amøbealgene», og i alveolatriket fureflagellatene (at sporedyra har en evolusjonær fortid som alger, er en moderne erkjennelse som neppe kommer til å få betydning for faget botanikk). Helt annerledes er det med det gule riket (Chromista) (Cavalier-Smith 1986). Hovedbølet av organismene her er alger (figur 6). Og hvis de ikke er alger, ja, da oppfører de seg oftest som sopper (figur 6). Dyreliknende former er i sterkt mindretall. Med andre ord, faget botanikk er tydelig nærværende. Riket er dessuten det største og mest varierte av alle rikene som kun omfatter organismer femrike-systemet ville ha klassifisert som protister. Det gule riket består av tre distinkte grupper, som gjerne kan kalles underriker: svelgflagellater (Cryptophyta), svøpeflagellater (Haptophyta) og stramenopiler (Stramenopila el-

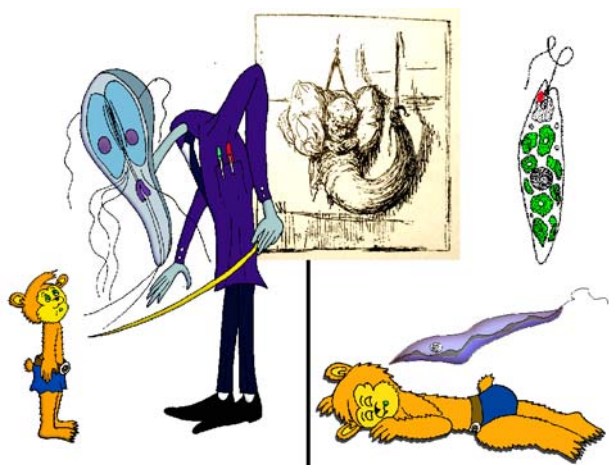
ler Heterokonta) (Hausmann et al 2003). Slektskapet mellom disse tre gruppene er forvirrende. Baserer vi fylogenen på DNA som koder for den lille subenheten av det ribosomale RNA (SSU-DNA) hentet fra cellekjernen, er de lite i slekt. Stramenopilene danner søstergruppe til alveolatriket, svøpeflagellatene søstergruppe til gruppa som omfatter stramenopilene og alveolatriket, og svelgflagellatene danner søstergruppe til «blåalgene» (Glaucophyta) (Tengs et al. 2000). Baserer vi derimot fylogenen på det tilsvarende SSU-DNA hentet fra plastiden, blir slektskapet tydelig. Stramenopilene og svøpeflagellatene er søstergrupper, og svelgflagellatene søstergruppe til paret stramenopiler/svøpeflagellater (Tengs et al. 2000, Yoon et al. 2002) (figur 7). Vi må med andre ord velge om vi vil følge fylogenen basert på kjernens eller plastidens DNA. Det synes som om de fleste moderne forfatterne velger siste alternativ (se Stechmann & Cavalier-Smith 2002, 2003, Baldauf 2003, Cavalier-Smith & Chao 2003, Hausmann et al. 2003). Dette virker mest fornuftig: Samtlige fotoautotrofe organismer som tilhører det gule riket har sekundære plastider som inneholder klorofyll a og c, og som opprinnelig har vært rødalger (Delwiche 1999, Tengs et al. 2000).

Svelgflagellatene (Cryptophyta) er både underrike og rekke. Alle er encellede flagellater med to foroverrettete hårete flageller (flimmerflageller), mitokondrier med flate cristae og ei svelgformet grop der flagellene sitter (Klaveness 1994, Margulis & Schwartz 1997, Taylor 1999) (figur 7). Systematisk har de vandret rundt omkring i systemet. Klaveness (1994), som følger mitokondriehypotesen, setter dem nær de andre rikene med flate cristae, dvs. det røde riket, planteriket, dyreriket og soppriket. Men bortsett fra mitokondriene har svelgflagellatene mange karakterer som peker i retning det gule riket, f.eks. hårete flageller og sekundær plastide med opprinnelse i rødalgene (Tengs et al. 2000, Stechmann & Cavalier-Smith 2002, Baldauf 2003). Plastiden inneholder klorofyll a og c, fykobiliner og karotenoider, samt en redusert rest av den opprinnelige kjernen, en nukleomorf (Delwiche 1999, Tengs et al. 2000). I det gule riket er det kun svelgflagellatene som har plastider som inneholder fykobiliner og nukleomorf – så her er rødalgeopphavet tydelig. Hos de andre er dette redusert. Svelgflagellatene opptrer som plantoplankton i salt- og ferskvann. Masseoppblomstring kan gi usmak på drikkevann. Det fins også noen heterotrofe, dyreliknende former uten plastider. Disse opptar føde gjennom svelget.



Figur 1 (øverst). Artikkelens organismer ville alle blitt karakterisert som protister i femrike-systemet. De omfatter det bortgjemte riket (Archezoa), diskoriket (Discicristata), urdyrriket (Cerczoa), alveolatriket (Alveolata) og det gule riket (Chromista). De tre første rikene er muligens fjernt i slekt med hverandre; de to siste rikene utgjør derimot ei relativt klar monofyletisk gruppe. (Tegning, fotografi og arrangement, Klaus Høiland.)

Figur 2 (nederst). Det bortgjemte riket (Archezoa) til venstre og diskoriket (Discicristata) til høyre. Det bortgjemte riket er gjerne blitt sett på som eukaryotenes «Sjuende far i huset», spesielt diplomonadene, her representert ved tarmflagellaten *Giardia lamblia*, som prøver å lære Snutetute ei lekse om eukaryotenes opphav. Imidlertid har nyere forskning vist at alle organismene i det bortgjemte riket sannsynligvis engang har hatt mitokondrier, så om de fortjener plassen i hornet på veggen er noe uvisst. Diskorikets to mest kjente representanter er øyealgen *Euglena* med sekundære plastider som stammer fra grønnalger, og sovesjukesparasitten *Trypanosoma*. Sistnevnte mangler plastider. I eldre lærebøker ble disse to nærstående organismegruppene, øyealger (Euglenophyta) og kinetoplastider (Kinetoplasta), regnet til henholdsvis botanikk og zoologi. (Tegninger og arrangement, Klaus Høiland, unntatt Erik Werenskiolds tegning av Sjuende far i huset.)

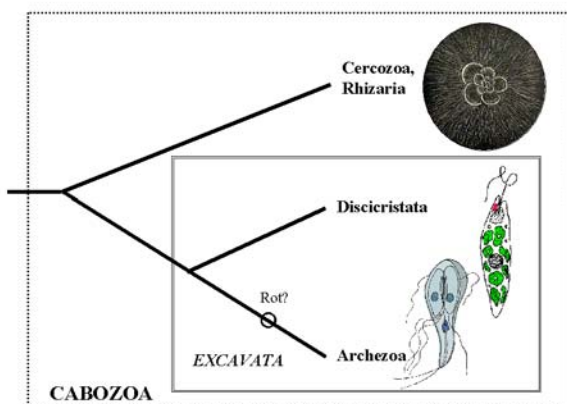


Figur 3 (neste side øverst). Slik tenker Cavalier-Smith og medarbeidere seg slektskapet mellom det bortgjemte riket (Archezoa), diskoriket (Discicristata) og urdyrriket (Cerczoa). Ei mulig rot til de eukaryote organismene er antydnet på greina til det bortgjemte riket.

Svøpeflagellatene (Haptophyta eller Prymnesiophyta) er også både underrike og rekke. Det er encellede flagellater med to foroverrettete glatte flageller (piskeflageller) og et svøpeformet vedheng, *haptoneuma*, som sitter mellom flagellene (og som har gitt både det norske og latinske navnet) (Margulis & Schwartz 1997) (figur 7). Mitokondriene har rørformete cristae (Klaveness 1994, Taylor 1999). Alle inneholder plastider med klorofyll a og c og gule karotenoider, men mangler fykobiliner og nukleomorf, og de er så og si identiske med plastidene i fotoautotrofe stramenopiler (Delwiche 1999, Tengs et al. 2000, Yoon et al. 2002). Nesten alle danner planteplankton i havet, sjøl om noen få ferskvannsformer fins. De mest kjente er kalkflagellatene (Coccolithophorales). Cellene

er dekket med små kalkplater som har et sinnrikt mønster som varierer mellom artene (studeres best i skanning-elektronmikroskop – er meget vakre). De fleste danner plankton i varmere hav (figur 6). *Emiliania huxleyi* er vanlig i alle farvann (Throndsen & Eikrem 2001), unntatt rundt polene. Den kan gi vannet en blakkert farge; turkisgrønt til nesten melkehvitt. Lik poredyra (Foraminifera) bygger kalkflagellatene land, og klippene ved Møens klint og Dover består også av skall fra disse. Mange av svøpeflagellatene er ikke dekket av kalkskall. Dette gjelder f.eks. den herostratisk berømte *Chrysochromulina polylepis* som opptrådte i massebestand i sør-norske farvann våren 1988 og forgiftet fisk og andre sjødyr (Dahl et al. 1989). Aviser og TV fråtset i algekatastrofer og giftalger. Men

Figur 4 (i midten). Urdyrriket (Cercozoa) framstår som ei noe rotet samling av organismer som først og fremst opererer som encellede dyr, gjerne i plankton. Den viktigste gruppa er poredyra (Foraminifera), som er meget tallrike i havets dyreplankton, men også på havbunnen. I forhistoriske tider, spesielt i kritt, dannet deres kalkskall kjempestore avleiringer som i dag utgjør en vesentlig masse av krittklippene ved f.eks. Dover og Møens klint. Øverst til venstre er poredyret *Globigerina*, til høyre Møens klint. Nederst til venstre er kålrot angrepet av klumprot *Plasmodiophora brassicae*, en slimoppplukkende organisme som slutter seg til urdyrriket. Stråledyr (Radiolaria) har et indre skall av kisel og er også viktige i havets dyreplankton. Til venstre for kumprota er stråledyret *Lamprocyclus maritilis*. (Tegning og fotografier, Klaus Høiland, nntatt poredyret som er fra Alfred Brehm, Dyrenes liv, Gyldendal Norsk Forlag, 1929, og stråledyret som er fra <http://www.radiolaria.org/>).



Figur 5 (nederst). Alveolatriket (Alveolata) er både et velkarakterisert og mangfoldig rike. Det omfatter tre viktige rekker: fureflagellater (Dinoflagellatae), sporedyr (Apicomplexa) og flimmerdyr (Ciliophora). Øverst, nesten i midten er fureflagellaten *Peridinium*. Arter i denne slekta fins i både havets og ferskvannets planteplankton. Noe marine fureflagellater danner giftstoffer. Muslinger som lever av fureflagellater kan akkumulere disse giftene uten sjøl å ta skade. Det er særlig to gifttyper, forkortet DSP og PSP. Førstvente er ikke spesielt farlig og gir diaré. Derimot er PSP en farlig nervegift som kan lamme åndedrettet. Den fins f.eks. i slekta *Alexandrium*. I midten er en trofozoit av en malariaparasitt *Plasmodium* sp. (sporedyr) i et rødt blodlegeme. Etter hvert som malariaparasittene utvikler resistens mot kjente medisiner, f.eks. kinin og klorokin, må vi stadig være på utkikk etter nye medikamenter. Et stoff som kan ramme plastiden i malariaparasittene, vil teoretisk kunne ha stor virkning mot malaria. Det gjenstår imidlertid å finne dette stoffet... Lengst til høyre er flimmerdyret tøffeldyr *Paramaecium*, en av de mest kompliserte encellede organismer vi kjenner. Flimmerdyra ble oppdaget av nederledenderen Antony van Leeuwenhoek i 1676, som de første mikroskopiske organismer sett av det menneskelige øye. Til venstre for tøffeldyr er et bilde av et av van Leeuwenhoeks mikroskop. (Tegninger og arrangement, Klaus Høiland, unntatt tøffeldyret som er fra Alfred Brehm, Dyrenes liv, Gyldendal Norsk Forlag, 1929, og van Leeuwenhoeks mikroskop som er fra www.ucmp.berkeley.edu/history/leeuwenhoek.html, i tillegg til et par illustrasjoner fra kommersielle nettsider.)



skaden var kortvarig og sto ikke i forhold til mediestyret.

Stramenopilene (Stramenopila eller Heterokonta) er en ganske annerledes, større gruppe. Her finner vi alt fra mikroskopiske til kjempestore alger, samt sopp-, slimsopp- og til og med dyrelignende organismer. Felles for stramenopilene er at flagellatstadiene (enten frittlevende organismer, kjønnceller eller zoosporer) har flageller hvorav i det minste den ene er håret (flimmerflagell). Er det to flageller, vender flimmerflagellen forover, mens den glatte piskeflagellen vender bakover (figur 7). Er det bare én flagell, har den hår og vender forover. «Stramenopila» betyr hår på flagellene, mens «heterokonta» betyr forskjellige flageller. Begge navn brukes om hverandre. Mitokondriene har rørformete cristae. Stramenopilene inneholder mange rekker: Gullalger (Chrysophyta), kiselalger (Bacillariophyta), brunalger (Phaeophyta), gulgrønnalger (Xanthophyta) og flekkalger (Eustigmatophyta) er som navnet sier alger. Plastidene hos gullalgene, kiselalgene og brunalgene er nesten identiske med dem hos svøpeflagellatene, dvs. sekundær med klorofyll a og c og gule karoteioder, men mangler fykobiliner og nukleomorf (Delwiche 1999, Tengs et al. 2000). Plastidene hos gulgrønnalgene og flekkalgene inneholder i tillegg klorofyll e (Margulis & Schwartz 1997). Eggsporesopper (Oomycota) og Hyphochytridiomycota lever som sopp, slimnett (Labyrinthomorpha) som slimsopp. Opalinidene (Opalinidae) er dyrelignende organismer med to til mange flageller (kan da likne flimmerdyr) og av og til mange kjerner. Noen lever i tarmene til frosk. De blir nå ført til stramenopilene (Cavalier-Smith 1998, Hausmann et al. 2002, Baldauf 2003).

Gullalgene (Chrysophyta) inneholder de enklest bygde stramenopilene. Systematikken varierer mellom forfatterne, men man kan skille mellom egentlige gullalger (Chrysophyceae), nålflagellater (Raphidophyceae) og kiselflagellater (Dictyochophyceae) (Christensen 1966, Margulis & Schwartz 1997, Throndsen & Eikrem 1997). Kiselflagellatene fins i havets planteplankton, de andre lever overveiende i ferskvann. De egentlige gullalgene forekommer ofte i næringsfattig, kaldt vann. Flesteparten er encellede, men det fins noen som danner kolonier. Stankelvelslep *Hydrurus foetidus* kan danne opptil halvmeterlange, gulbrune «haler» i iskalde fjellbekker. Den stinker som harsk tran.

Kiselalgene (Bacillariophyta), vår nest største algegruppe med over 10 000 kjente arter, oppviser

«mangfoldige variasjoner over et begrenset tema». De er det gule rikets tilsvarende på andre store grupper som er utvikla over en forbausende lik lest, det være seg snutebiller, trevlesopper eller korsblomster. Alle har et kisel skall som er utformet som en eske med bunn og lokk (Christensen 1966, Margulis & Schwartz 1997, Throndsen & Eikrem 2001). Fine porer og strukturer i skallet danner mønstre som er karakteristisk for artene. Skallene tar seg praktfullt ut i skanning-elektronmikroskopet. Kiselalgene er encellede eller danner enkle kolonier. De er viktige i både havets og ferskvannets planteplankton (figur 6), og betyr svært mye for primærproduksjonen i akvatiske miljøer. Andre arter lever på bunnen, eller som overtrekk på stein, planter eller andre alger. Døde skall kan bunnfelles i store lag og utgjør kiselgur. Alfred Nobel blandet nitroglyserin med kiselgur, og oppfant dynamitten (Skottsberg 1940). Som kjent satte han noen av pengene han tjente på dette i et fond. Derfor er det kiselalgene Norge kan takke når Nobels fredspris deles ut hvert år.

Brunalgene (Phaeophyta) er de største og mest kompliserte av alle algene. I det gamle femrike-systemet innehadde den lianeaktige taren *Macrocystis pyrifera* fra Stillehavet størrelsesrekorden for organismer tilregnet protistriket. Skottsberg (1940) skriver i «Växternas liv» om lengder opp til 300 m, men skynder seg å si at han forgjeves har søkt etter mer korrekte mål, og ender på et bekreftet maksimum på 60 m, noe som fortsatt stemmer med mål som fins oppgitt på internett – ikke dårlig det heller, dobbelt så lang som blåhvalen! Brunalgene omfatter flercellede, makroskopiske former fra fine trådalger til tang og tare med komplisert bygning, som på mange måter danner parallell med høyere planter: rotliknende festeorgan, stengelliknende stilk og bladliknende fotosynteseorgan (Christensen 1966, Margulis & Schwartz 1997, Rueness 1998). Praktisk talt alle lever i havet, og de er knyttet til kystfarvann, helst i kalde, værdharde områder (figur 6). Av tare *Laminaria* ekstraheres alginater som brukes i cellulose-, næringsmiddel-, malingindustri osv. Alginatens betydning for brunalgene er at de blir seige og elastiske og tåler strekk og slitasje i grov sjø.

Gulgrønnalgene (Xanthophyta) minner mer om grønnalger enn om representanter for det gule riket. Dette kommer av at de gule karotenoidene i plastiden ikke helt dekker over klorofyllet (Christensen 1966). Eiendommelig er også at plastiden i tillegg til klorofyll a og c, også inneholder klorofyll e, som er unikt for gulgrønnalgene og de beslek-

tete flekkalgene (Margulis & Schwartz 1997). Gulgrønnalgene er små og omfatter alt fra frittlevende flagellater til celletråder til coenocytiske organismer (dvs. rørformet til kuleformet bygning med tallrike cellekjerner i et felles plasma uten skillevegger). De fins i ferskvann, brakkvann eller som overtrekk på fuktig jord og leire. Strandfilt *Vaucheria* spp. og leirgryn *Botrydium granulatum* er to coenocytiske alger på fuktig leirjord. Flekkalgene (Eustigmatophyta) er encellede kuleformete alger som er i slekt med gulgrønnalgene.

Eggsporesoppene (Oomycota) er ikke bare årsaken til at det ved annenhvert gatekryss i New York står en politikonstabel med irsk navn eller at krepser snart er en saga blott i Sverige, de står også som et premieeksempel på det fenomenet biologene kaller for *konvergens*, dvs. si at når samme levesett fører til at organismer med ulikt evolusjonært opphav får samsvarende utseende, økologi og fysiologi. Fra dyreriket kjenner vi til haier (bruskfisker) og delfiner (pattedyr) eller ulv (rovdyr) og pungulv (pungdyr). Fra planteriket, kaktus i Amerika og sukkulente vortemjolk i Afrika. Enda morsommere er konvergens mellom ulike riker. Eggsporesoppene er så like sopp, med hyfer, ytre fordygelse og sporer, at de tidligere ble betraktet som ekte sopper. Og fremdeles behandles de som «sopper» i lærebøker i mykologi. Teori og praksis kan ikke alltid forenes; eggsporesoppenes betydning som nedbryterorganismer eller planteparasitter gjør at de fortsatt best håndteres av mykologer. Men at de ikke tilhører soppriket, er godt dokumentert ved molekylære studier (Gunderson et al. 1987, Förster et al. 1990, Baldauf et al. 2000, Baldauf 2003) og morfologi: cellevegg av cellulose (ikke kitin) og zoosporer og kjønnceller som stemmer helt overens med stramenopilene (Cavalier-Smith 1987). Og faktisk er dette gammelt nytt; allerede i 1858 så botanikeren Pringsheim den besnærende likheten mellom trådformete gulgrønnalger og eggsporesopper. Innledningens omtalte arter er potettrørråte *Phytophthora infestans* (figur 6), som på midten av 1800-tallet ble innført til Irland med infiserte poteter, la landets potetavling øde, forårsaket den verste hungerskatastrofen i det moderne Europa, og gjorde at rundt 1 million irer utvandret til USA; og krepsepest *Aphanomyces astaci*, som ble innført til Europa ved utsetting av nordamerikansk kreps som var bærer av smitten. – To grelle eksempler på hva ukritisk introduksjon av fremmede organismer kan føre til.

Hyphochytridiomycota er i slekt med eggsporesoppene, men flagellatstadiene har bare én fla-

gell (foroverrettet flimmerflagell) og celleveggen inneholder både cellulose og kitin (se Høiland 1995). Cavalier-Smith (1987) oppfatter disse to sopplignende organismene som så nærtstående at han slår dem sammen i rekka Pseudofungi (dvs. uekte sopper). Da man nå har funnet gener i kjernen til *Phytophthora* som overenstemmer med visse gener hos blågrønnbakterier, er dette er sterkt indisium på at eggsporesoppene så vel som Hyphochytridiomycota stammer fra algeforfedre (Andersson & Roger 2002).

Slimnett (Labyrinthomorpha) ble før gruppert sammen med slimsoppene, men har typiske karakterer fra stramenopilene, blant annet flagellatstadiene. Organismene består av ovale eller kuleformete celler som glir inne i et felles nettverk. De fleste snylter på alger og høyere planter i sjøen, f.eks. *Labyrinthula macrocystis* som antakelig var skyld i at ålegraset nesten døde ut langs norskekysten på 1930-tallet (Dissing et al. 1992).

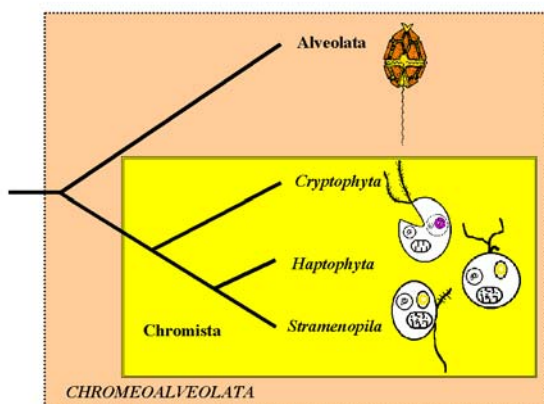
Alveolatriket og det gule riket opptrer som søstergrupper i mange nyere fylogenetiske studier (se Baldauf et al. 2000, Tengs et al. 2000, Baldauf 2003, Hackett et al. 2004). Det er blitt slått til lyd for å samle dem i et overrike, *kromeoalveolater* (Chromeoalveolata) (Stechmann & Cavalier-Smith 2002, 2003, Cavalier-Smith 2003, Cavalier-Smith & Chao 2003) (figur 7). I følge Douzery et al. (2004) synes disse to rikene å ha skilt lag for 872 millioner år siden.

Litteratur

- Andersson, J.O. & Roger, A.J. 2002. A Cyanobacterial Gene in Nonphotosynthetic Protists – An Early Chloroplast Acquisition? *Curr. Biol.* 12: 115-119.
- Baldauf, S.L. 2003. The Deep Roots of Eukaryotes. *Science* 300: 1703-1706.
- Baldauf, S.L., Roger, A.J., Wenk-Siefert, I. & Doolittle, W.F. 2000. A Kingdom-Level Phylogeny of Eukaryotes Based on Combined Protein Data. *Science* 290: 972-977.
- Caetano-Anollés, G. 2002. Evolved RNA Secondary Structure and the Rooting of the Universal Tree of Life. *J. Mol. Evol.* 54: 333-345.
- Cavalier-Smith, T. 1983. A 6-kingdom classification and a unified phylogeny. I: Schenk, H.E.A. & Schwemmler, W.S. (red.), *Endocytobiology. II. Intracellular Space as Oligogenetic*. Walter de Gruyter, Berlin, s. 1027-1034.
- Cavalier-Smith, T. 1986. The kingdom Chromista: Origin and systematics. *Progr. Phycol. Res.* 4: 309-347.
- Cavalier-Smith, T. 1987. The origin of fungi and pseudofungi. I: Rayner, A.D.M., Brasier, C.M. & Moore, D. (red.), *Evolutionary biology of the fungi*. Cambridge University Press, Cambridge, s. 339-353.
- Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* 73: 203-266.
- Cavalier-Smith, T. 2003. The excavate protozoan phyla Metamo-



Figur 6 (øverst). Det gule riket (Chromista) er først og fremst botanikk, og inneholder de aller fleste brune, gule eller gulgrønne alger. Stortare *Laminaria hyperborea* er en av Norges største alger. Da den danner store tare-skoger, er den svært viktig for kystfarvannenes økologi. Flere fiskeslag, men også virvelløse dyr og andre alger er helt avhengig av tare-skogene. De har også enorm betydning for kystfisket. Innfelt er følgende: nederst til høyre, kiselalgen *Asterionella* som fins i planteplankton i ferskvann; nederst til venstre, kalkflagellaten *Discosphaera*, som blant annet lever i Middelhavet; øverst til høyre, potettrørråte *Phytophthora infestans*, en sopplignende organisme med reduserte plastider, som angriper poteter og var den direkte årsaken til hungerskatastrofen i Irland på midten av 1800-tallet. (Tegninger, fotografier og arrangement, Klaus Høiland.)



Figur 7 (nederst). Det sannsynlige slektskapet mellom alveolatriket (Alveolata) og det gule riket (Chromista) og innbyrdes mellom «underrikene» som utgjør det gule riket. For det gule riket er det innfelt skjematisk tegninger av flagellatstadiene for å gi et inntrykk av deres generelle bygning.

nada Grassé emend. (Anaeromonada, Parabasalia, *Carpodomonas*, Eopharyngia) and Loukozoa emend. (Jakobea, *Maliwimonas*): their evolutionary affinities and new higher taxa. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 53: 1741-1758.

Cavalier-Smith, T. & Chao, E.E.-Y. 2003. Phylogeny of Choanozoa, Apusozoa, and Other Protozoa and Early Eukaryote Mega-evolution. *J. Mol. Evol.* 56: 540-563.

Christensen, T. 1966. Botanik (red. Böcher, T.W., Lange, M. & Sørensen, T.), Bind II Systematisk botanikk nr. 2, alger, 2. udgave, Munksgaard, København.

Dahl, E., Lindahl, O., Paasche, E. & Throndsen, J. 1989. The *Chrysochromulina populepis* bloom in Scandinavian waters during spring 1988. I: Cosper, E.M., Bricelj, M. & Carpenter, E.J. (red.), Novel phytoplankton blooms: causes and impacts of recurrent brown tides and other unusual blooms. Springer-Verlag, Berlin, s. 383-405.

Delwiche, C.F. 1999. Tracing the Thread of Plastid Diversity through the Tapestry of Life. *Am. Natural.* 154: S164-S177.

Dissing, H., Hansen, L., Olson, L. & Søchting, U. 1992. Introduktion til svampe. 3. utg. Nucleus.

Douzery, J.P., Snell, E.A., Baptiste, E., Delsuc, F. & Philippe, H. 2004. The timing of eukaryotic evolution: Does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 15386-15391.

Edgcomb, V.P., Roger, A.J., Simpson, A.G.B., Kysela, D.T. & Sogin, M.L. 2001. Evolutionary Relationships Among «Jakobid» Flagellates as Indicated by Alpha- and Beta-Tubulin Phylogenies. *Mol. Biol. Evol.* 18: 514-522.

Finlay, B.J. & Esteban, G.F. 2001. Exploring Leeuwenhoek's legacy: the abundance and diversity of protozoa. *Int. Microbiol.* 4: 125-133.

Förster, H., Coffey, M.D., Elwood, H. & Sogin, M.L. 1990. Sequence analysis of the small subunit ribosomal RNA's of three zoospore fungi and implication for fungal evolution. *Mycologia* 82: 306-312.

Gunderson, J.H., Elwood, H., Ingold, A., Kindle, K. & Sogin, M.L. 1987. Phylogenetic relationships between Chlorophytes, Chrysophytes, and Oomycetes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 5823-5827.

Hackett, J.D., Anderson, D.M., Erdner, D.L. & Bhattacharya, D. 2004. Dinoflagellates: a remarkable evolutionary experiment. *Am. J. Bot.* 91: 1523-1534.

Hannaert, V., Saavedra, E., Duffieux, F., Szikora, J.-P., Rigden, D.J., Michels, P.A.M. & Opperdoes, F.R. 2003. Plant-like traits associated with metabolism of *Trypanosoma* parasites. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 1067-1071.

Hausmann, K., Hülsmann, N. & Radek, R. 2003. Protistology. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Berlin, Stuttgart.

- Hessen, D. 2000. Carl von Linné. Ariadne-serien, Gyldendal Norsk Forlag AS, Oslo.
- Hirt, R.P., Logsdon, J.M., Healy, B., Dorey, M.W., Doolittle, W.F. & Embley, T.M. 1999. Microsporidia are related to Fungi: Evidence from the largest subunit of RNA polymerase II and other proteins. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 580-585.
- Høiland, K. 1995. Om soppenes moderne system – og om deres opprinnelse og tidlige evolusjon. *Blyttia* 53: 27-42.
- Høiland, K. 2001. Livets tre. *Biolog* 19, 2: 2-9.
- Høiland, K. & Klaveness, D. 1998. Er malariaparasitten en alge? *Blyttia* 56: 131-133.
- Kahl, U. 2003. Malaria dödar över 1 miljon människor varje år. Genetisk kartläggning av parasit och mygga ger hopp om vaccin och effektivare läkemedel. *Läkartidningen* 100: 1042-1047.
- Kaiser, J. 2002. The Science of *Pfiesteria*: Elusive, Subtle, and Toxic. *Science* 298: 346-349.
- Keeling, P.J. 1998. A kingdom's progress: Archezoa and the origin of eukaryotes. *BioEssays* 20: 87-95.
- Keeling, P.J. 2001. Foraminifera and Cercozoa Are Related in Actin Phylogeny: Two Orphans Find a Home? *Mol. Biol. Evol.* 18: 1551-1557.
- Keeling, P.J. 2003. Congruent evidence from α -tubulin and β -tubulin gene phylogenies for a zygomycete origin of microsporidia. *Fung. Gen. Biol.* 38: 298-309.
- Keeling, P.J., Luker, M.A. & Palmer, J.D. 2000. Evidence from Beta-Tubulin Phylogeny that Microsporidia Evolved from Within the Fungi. *Mol. Biol. Evol.* 17: 23-31.
- Klaveness, D. 1994. Algenes opprinnelse og tidlige evolusjon. *Blyttia* 52: 167-179.
- Kumar, S. & Rzhetsky, A. 1996. Evolutionary Relationships of Eukaryotic Kingdoms. *J. Mol. Evol.* 42: 183-193.
- Köhler, S., Delwiche, C.F., Denny, P.W., Tilney, L.G., Webster, P., Wilson, R.J.M., Palmer, J.D. & Roos, D.S. 1997. A Plastid of Probable Green Algal Origin in Apicomplexan Parasites. *Science* 275: 1485-1489.
- Linnaeus, C. 1749. *Amoenitates academicae seu dissertationes variae, physicae, medicae, botanicae antehac seorsim editae, Nunc collectae et auctae, cum tabulis aeneis, accedit Hypothesis nova de Februm intermittentium causa. Volumen primum...* Lugduni Batavorum (Leida), Haak.
- Margulis, L. & Schwartz, K. 1997. Five kingdoms, an illustrated guide to the phyla of life on earth. W.H. Freeman and company, New York.
- Martin, W. & Müller, M. 1998. The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature* 392: 37-41.
- Pawlowski, J., Holzmann, M., Fahrni, J. & Richardson, S.L. 2003. Small Subunit Ribosomal DNA Suggests that the Xenophyophorean *Syringammina corbicula* is a Foraminiferan. *J. Euk. Microbiol.* 50: 483-487.
- Pringsheim, N. 1858. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. II. Die Saprolegnieen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 1: 284-306.
- Roger, A.J. 1999. Reconstructing Early Events in Eukaryotic Evolution. *Am. Natural.* 154: S146-S163.
- Roger, A.J. & Silberman, J.D. 2002. Mitochondria in hiding. *Nature* 418: 827-828.
- Rueness, J. 1998. *Alger i farger*. Almater forlag, Oslo.
- Simpson, A.G.B., Lukeš, J., Roger, A.J. 2002. The Evolutionary History of Kinetoplastids and Their Kinetoplasts. *Mol. Biol. Evol.* 19: 2071-2083.
- Skottsberg, C. (red.) 1940. *Växternas liv. Populärvetenskapelig handbok. Femte bandet*. Nordisk familjeboks förlag A.-B., Stockholm.
- Stechmann, A. & Cavalier-Smith, T. 2002. Rooting the Eukaryote Tree by Using a Derived Gene Fusion. *Science* 297: 89-91.
- Stechmann, A. & Cavalier-Smith, T. 2003. The root of the eukaryote tree pinpointed. *Curr. Biol.* 13: R665-R666.
- Sutak, R., Dolezal, P., Fiumera, H.L., Hrdy, I., Dancis, A., Delgadillo-Correa, M., Johnson, P.J., Müller, M. & Tachezy, J. 2004. Mitochondrial-type assembly of FeS centers in the hydrogenosomes of the amitochondriate eukaryote *Trichomonas vaginalis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 10368-10373.
- Taylor, E.J.R. 1999. Ultrastructure as a Control for Protistan Molecular Phylogeny. *Am. Natural.* 154: S125-S136.
- Tengs, T., Dahlberg, O.J., Shalchian-Tabrizi, K., Klaveness, D., Rudi, K., Delwiche, C.F. & Jakobsen, K.S. 2000. Phylogenetic Analyses Indicate that the 19'Hexanoxy-fucoanthin-Containing Dinoflagellates Have Tertiary Plastids of Haptophyte Origin. *Mol. Biol. Evol.* 17: 718-729.
- Thronsdon, J. & Eikrem, W. 2001. *Marine mikroalger i farger*. Almater forlag, Oslo.
- Tovar, J., León-Avila, G., Sánchez, L.B., Sutak, R., Tachezy, J., van der Giezen, M., Hernández, M., Müller, M. & Lucocq, J.M. 2003. Mitochondrial remnants organelles of *Giardia* function in iron-sulphur protein maturation. *Nature* 426: 172-176.
- Wesenberg, J. 2003. Skiftende vinder i blomsterplantesystemet. *Blyttia* 61: 199-213.
- Yoon, H.S., Hackett, J.D., Pinto, G. & Bhattacharya. 2002. The single, ancient origin of chromist plastids. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 15507-15512.



Digitalis purpurea.
Foto: Per M. Hagen

Norsk Botanisk Forenings plantefotoarkiv på nettet

En ressurs for plantebestemmelse og undervisning! Inneholder pr. i dag 2344 bilder av 885 arter. Et stort antall bilder fra 2005-sesongen vil bli lagt inn i løpet av vinterhalvåret.

<http://www.nhm.uio.no/botanisk/nbf/>

Røde og grønne planter

Klaus Høiland

Biologisk institutt, PB 1066 Blindern, NO-0318 Oslo

klaus.hoiland@bio.uio.no

Denne artikkelen skal ta opp ting som helt og holdent er botanikk (figur 1). Felles for de to rikene som nå skal omtales, er at plastiden er oppstått ved primær endosymbiose – med andre ord, den har prokaryot opprinnelse i en blågrønnbakterie (Delwiche 1999, Tengs et al. 2000).

Det røde riket – Biliphyta

Hos organismene i det røde riket (figur 2) er blågrønnbakterien enda mer tydelig enn i det neste, planteriket. Her inneholder plastiden bare klorofyll a, fykobiliner og karotenoider akkurat som flertallet av blågrønnbakteriene (Christensen 1966, Klaveness 1994, Margulis & Schwartz 1997).

Det røde riket består av to temmelig ubeslektete rekker: blåalger (Glaucophyta) og rødalger (Rhodophyta). Det eneste som forener dem er plastidekjemi, ellers er de ganske forskjellige. Navnet Biliphyta sikter nettopp til nevnte kjemi, begge har fykobiliner, som mangler i plastidene til planterikets organismer. Bortsett fra dette er deres samlokalisering i en felles kategori (se Cavalier-Smith 1998, Hausmann et al. 2003) mer praktisk enn teoretisk begrunnet. Det ville unektelig være tungvint å dele det røde riket opp i to riket, hvor blåalgene utgjør en ørliten «Vatikanstat».

Blåalgene (Glaucophyta eller Glaucocystophyta) ble først oppfattet som urdyrliknende organismer med kleptokloroplaste fra innfangete blågrønnbakterier. Imidlertid ble det påvist at de er ekte plastider fordi noe genetisk materiale fra disse DNA er blitt overført til kjernen i «mor»-organismen (Delwiche 1999). Imidlertid er likheten mellom blåalgenes plastider og frittlevende blågrønnbakterier svært påfallende (De Las Rivas et al. 2002). De har f.eks. rester av den opprinnelige gram-negative cellevggen ennå i behold (Delwiche 1999). Dette gjør at blåalgene ofte oppfattes som basisgruppe til evolusjonslinja som ga opphav til både rødalgene og grønnealgene (og resten av plantene) (Delwiche 1999). Plastiden til blåalgene er tydelig blågrønn, noe som skyldes at det blå fykobilinet, fykocyanobilin, dominerer. Til forskjell fra rødalgene kan blåalgene ha flageller. De lever i ferskvann, men er sjeldne.

Rødalgene (Rhodophyta) (figur 2) omfatter alt fra encellede til komplisert bygde alger. De avviker fra blåalgene i mange egenskaper. Blant annet fins det ingen stadier med flageller, og mange har svært komplisert livssyklus (Klaveness 1995, Margulis & Schwartz 1997, Rueness 1998, Saunders & Hommersand 2004). Rødalgene inneholder både røde og blå fykobiliner, henholdsvis fykoerytrobin og fykocyanobilin. Hos de fleste er det fykoerytrobinene som overdekker de andre fargene. Rødalgene utvikla seg i havet, og de har spesialisert seg i kystnære farvann. De røde plastidene (rhodoplastene) absorberer lett blå stråler, som er de strålene som trenger dypest ned i vannet. Derfor er det rødalgene som er rekordinnehaveverne for hvor dypt fotoautotrofe organismer kan vokse – ned til 260 m i klare, tropiske farvann. På mange måter kan vi si at der den grønne linja gikk i høyden og tilslutt ble til landplanter, gikk den røde linja i dybden. Imidlertid fins det mange arter i grunt vann, ja, til og med noen i ferskvann. Fossiler viser at rødalgene tilhører våre eldste eukaryote organismer (Margulis & Schwartz 1997, Saunders & Hommersand 2004), 1,2–2 milliarder år gamle. Den primære endosymbiosen er derfor en meget tidlig begivenhet i eukaryotenes evolusjon. Rødalgene inneholder substanser som har liknende egenskaper som brunalgenes alginater, men med annen kjemisk sammensetning. De brukes i næringsmiddel- og farmasøytisk industri. Viktigst er agar som utvinnes av agar-agar-algene *Gracilaria* og *Gelidium* (Rueness 1998). Moderne medisiner, biokjemi, bioteknologi og mikrobiologi ville vært utenkelig uten petriskålene med agar (figur 2).

Et 10000-kroners-spørsmål er om det røde riket og planteriket har samme evolusjonære opphav (Palmer et al. 2004). I mange nyere fylogener oppfattes rødalgene og de grønne plantene som søstergrupper, med blåalgene som basal søstergruppe til disse (Baldauf et al. 2000, Stechmann & Cavalier-Smith 2002, 2003, Baldauf 2003, Cavalier-Smith 2003, Cavalier-Smith & Chao 2003, Palmer et al. 2004) (figur 3). (Noe som gjør at det røde riket blir parafyletisk.) Og det slås til lyd for fusjon mellom disse gruppene til et stor-planterike (Cavalier-Smith 1998, Stechmann & Cavalier-Smith 2002, 2003, Baldauf 2003, Cavalier-Smith & Chao 2003, Saunders & Hommersand 2004). På den andre sida er det fundamentale forskjeller mellom det røde riket og planteriket; særlig på plastidefronten, men også med hensyn til forekomst av flageller, livssyklus og ultrastruktur (Klaveness 1994, Margulis & Schwartz 1997). Den pri-

mære endosymbiosen kan ha oppstått bare én eneste gang, slik at de blå, røde og grønne har felles evolusjonær rot (se Delwiche 1999) (figur 3). Men de kan like gjerne ha oppstått uavhengig av hverandre ved endosymbiose fra minst to ulike blågrønnbakterier med hver sin pigmentkjemi. Ja, i enkelte fylogenetiske framstillinger basert på SSU står rødalgene som søstergruppe til planteriket, soppriket og dyreriket (Kumar & Rzhetsky 1996). I et studium over gener i plastidene konkluderer De Las Rivas et al. (2002) med to søstergrupper; én som består av de ikke-grønne algene, dvs. blåalgene og rødalgene samt deres sekundære endosymbioser hos det gule riket, og ei anna som består av grønnalgene og landplantene samt sekundær endosymbiose hos øyealgene – med andre ord en klar todeling i ei blå-rød og i ei grønn linje, kanskje det beste argumentet for to ulike riker. Noe som ytterligere styrker dette synet er at det fins blågrønnbakterier som inneholder både klorofyll a og b, lik plastidene i den grønne linja (Lewin 1981, Morden & Golden 1989). To uavhengige endosymbioser med henholdsvis en blågrønnbakterie med bare klorofyll a, og en annen med både klorofyll a og b er derfor høyst tenkelig. Uansett har de røde og grønne linjene skilt lag for svært lenge siden. Molekylære klokker antyder 928 millioner år (Douzery et al. 2004) – en alder som viser seg å være yngre enn registrerte fossiler av rødalger (1,2–2 milliarder år) og grønnalger (over 2 milliarder år) (Margulis & Schwartz 1997, Saunders & Hommersand 2004). (Nok et eksempel på kontroverser mellom observasjoner og hypoteser.)

Planteriket – Plantae (eller Viridiplantae)

Endelig kommer vi til det ene av våre to klassiske riker! Innholdet og beskrivelsen har variert mellom tidene: Aristoteles lot planteriket omfatte alt som hadde evne til eksistens og formering, men ikke bevegelse. Linné fulgte stort sett Aristoteles' oppfatning. Hans store fortjeneste var at han laget et skikkelig system over blomsterplantene (Linnaeus 1753). Imidlertid var han nokså uinteressert i de blomsterløse plantene. Disse, dvs. karsporeplanter, moser, lav, sopp og alger, ble viet større interesse i århundrene som fulgte. Etter hvert kom planteriket til å inneholde alt hva zoologene ikke ville befatte seg med, f.eks. bakterier og slimsopper. Etter at Whittakers (1959, 1969) femrike-system ble innført, fikk planteriket et snevrere innhold.

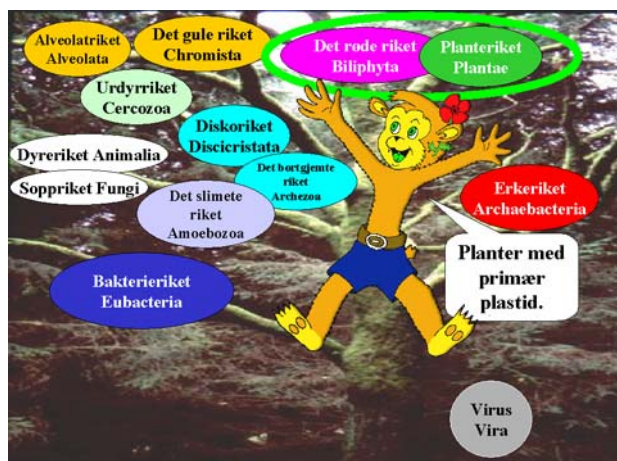
Den strengeste oppfatningen finner vi f.eks. hos Margulis & Schwartz (1997) som bare inkluderer landplanter (fra og med levermoser), dvs. fotoautotrofe organismer med generasjonsveksling der den diploide sporofyten spirer opp fra ei befruktet eggcelle (zygote) på den haploide gametofyten og suger ut næring fra denne. Denne definisjonen gir ikke rom for grønnalger, som her hører til protistriket. Mange lærebøker i biologi følger dette synet. Imidlertid, ved introduksjonen av de molekylære metodene samt en mer fylogenetisk vinkling på slektskapsforholdene hos de grønne organismene er det naturlig å ta grønnalgene tilbake til planteriket (Niklas 1997, Delwiche 1999, Baldauf et al. 2000, Tengs et al. 2000, Cronck 2001, De Las Rivas et al. 2002, Baldauf 2003, Hausmann et al. 2003) (figur 3 og 4).

Kriteriene for å tilhøre planteriket er blant annet (Niklas 1997): (1) Plastider med klorofyll a og b og gule karotenoider (f.eks. beta-karoten), men ikke fykobiliner. (2) Opplagsnæring er stivelse. (3) Celleveggen består av cellulose. (4) Flagellatstadier uten svelg og med to til fire til mange like lange flageller som er rettet forover. Det er praktisk, men fylogenetisk ukorrekt, å dele plantene inn i alger og høyere planter. Sistnevnte vil da omfatte den monofyletiske utviklingslinja som erobret landjorda og som ervervet karakterer som gjorde at de ble landplanter. Algene vil gjenstå som ei sterkt parafyletisk gruppe.

Grønnalger og kransalger

Mer interessant er det å ta utgangspunkt i algene – og ikke skjele til de høyere plantene. Alle fylogenetiske framstillinger av den grønne linja (f.eks. Graham 1993, Niklas 1997, Delwiche et al. 2002) gir to klare søstergrupper: (1) grønnalger og olivengrønnalger og (2) kransalger og høyere planter (figur 3). Dermed får vi en interessant todeling i ei gruppe som alltid er forblitt alger og med mange tilpasninger til både salt- og ferskvann, og ei anna gruppe som spesialiserte seg til ferskvann og siden utvikla seg til ekte landplanter.

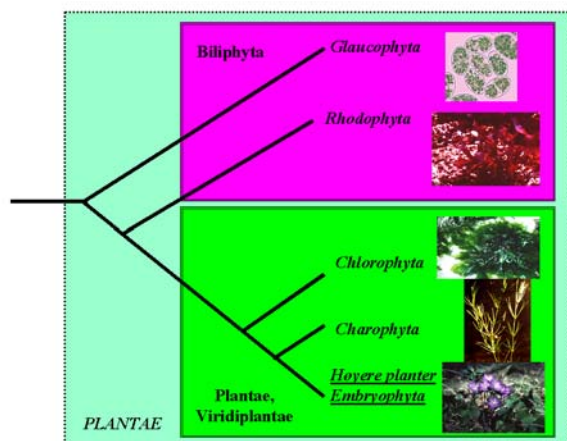
Grønnalgene (Chlorophyta) er kanskje vår største algegruppe. Margulis & Schwartz (1997) nevner 16 000 kjente arter, noe som er et overestimert da forfatterne også inkluderer olivengrønnalgene og kransalgene. Svært mange livsformer og levestadier omfattes av grønnalgene; fra mikroskopiske, encellede flagellater (*Chlamydomonas*, med blant annet rødsnøalge *C. nivalis* som kan farge snøen rød) til store og relativt kompliserte flercellede organismer (mange grønnalger i havet). Alle slags



Figur 1. Artikkelenes riker omfatter fotoautotrofe, eukaryote organismer med primær plastid. De er *planter* i ordets rette forstand, og bokstavelig talt rofestet i faget botanikk. Vi kan grovt dele inn i røde og grønne planter. Førstnevnte er det røde riket som inneholder rødalgene (Rhodophyta) og de fåtallige blåalgene (Glaucophyta). Sistnevnte er planteriket i snever forstand og inneholder alt fra grønne alger til dekkfrøete. Slektskapet mellom det røde riket og planteriket er noe omdiskutert. De fleste forfattere hevder at de utgjør ei monofyletisk gruppe, uten at det er framlagt noe endelig bevis for at så er tilfelle. (Tegning, fotografi og arrangement, Klaus Høiland.)



Figur 2. Det røde riket (Biliphyta) karakteriseres ved at plastiden inneholder bare klorofyll a samt røde og blå fykobiliner. Den viktigste gruppa er rødalgene (Rhodophyta). Innfelt er fagerving *Delesseria sanguinea*, en vakker og vanlig rødalge i våre kystfarvann. Snutetutes kategoriske utsagn (han liker direkte tale) er korrekt: Mikrobiologenes agarskåler inneholder en geléaktig substans som utvinnes av agar-agar-algene *Gracilaria* og *Gelidium*. Det var nettopp i slike skåler Alexander Fleming dyrket sårbakterier som ble infisert av den berømmelige muggsoppen *Penicillium notatum*. Fleming (1929) oppdaget at soppen skiller ut et stoff (penicillin) som dreper bakterier – og medisins historie ble forandret! (Tegning, fotografi og arrangement, Klaus Høiland.)



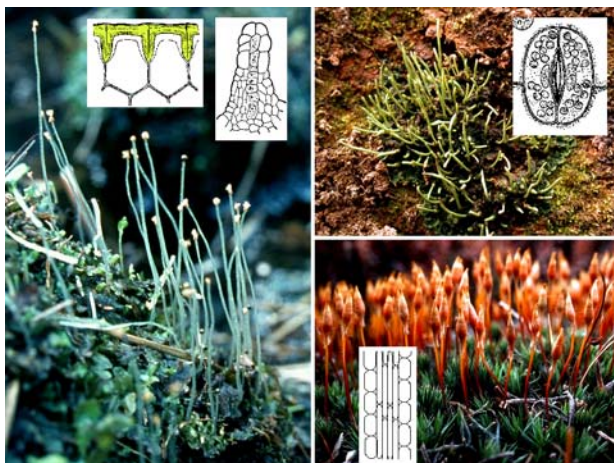
Figur 3. Det sannsynlige slektskapet mellom det røde riket og planteriket, og innbyrdes mellom hovedgruppene som utgjør disse rikene. På illustrasjonen sees: *Glaucocystis* (Glaucophyta), krusflik *Chondrus crispus* (Rhodophyta), havsalat *Ulva lactuca* (Chlorophyta), vanlig kransalge *Chara globularis* (Charophyta) og blåveis *Hepatica nobilis* (Embryophyta). (Fotografier, Klaus Høiland, unntatt *Glaucocystis* som er fra en (nedtatt) internettside (Thomas Friedl).)

Figur 4. Planteriket (Plantae) er ett av de to klassiske rikene av levende ting, og opprettet allerede av Aristoteles. I moderne forstand er det innskrenket til å gjelde eukaryote organismer med primær plastide som inneholder både klorofyll a og b og mangler fykobiliner. Det omfatter alt fra grønne alger – eksemplifisert med den mikroskopiske *Volvox*, øverst til høyre – til dekkfrøete blomsterplanter – eksemplifisert med sommereik *Quercus robur*. I tidligere tider var faget botanikk ensbetydende med medisin. Mynten stammer fra en gresk bystat, Kyrene, og er slått omkring 200 f.Kr. Den har en avbildning av skjermplanta silfium (mulig en art av slekta *Ferula*), en medisinplante som var den viktigste næringsvegen for Kyrene og som ble beskattet så sterkt at

den ble utryddet på keiser Neros tid (Lysebraate 1988). Nederst til venstre er innfelt en moderne medisinsplante, rosegravmyrt *Catharanthus roseus* (opprinnelig fra Madagaskar), som inneholder vincristin som brukes mot leukemi hos barn. Snutetute står forresten i en åker med poteter, nok en nyttevekst. At han har klart å framskaffe ei blå rose, er han fortsatt aleine om. Dette er mang en gartners lykkeligste drøm! (Tegninger, fotografier og arrangement, Klaus Høiland.)



Figur 5. Mosene omfatter enkle landplanter hvor gametofyten dominerer over sporofyten. De utmerker seg ved at viktige landplante karakterer opptrer kumulativt etter hvert som de stiger i kompleksitet. Levermosene (Hepaticophyta), eksemplifisert ved flukvårmose *Pellia epiphylla* (til venstre), har kutikula og arkegonier. Nålkapselmosene (Anthoceroophyta), eksemplifiser ved gulnhål *Phaeoceros carolinianus* (øverst til høyre), har i tillegg spalteåpninger. Bladmosene (Bryophyta), eksemplifisert ved einerbjørnemose *Polytrichum juniperinum* (nederst til høyre), har dessuten hydroider som kan frakte vann og næringsstoffer (om enn ineffektivt). Flere forfattere peker på at dette representerer en virkelig evolusjonsveg, der levermosene er de mest primitive og bladmosene de mest avanserte (og søstergruppe til karplantene). Andre hevder at nålkapselmosene er de mest primitive, noe som støttes av at plastidene minner om dem vi finner hos grønnalger. I så fall har spalteåpninger enten oppstått uavhengige ganger, eller blitt redusert hos den utviklingslinja som ga opphav til levermosene. (Fotografier, Klaus Høiland. Et par av de innfalte tegningene er hentet fra Müllers (1971) lærebok i planteanatomi.)



Figur 6. Bladtypen, om det er mikrofyller eller megafyller, har spilt stor evolusjonær rolle for differensieringen av karplantene. Fra de tidlige urbregnene (Rhyniophyta), som i prinsippet ikke hadde blad, gikk det to utviklingslinjer. Den ene linja «satset» på mikrofyller, dvs. nålformete blad med bare én eneste nerve, og ga utgangspunkt for dagens kråkefotplanter (Lycophyta). Bildet til venstre er lusegras *Huperzia selago* – ei plante som i bygningstrekk ikke har forandret seg mye siden tidlig devon. Den andre linja «satset» på megafyller, dvs. blad med flere nerver, oppstått fra skuddsystem, og ga utgangspunkt for bregner og sneller (Pterophyta) og videre til alle frøplantene. Bildet til høyre er marinøkkel *Botrychium lunaria* som tilhører ormetungefamilien, den mulig mest basale nålevende familien av karplanter med megafyller. (Husk at barnåler og snellenes skjellkranser er megafyller, de har mer enn én nerve.) (Fotografier, Klaus Høiland.)



livssykluser er kjent; fra haplonter der det eneste diploide stadiet er zygoten, til diplohaplonter med ulike former for generasjonsveksling, til rene diplonter der det eneste haploide stadiet er kjønns-cellene (Christensen 1966). Også de grønnalgene som lever i mutualisme med sopper i lav, er ekte grønnalger. Grønnalgene tilhører våre eldste kjente eukaryote organismer; over 2 milliarder år gamle fossiler er kjent (Gould 1993). Olivengrønnalgene (Prasinophyta) er ei lita rekke med hovedsakelig encellede organismer. De har ofte fire flageller fra en fordykning, og både cellene og flagellene er dekket med fine skjell (Christensen 1966, Thronsen & Eikrem 2001). Sannsynligvis er det ei parafyletisk gruppe, som står basalt i forhold til de ekte grønnalgene (Chlorophyta) (Baldauf 2003).

Den andre søstergruppa består av både alger og høyere planter (landplanter) (figur 3). Til sammen kalles de for streptofytter (Streptophyta) (Cronck 2001, Hausmann et al. 2003). Viktige egenskaper er at det under mitosen (celledelingen) dannes et varig spindelapparat; at kjerne-membranen oppløses under mitosen; at det oppstår en fragmoplast (mikrofibriller som danner en ring rundt kanten av celleplaten) ved avslutningen av mitosen; at det i peroksisomene (organeller med mange funksjoner – hydrogenperoksid som lages i peroksisomene avgiftes til vann og oksygen med hjelp av enzymet katalase) fins spesielle enzymer, glykolytiksidaser, som spiller rolle ved fotorespirasjonen (ånding som er avhengig av lys); at det er en flerlaget struktur ved basis av flagellene til reproduktive celler; og at flagellatstadiene (der de fins) har flagellene festet på sida eller eksentrisk mot toppen (Graham 1993, Niklas 1997, Cronck 2001). Algene sammenfattes i rekka kransalger (Charophyta), som riktignok er parafyletisk. De høyere plantene, embryofyttene (Embryophyta), er ei monofyletisk gruppe bestående av mange rekker (se Soltis et al. 1999, Delwiche et al. 2002).

Kransalgene (Charophyta) omfatter i snever forstand de ekte kransalgene (Charales) og skjoldalgene (Coleochaetales). Dette er kompliserte ferskvanns- eller brakkvannsalger med karakteristisk bygning; snelleliknende og greina hos Charales og skjoldliknende og flate hos Coleochaetales. Disse har også alle karakterene som kjennetegner streptofyttene. Skjoldalgene blir på grunn av morfologiske og anatomiske egenskaper sett på som nærmest de høyere plantene (Graham 1993, Niklas 1997, Cronck 2001), men molekylære undersøkelser viser at det er de ekte kransalgene (Charales) som utgjør søstergruppa til dis-

se (Delwiche et al. 2002). I tillegg til de nevnte kompliserte algene, kommer flere enklere organismer som også slutter seg til rekka kransalger (Charophyta) (Delwiche et al. 2002). Konjugatene (Zygnematales), som danner celletråder (f.eks. spiralgrønntråd *Spirogyra*) eller er encellede (f.eks. *Desmidium*), hører blant disse. Til og med noen encellede flagellater oppfattes som «kransalger». Dette er *Mesostigma* (Cronck 2001, Delwiche et al. 2002) som typisk har flageller som er festet på sida (Christensen 1966), sjøl om Palmer et al. (2004) maner til en viss forsiktighet med å oppfatte den som søstergruppe til resten av streptofyttene.

Landplantene

Det er i dag hevet over tvil at de ekte landplantene stammer fra avanserte kransalger som levde i grunt ferskvann (Graham 1993, Niklas 1997, Cronck 2001). De eldste fossilene er fra ordovicium (475 millioner år) (Wellman et al. 2003). For å kunne leve på land må plantene beskytte cellene og kjønnsproduktene mot uttørking. Dette skjer ved hjelp av en vanntett *kutikula* som dekker alle cellene som eksponeres for luft, *sporer* som spres i luft og som er omgitt av den bestandige substansen sporopollenin (sporene kan i og for seg allerede ha oppstått hos forløperne i ferskvann), og et krukkeformet *arkegonium* som eggcellen ligger i. I tillegg kommer *generasjonsveksling*. Alle høyere planter har en haploid *gametofytt* og en diploid *sporofytt*. Og spesielt er at sporofyten suger næring fra gametofyten, enten i hele (moser) eller bare begynnelsen av livet (karplanter). Den unge sporofyten kalles et *embryo*, noe som gjør at de høyere plantene også kalles embryofytter (Embryophyta). Kransalgen som ga opphav til de første landplantene måtte ha utvikla kutikula, arkegonier og generasjonsveksling (samtlige kransalger er haplonter). De høyere plantene har etter hvert ervervet nye karakterer som gjorde dem enda bedre tilpasset landlivet. De enkleste er levermosene (Hepaticophyta) som bare har kutikula, arkegonier og generasjonsveksling – med andre ord det som er høyst nødvendig for å være landplanter (figur 5). Levermosene oppfattes av mange forfatterne som søstergruppe til alle andre høyere planter (Niklas 1997, Qiu et al. 1998, Cronck 2001), mens Nickrent et al. (2000) argumenterer for at nålkapselmosene var først ute. Den tette kutikulaen er et hinder for gassutveksling under fotosyntesen. Levermosene kompenserer dette ved tynn kutikula eller spesielle porer (skorsteiner) som verken kan åpne eller lukke seg (Watson 1974).

Spalteåpningene (stomata) kan åpne og lukke seg, og tillater passasje av både oksygen og karbondioksid (CO_2) samtidig som de kan beskytte de underliggende cellene ved tørke. Både nåkapselmose (Anthocerophyta) og bladmosene (Bryophyta) har spalteåpninger og står derfor sammen med karplantene når det gjelder denne karakteren (figur 5). Nåkapselmose er noen særringer. De har plastider som minner om grønnalger og algeliknende thallus, men har altså spalteåpninger (Watson 1974, Nickrent et al. 2000). I stengelen til bladmosene finner vi i tillegg ofte noen forlengete celler, hydroider, som kan transportere vann og næringsstoffer (Watson 1974, Niklas 1997) (figur 5). Disse kan minne om ledningsvevet hos karplantene, og de kan tyde på et nærmere slektskap mellom bladmosene og karplantene, noe som støttes av enkelte molekylære studier (se Niklas 1997). Imidlertid er både gametofytt og sporofytt hos de mest opprinnelige karplantene, de utdødde urbregnene (Rhyniophyta), svært ulike de tilsvarende dannelsene hos nålevende bladmoser (Taylor et al. 2005). Det må dessuten tilføyes at Nishiyama et al. (2004) hevder at alle levermosene, nåkapselmose og bladmosene danner ei monofyletisk gruppe, som står som søstergruppe til alle karplantene, inkludert urbregnene. Dette er basert på et stort antall gener i plastidene, men svært få arter er tatt med, så foreløpig får vi avvente om vi skal gjenreise mosene som ei systematisk gruppe og ikke bare som en livsform. I sin breie oversikt over plantenes fylogeni tar Palmer et al. (2004) konsekvens av usikkerheten omkring evolusjonen hos mosene og plasserer de tre rekkene helt basalt i fylogenen over de høyere plantene, uten å antyde noe slektskap mellom dem.

Jeg skal ikke gå særlig inn på den videre utviklinga av landplantene annet enn å gi ei kort skisse: Fra forfedre som kanskje liknet bladmoser – eller helst deres forfedre – oppsto former med dikotomt (dvs. gjentatte Y-formete greiner) forgreina sporofytt (alle moser har ugreina sporofytt) og som raskt utvikla et primitivt ledningsvev (med trakeider – ekte vedrør kom med frøplantene – og silrør). Vi fikk urbregnene (Rhyniophyta) som levde fra ordovicium til devon og som er utgangsgruppa for alle nålevende karplanter (Graham 1993, Niklas 1997). Fra disse oppsto to ulike utviklingslinjer (Niklas 1997, Soltis et al. 1999, 2002, Cronck 2001, Pryer et al. 2001, Palmer et al. 2004). Den første linja utmerker seg ved blad som er *mikrofyller* (én nerve, kanskje oppstått fra en stengeltorn

hvor det vokste inn ei sidegrein fra ledningsstengelen) som sitter som tagger eller nåler oppetter stengelen, eller de danner rosetter (figur 6). Her finner vi kråkefotplantene (Lycophyta) og noen utdødde grupper som slutter seg til disse. Den andre linja utmerker seg ved blad som er *megafyller* (to til flere nerver, oppstått fra et skuddsystem som er blitt avflatet og fylt ut med bladvev) (figur 6). Her finner vi rekka bregner og sneller (Pterophyta eller Moniliphyta) og frøplantene. Snellene (Equisetales) og børstebregnene (Psilotales) kan ikke lenger forsvares som egne rekker (Pryer et al. 2001). De molekylære analysene har forårsaket store omkalfatringer: ormetungene/marinøkylene (Ophioglossales) og børstebregnene (Psilotales) danner søstergruppe til resten av bregnene og snellene. Snellene (Equisetales) og de bregneliknende Marattiales danner søstergruppe til de leptosporangiate bregnene (Polypodiales). (Se for øvrig Pryer et al. 2001, Schneider et al. 2004, Palmer et al. 2004.) Leptosporangiat betyr at sporehuset er tynnvegget bortsett fra annulus (som danner åpningsapparatet). De andre bregnene og snellene er eusporangiate, dvs. har tjukkveggete sporehus. De moderne leptosporangiate bregnene utvikla seg i kritt-tertiær, bokstavelig talt i skyggen av tette skoger av dekkfrøete (Schneider et al. 2004).

Nylig er det blitt lansert en teori som skal forklare hvorfor megafyllene oppsto (Osborne et al. 2004): De første landplantene var enten glatte (urbregner) eller dekket med nålformete mikrofyller (kråkefotplantene). Disse var enerådene fra silur til midten av devon. Da oppsto de tidligste bregnene og forløperne til frøbregnene (se neste avsnitt) med megafyller. Osborne et al. (2004) viser at dette tidsmessig sammenfaller med at CO_2 -nivået i atmosfæren plutselig falt. Siden CO_2 er en klimagass, sank samtidig temperaturen. Dette bant veg for planter med megafyller, som hadde større overflate med flere spalteåpninger til å ta opp de lavere CO_2 -mengdene. Dessuten forhindret det kjølige klimaet overoppheting av megafyllene.

Frøplantene

Frøplantene har utgangspunkt i de primitive og utdødde (devon til ca. jura) frøbregnene (Pteridospermophyta), der mange så ut som bregner (riktignok med frø istedenfor sporehushoper). Fra disse gikk to utviklingslinjer. Den ene til de nakenfrøete (Gymnospermae), den andre til de dekkfrøete (Anthophyta) (Soltis et al. 1999, 2002, Cronck 2001, Palmer et al. 2004). De nakenfrøete omfatter

flere, ganske ulike grupper som plasseres i egne rekker, konglepalmer (Cycadophyta), tempeltrær (Ginkgophyta), bartreer (Coniferophyta), bennettitter (Bennettitophyta) (døde ut i kritt) og gnetofytter (Gnetophyta). De dekkfrøete (Anthophyta) omfatter bare én eneste rekke, som til gjengjeld er den mest vellykkete og artsrike av alle rekker av fotoautotrofe organismer – mer enn 230 000 arter beskrevet (Margulis & Schwartz 1997). – For dem som vil vite mer om de dekkfrøetes fylogeni og evolusjon, henviser jeg til artiklene til The Angiosperm Phylogeny Group APG (1998), Cronck (2001), Wessenberg (2003) og Soltis et al. (2004).

Litteratur

- APG 1998. An ordinal classification for the families of flowering plants. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 531-553.
- Baldauf, S.L. 2003. The Deep Roots of Eukaryotes. *Science* 300: 1703-1706.
- Baldauf, S.L., Roger, A.J., Wenk-Siefert, I. & Doolittle, W.F. 2000. A Kingdom-Level Phylogeny of Eukaryotes Based on Combined Protein Data. *Science* 290: 972-977.
- Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* 73: 203-266.
- Cavalier-Smith, T. 2003. The excavate protozoan phyla Metamonada Grassé emend. (Anaeromonada, Parabasalia, *Carpodomonas*, Eopharyngia) and Loukozoa emend. (Jakobea, *Malawimonas*): their evolutionary affinities and new higher taxa. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 53: 1741-1758.
- Cavalier-Smith, T. & Chao, E.E.-Y. 2003. Phylogeny of Choanozoa, Apusozoa, and Other Protozoa and Early Eukaryote Megaevolution. *J. Mol. Evol.* 56: 540-563.
- Christensen, T. 1966. Botanik (red. Böcher, T.W., Lange, M. & Sørensen, T.), Bind II Systematisk botanikk nr. 2, alger, 2. udgave, Munksgaard, København.
- Cronck, Q.C.B. 2001. Plant evolution and development in a post-genomic context. *Nat. Rev. Gen.* 2: 607-619.
- De Las Rivas, J., Lozano, J.J. & Ortiz, A.R. 2002. Comparative Analysis of Chloroplast Genomes: Functional Annotation, Genome-Based Phylogeny, and Deduced Evolutionary Patterns. *Genome Res.* 12: 567-583.
- Delwiche, C.F. 1999. Tracing the Thread of Plastid Diversity through the Tapestry of Life. *Am. Natural.* 154: S164-S177.
- Delwiche, C.F., Karol, K.G., Cimino, M.T. & Sytsma, K.J. 2002. Phylogeny of the genus *Coleochaete* (Coleochaetales, Charophyta) and related taxa inferred by analysis of the chloroplast gene *rbcL*. *J. Phycol.* 38: 394-403.
- Douzy, J.P., Snell, E.A., Baptiste, E., Delsuc, F. & Philippe, H. 2004. The timing of eukaryotic evolution: Does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 15386-15391.
- Fleming, A. 1928. On the antibacterial action of cultures of a *Penicillium*, with special reference to their use in the isolation of *B. influenzae*. *Brit. J. exp. Path.* 10: 226-236.
- Gould, S.J. (red.) 1993. The book of life. Eldbury Hutchinson, London.
- Graham, L.E. 1993. Origin of land plants. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Hausmann, K., Hülsmann, N. & Radek, R. 2003. Protistology. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Berlin, Stuttgart.
- Klaveness, D. 1994. Algenes opprinnelse og tidlige evolusjon. *Blyttia* 52: 167-179.
- Kumar, S. & Rzhetsky, A. 1996. Evolutionary Relationships of Eukaryotic Kingdoms. *J. Mol. Evol.* 42: 183-193.
- Lewin, R.A. 1981. Prochloron and the theory of symbiosis. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 361: 325-329.
- Linnaeus, C. 1753. Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitas, ad genera relatas,... Holmiæ.
- Lysebraate, I.A. 1988. Silfium. Nytteveksten som forsvant. Våre Nyttevekster 83: 49-54.
- Margulis, L. & Schwartz, K. 1997. Five kingdoms, an illustrated guide to the phyla of life on earth. W.H. Freeman and company, New York.
- Morden, C.W. & Golden, S.S. 1989. psbA genes indicate common ancestry of prochlorophytes and chloroplasts. *Nature* 337: 382-385.
- Müller, D. 1971. Planteanatomi. 6. Udgave. N. Olaf Møller, København.
- Nickrent, D.L., Parkinson, C.L., Palmer, J.D. & Duff, R.J. 2000. Multigene Phylogeny of Land Plants with Special Reference to Bryophytes and the Earliest Land Plants. *Mol. Biol. Evol.* 17: 1885-1895.
- Niklas, K.J. 1997. The Evolutionary Biology of Plants. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Nishiyama, T., Wolf, P.G., Kugita, M., Sinclair, R.B., Sugita, M., Sugiura, C., Wakasugi, T., Yamada, K., Yoshinaga, K., Yamaguchi, K., Ueda, K. & Hasebe, M. 2004. Chloroplast Phylogeny Indicates that Bryophytes Are Monophyletic. *Mol. Biol. Evol.* 21: 1813-1819.
- Osborne, C.P., Beerling, D.J., Lomax, B.H. & Chaloner, W.G. 2004. Biophysical constraints on the origin of leaves inferred from the fossil record. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 10360-10362.
- Palmer, J.D., Soltis, D.E. & Chase, M.W. 2004. The plant tree of life: an overview and some points of view. *Am. J. Bot.* 91: 1437-1445.
- Pryer, K. M., Schneider, H., Smith, A.R., Cranfill, R., Wolf, P.G., Hunt, J.S. & Sipes, S.D.. 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* 409: 618-622.
- Qiu, Y.-L., Cho, Y.R., Cox, J.C., & Palmer, J.D. 1998. The gain of three mitochondrial introns identifies liverworts as the earliest land plants. *Nature* 394: 671-674.
- Rueness, J. 1998. Alger i farger. Almatel forlag, Oslo.
- Saunders, G.W. & Hommersand, M.H. 2004. Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the content of contemporary systematic data. *Am. J. Bot.* 91: 1494-1507.
- Schneider, H., Schuettpelz, E., Pryer, K.E., Cranfill, R., Magallon, S. & Lupia, R. 2004. Ferns diversified in the shadow of angiosperms. *Nature* 428: 553-557.
- Soltis, D.E., Albert, V.A., Savolainen, V., Hilu, K., Qiu, Y.-L., Chase, M.W., Farris, J.S., Stefanović, S., Rice, D., Palmer, J.D. & Soltis, P.S. 2004. Genome-scale data, angiosperm relationships, and 'ending incongruence': a cautionary tale in phylogenetics. *TRENDS in Plant Science* 9: 477-483.
- Soltis, P.S., Soltis, D.E., Savolainen, V., Crane, P.R. & Barraclough, T.G. 2002. Rate heterogeneity among lineages of tracheophytes: Integration of molecular and fossil data and evidence

for molecular living fossils. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99: 4430-4435.

Soltis, P.S., Soltis, D.E., Wolf, P.G., Nickrent, D.L., Chaw, S.-M. & Chapman, R.L. 1999. The Phylogeny of Land Plants Inferred from 18S rDNA Sequences: Pushing the Limits of rDNA Signal? Mol. Biol. Evol. 16: 1774-1784.

Stechmann, A. & Cavalier-Smith, T. 2002. Rooting the Eukaryote Tree by Using a Derived Gene Fusion. Science 297: 89-91.

Stechmann, A. & Cavalier-Smith, T. 2003. The root of the eukaryote tree pinpointed. Curr. Biol. 13: R665-R666.

Taylor, T.N., Kerp, H. & Hass, H. 2005. Life history biology of early land plants: Deciphering the gametophyte phase. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 102: 5892-5897.

Tengs, T., Dahlberg, O.J., Shalchian-Tabrizi, K., Klaveness, D., Rudi, K., Delwiche, C.F. & Jakobsen, K.S. 2000. Phylogenetic

Analyses Indicate that the 19'Hexanoyloxy-fucoxanthin-Containing Dinoflagellates Have Tertiary Plastids of Haptophyte Origin. Mol. Biol. Evol. 17: 718-729.

Thronsdon, J. & Eikrem, W. 2001. Marine mikroalger i farger. Almatel forlag, Oslo.

Watson, E.V. 1974. The Structure and Life of Bryophytes. Third edition. Hutchinson University Library, London.

Wellman, C.H., Osterloff, P.L. & Mohiuddin, U. 2003. Fragments of the earliest land plants. Nature 425: 282-285.

Wesenberg, J. 2003. Skiftende vinder i blomsterplantesystemet. Blyttia 61: 199-213.

Whittaker, R.H. 1959. On the broad classification of organisms. Quart. Rev. Biol. 34: 210-226.

Whittaker, R.H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. Science 163: 150-160.

FLORISTISK SMÅGODT

Nye funn av håndmari- nøkkel *Botrychium* *lanceolatum* i Tinn, Telemark

Arne Heggland

Ekorntveien 5, NO-4818 Færvik. E-post: arne@sistesjanse.no

I forbindelse med kommunedelplanen for Måna-området i Tinn, Telemark, utførte undertegnede sammen med Sigve Reiso og Tom Helliik Hofton våren 2005 noen ukesverk med feltkartlegging av biologisk mangfold i Månas nedslagsfelt, se Reiso et al. (2005). Nærmere bestemt arbeidet vi på strekningen fra Krossobanen og opp til Møsvannsdammen, med tilhørende skogslier og noe areal i lavalpin sone. I regionen finnes et stort antall gamle setre. I tillegg til strabasiose befaringer i stupbratte skogslier fokuserte vi derfor på undersøkelse av setervoller på jakt etter verdifulle natur-enger. Et gammelt funn av håndmarinøkkel fra «Hovdestaul i Hjerdaalen, 1949» (Botanisk museum, karplanteherbariet på nett), samt et ferskt funn av arten fra Hovden i Møsvatn, Vinje i 2004 (se T. Berg, turreferat og K. Hombie, «Blyttagalleriet», begge i Blyttia 2/2005) gav inspirasjon til et par ekstra økter med knegang over de mange setervollene i området. Resultatene uteble heller ikke, da flere artsrike kulturmarksbiotoper ble funnet, deriblant to nye lokaliteter med håndmarinøkkel. Dataene omkring funnene er som følger:

Telemark, Tinn: Storstaul. UTM (WGS 84) MM 727 288, 925 moh. 22.06.2005: Håndmarinøkkel, 4 planter. A. Heggland. 1 eks. innsamlet og belagt for innsendelse til Karplanteherbariet UiO. Fotodokumentert, figur 1. Naturbeitemark i gjengroing. Liten setervoll med ennå fint naturengpreg på noen magre rygger.

Telemark, Tinn: Nuten seter sør for Klokkehovd. UTM (WGS 84) MM 743 371, 880 moh. 23.06.2005: Håndmarinøkkel, 3 planter. A. Heggland. Fotodokumentert, figur 2. Setervoller i et større område med kulturmark i varierende stadier av gjengroing - flere rester med fint naturengpreg.

Hovdestaul i Hjerdaalen ble reinventert, men uten nye funn av håndmarinøkkel. Derimot ble fjellmarinøkkel funnet her, figur 3 (finnes S. Reiso). Deler av denne setervollen har ennå betydelige naturverdier, selv om den har vært dårlig hevdet gjennom mange år.

Håndmarinøkkel er rødlistet som «hensynskrevende» (Direktoratet for Naturforvaltning 1999), og finnes i Norge sjelden fra Ryfylke til Alta, opp til 1200 m.o.h. (Lid & Lid 1994). I Telemark er arten tydeligvis sjelden, da den kun er kjent fra en håndfull lokaliteter i kommunene Bø, Seljord, Tinn, Tokke og Vinje (Fylkesmannen i Telemark 1999, karplanteherbariet på nett). Flere funn er svært gamle.

Tilstanden for seterland- landskapene i Tinn

På grunn av driftsendringer i landbruket er tilstanden for mange av setervollene i undersøkelsesområdet dårlig mhp. langsiktig bevaring av artsrik

europaesk/moter/andre/022021-990482/dok-bn.html)

På den eine sida har vi fått melding om dobbelt nei:

1. Naturforvaltning er ikkje med på EØS-avtalen.

2. Det er ingen planer om å slutta seg til Natura 2000-nettverket.

På den andre sida har vi EØS-avtalen sine overordna målsettingar: «*et høyt beskyttelsesnivå med hensyn til miljø*» og den norske referansegruppa ved kontaktperson Irene Bauer.

EØS-avtalen legg klare føringar på at partane i avtalen skal sikre ei forsiktig og fornuftig utnytting av naturressursane, kvifor skal ein da enkelt avvise Habitat-direktivet med at det ikkje er ein del av avtala?

Vi meiner at må være rom og muligheter for å ta opp Nettelblatt sitt forslag til handsaming.

Litteratur

Nettelblatt 2005. Leiar. Blyttia 63: 172.

Norges Lover 1687-2005. Avtale om det europeiske økonomiske samarbeidsområdet (EØS-avtalen).

Blyttia offisielt NIVÅ-verdsatt som publiseringskanal

Det kan kanskje være av interesse for Blyttias lesere at Blyttia nå er rangert i det spesielle norske NIVÅ-systemet for publikasjonskanaler (<http://dbh.nsd.uib.no/kanaler/>). Norsk Samfunnsfaglig Datatjeneste (NSD) har av norske forskningsbyråkrater fått i oppdrag å rangere publikasjonskanaler, fordi de økonomiske tilbakeføringer til enhetene skal være i samsvar med kvantitet og kvalitet av vitenskapelig produksjon.... Det faktum at Blyttia er rangert, viser også at Blyttia anerkjennes som en vitenskapelig publikasjonskanal på NIVÅ 1, dvs. sammen med American Journal of Botany, Annals of Botany, Annals of the Missouri Botanical Garden, Botanical Journal of the Linnean Society, The Botanical Review etc. Dette burde inspirere norske botanikere til å skrive i Blyttia.

Samtidig vil mange, meg selv inkludert, nok synes at denne rangeringsordningen og den underliggende finansieringsfilosofien ikke akkurat er et gjennombrudd for faglig kvalitet, snarere tvert imot – et gjennombrudd for ennå mer juks og fanteri, kanskje.

Men anerkjennelsen av bladet er nå i alle fall hyggelig.

Dag Klaveness

De heterotrofe: slim, tarmar og hyfer

Klaus Høiland

Biologisk institutt, PB 1066 Blindern, NO-0318 Oslo
klaus.hoiland@bio.uio.no

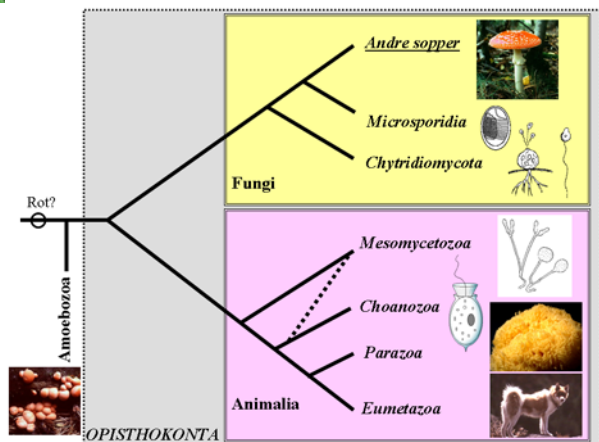
Denne artikkelen skal handle om de helt heterotrofe organismene (figur 1), med andre ord skapninger som ikke har, og (høyst sannsynlig) aldri har hatt verken primære, sekundære eller tertiære plastider. Men dette utelukker ikke at de kan ha kontakt med fotosyntese. Noen få krageflagellater kan ha innfangete kleptokloroplastar; visse virvelløse dyr, f.eks. noen svamper, nesledyr og flatmarkar, kan ha mutualisme med encellede alger; sopp kan danne lav med alger og blågrønnbakterier, og mykorrhiza med høyere planter.

Artikkelens omtalte riker utgjør til sammen hovedmengden av de nålevende organismene som er kjent på Jorda. Slår vi sammen soppriket og dyreriket får vi rundt 1,2 millioner arter til sammen, hvilket er over 70 % av alle kjente nålevende arter.

Og om leseren ikke har fått med seg dette før: det er i denne artikkelen her *du* hører hjemme, dvs. i dyreriket (Animalia), rekke ryggstrengdyr (Chordata), klasse pattedyr (Mammalia), orden primater (Primates), menneskefamilien (Hominidae), slekt menneske *Homo*, art moderne menneske *Homo sapiens*.

Det slimete riket – Amoebozoa

Vi kommer nå til et rike som først er blitt erkjent etter vidtgående studier av molekylære karakterer og anvendelse av hardtslående regneverktøy (figur 2). For ikke lenge siden ble dette riket slått sammen med urdyrriket (Cercozoa) (som i denne sammenhengen bør kalles rest-urdyr) til et overordnet urdyrrike (Protozoa) (se f.eks. Høiland 2001). Felles var f.eks. at mitokondriene har rørfemete cristae (Taylor 1999) og at de fleste representantene er amøber eller i det minste har amøbeliknende stadier i livssyklus. Imidlertid har de nyeste publikasjonene vist at disse to rikene ellers har nokså lite til felles. Blant annet har «rest»-urdyrriket (Cercozoa) sammensmeltingen (fusjonen) mellom de to genene som koder for henholdsvis enzymene dihydrofolatreduktase (DHFR) og tymidylatsyntase (TS), mens det slimete riket har disse to genene hver for seg (som også hos dyreriket og soppriket) (Stechmann & Cavalier-



Figur 3. Dyreriket og soppriket er to søstergrupper som forenes i overriket Opisthokonta. Hovedgruppene innafor hvert av rikene er også tatt med, likeledes den formodete søstergruppa til Opisthokonta, det slimete riket (Amoebozoa). Den stiplede linja til Mesomycetozoa antyder et alternativt slektskap. På illustrasjonen sees ulvemjolk *Lycogala epidendron* (Amoebozoa), tummelsjuke-sopp *Ichthyophonus hoferi* (Mesomycetozoa), en skjematisk krageflagellat (Choanozoa), badesvamp *Euspongia officinalis* (Parazoa), hund *Canis familiaris* (Eumetazoa), algesopp *Rhizophyidum couchii* (Chytridiomycota), en skjematisk mikrosporide (Microsporidia) og rød fluesopp *Amanita muscaria* (andre sopper). Ei mulig rot til de eukaryote organismene er antydnet. (Tegninger og fotografier, Klaus Høiland.)

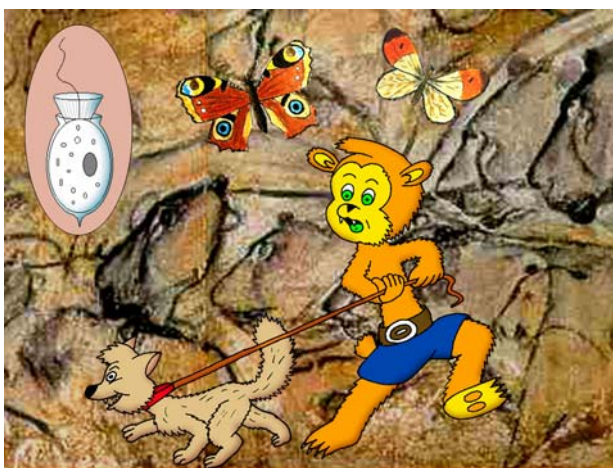
Figur 4. Dyreriket (Animalia) er ett av de to klassiske rikene av levende ting, og opprettet allerede av Aristoteles. Dyreriket har i langt større grad unngått avskallingen som er blitt planteriket til del. Det er bare de dyrelignende protistene, unntatt krageflagellatene og

Figur 1. Artikkelenes riker omfatter kun heterotrofe organismer som verken har eller har hatt plastider (enten de er primære, sekundære og tertiære). Dyreriket har indre, soppriket ytre fordøyelse. Snutetute er ute med trøffel-svinet sitt. Trøffler *Tuber* er sekssporesopper med underjordiske fruktlegermer. De har mutualisme med både planteriket og dyreriket; de danner mykorrhiza med eik og bøk, og de pirrer dyr med (kjønns)duft og gir dem et godt måltid, samtidig som sporene blir spredt etter å ha passert tarmkanalen uskadd. Det relativt lille slimete riket oppfattes nå ofte som søstergruppe til både dyreriket og soppriket. (Tegning, fotografi og arrangement, Klaus Høiland.)

Figur 2. Det slimete riket (Amoebozoa) omfatter både amøber og slimsopper. Nederst til høyre er skallamøbene *Diffugia* og *Arcella* som lever i ferskvann. Til venstre er et plasmodium av slimsoppen trolldør *Fuligo septica*, og øverst til høyre plasmodier av ulvemjolk *Lycogala epidendron* – to vanlige slimsopper på stubber og annen morken ved. De norske navnene med troll- og ulv- er nedsettende. I gamle dager så folk på store slimsopper med sterk mistro, og de mest forunderlige forklaringer ble gitt på deres (oftest plutselige) herkomst. Djervelen, hekse eller de underjordiske hadde selvfølgelig en finger med i spillet, og det beste man kunne gjøre var å peise løs på trollskapen med en bjørkekvis. Sang man høgmes-sesalmen ved fastelaven samtidig var man sikker på å bli spart! (I følge «Sannferdige skrøner» av Kittelsen og Skeibrok er denne salmen meget sterk.) Avkledd all overtro er slimsoppene fortsatt underlige skapninger som det forskes mye på. Kunnskapene om dem kan blant annet være nyttige i forståelsen av hvordan kreftceller oppfører seg. (Fotografier og arrangement, Klaus Høiland – med unntak av skallamøbene som er fra Alfred Brehm, Dyrenes liv, Gyldendal Norsk Forlag, 1929.)

Figur 3. Dyreriket og soppriket er to søstergrupper som forenes i overriket Opisthokonta. Hovedgruppene innafor hvert av rikene er også tatt med, likeledes den formodete søstergruppa til Opisthokonta, det slimete riket (Amoebozoa). Den stiplede linja til Mesomycetozoa antyder et alternativt slektskap. På illustrasjonen sees ulvemjolk *Lycogala epidendron* (Amoebozoa), tummelsjuke-sopp *Ichthyophonus hoferi* (Mesomycetozoa), en skjematisk krageflagellat (Choanozoa), badesvamp *Euspongia officinalis* (Parazoa), hund *Canis familiaris* (Eumetazoa), algesopp *Rhizophyidum couchii* (Chytridiomycota), en skjematisk mikrosporide (Microsporidia) og

Mesomycetozoa, som er tatt ut. Øverst til venstre er det innfelt en encellet krageflagellat, som omfatter de mest primitive representantene for dyreriket. Insektene (klasse Insecta i rekke leddyr Arthropoda) er verdens største organismegruppe med over 750 000 kjente arter. Det er faktisk beskrevet flere arter insekter enn summen av alle andre kjente levende organismer. På illustrasjonen sees dagpåfugløyne *Inachis io* og aurorasommerfugl *Anthocharis cardamines*. Hunden *Canis familiaris* er høyst sannsynlig vår eldste kulturorganisme. Funn som er gjort i Sør-Asia, kan tyde på at den var temmet allerede for ca. 15 000 år siden og at opprinnelsen var i flere ulike populasjoner av ulv *Canis lupus* (Savolainen et al. 2002). Bakgrunnsbildet er hentet fra de berømte hulemaleriene i Chauvet i Frankrike. Disse regnes som verdens eldste malerier og er opptil 32 000 år gamle (Chauvet et al. 1996). Disse fantastiske avbildningene, som viser dyr som levde i Mellom-Europa under siste istid, ble oppdaget så seint som i 1994. Dyra på illustrasjonen her er huleløve *Panthera leo spelaea*, som døde ut mot slutten av siste istid. (Tegninger, fotografier og arrangement, Klaus Høiland, unntatt bakgrunnsbildet som er fra <http://www.hominids.com/donsmaps/chauvetcave.html>.)



Figur 5. At soppriket og dyreriket er søstergrupper, vil nok overraske mange botanikere – iallfall dem som fortsatt ser på sopp som «blomsterløse planter». Men indisiene peker alle i samme retning, dyr og sopp tilhører samme stamme av heterotrofe organismer. De har aldri hatt evne til fotosyntese, og de har heller aldri hatt plastider. Men dyr og sopp har to fundamentalt forskjellige måter å ta opp næring på; førstnevnte ved *indre fordøyelse* (maten blir spist og deretter brutt ned av enzymer i tarmkanalen og tatt opp av cellene i tarmveggen), sistnevnte ved *ytre fordøyelse* (maten – eller substratet, som det kalles her – ligger utafor soppen, sopphyfene skiller ut enzymer som bryter ned substratet, deretter tas de enkle nedbrytningsproduktene (sukker, aminosyrer osv.) opp av sopphyfene). Soppens tilrop til Snutetute er tabloid, men likevel med en kjerne av sannhet! (Tegning, fotografi og arrangement, Klaus Høiland.)



Figur 6. Snutetute ser forundret på dyr fra tidsperioden ediacarium (eller vendium) (ca. 635-543 millioner år). Disse flercellede organismene, som trolig døde ut før kambrium, var tiltrykte, flate eller skorpeformete og hadde ei vattert overflate (utseende nærmest som dørmatter etter madrasser), i tillegg til et nettverk av hule rør (hyfer?). De levde høyst sannsynlig i eller ved grunt vann og på eller inni sedimentene (de fleste fossilene er fra sandstein). Mest sannsynlig hadde de *ytre fordøyelse* og ernærte av de organiske stoffene som var tilgjengelig der – som saprotrofer analogt med sopper (se Xiao et al. 2005). – Det er lov å spekulere litt: Var de ediacariske organismene et felles utgangspunkt for både dyreriket og soppriket, eller representerte de bare ei evolusjonær blindgate? (Tegninger, fotografi og arrangement, Klaus Høiland.)



Smith 2003, Baldauf 2003). En mer iøynefallende egenskap er at urdyrriket vanligvis har trådformete eller tilspissete (filose) pseudopodier, mens det slimete riket har avrundete (lobose) pseudopodier. Det slimete riket omfatter amøber og slimsopper. Noen viktige rekker er: Archamøber (Archamoebae) som tidligere ble ført til det bortgjemte riket (Archezoa) fordi mitokondriene er redusert (dysenteriamøben *Entamoeba histolytica* hører hit) (Keeling 1998); ekte amøber som enten er nakne (f.eks. den enkjernete *Amoeba* eller flerkjernete *Chaos*) eller dekket av et husliknende skall (f.eks. *Arcella* og *Diffugia*) [med et forbehold om at de relativt lite studerte skallamøbene virkelig tilhører det slimete riket og ikke urdyrriket]; dictyostelider (Dictyosteliomycota) som er slimsopp-likende organismer med flercellete plasmodier (der hver celle har én kjerne, nær sagt noe midt i mellom amøbe og slimsopp); og slimsopper (Myxomycota) som har flerkjernete plasmodier (der kjernene flyter rundt i ei slags kjempecelle, som av og til kan bli over 10 cm i diameter, f.eks. trol-smør *Fuligo septica*) uten avgrensning mellom kjernene. Archamøbene og de ekte amøbene lever enten parasittisk eller i vann og på fuktige steder. Tidligere ble de sett på som svært primitive dyr og håndtert av zoologene. Dictyostelidene og slimsoppene fins hovedsakelig på jord eller morken ved og lever av bakterier eller døde plante- og dyrerester. Da de formerer seg med sporer, ble de, trass dyrisk utseende og oppførsel, betraktet som primitive sopper og håndtert av botanikerne. På mange måter representerer de ekte slimsoppene med sine kompliserte livssykluser, plasmodier og sporehus toppen av det slimete riket. Interessant er at de fleste nyere fylogenetiske undersøkelser viser at det slimete riket står som søstergruppe til paret dyreriket/soppriket (Baldauf & Doolittle 1997, Baldauf 1999, 2003, Baldauf et al. 2000, Baptiste et al. 2002, Lang et al. 2002, Cavalier-Smith 2003, Stechmann & Cavalier-Smith 2003) (figur 3).

Dyreriket – Animalia

Det andre av de klassiske rikene lot Aristoteles omfatte alt som hadde evne til eksistens, formering og bevegelse. Problemet var da sjødyr som svamper og koraller, som overflatiske minner om planter, og som for svampenes vedkommende også mangler evne til bevegelse. I Aristoteles' «Scala naturae» dannet disse dyra overgang mot planteriket. Og Linné, som var mer opptatt av plan-

ter enn av dyr, fulgte stort sett Aristoteles (og presenterte egentlig et dårligere system over dyreriket enn han, han regnet blant annet svamper som planter (Linnaeus 1753)). I det aristoteliske-linnéiske systemet omfattet dyreriket det nåværende dyreriket pluss alle heterotrofe protister med indre fordøyelse, dvs. urdyr i videste forstand. (Noen inkluderte også encellete algeflagellater som øyealger og fureflagellater fordi de av og til kan mangle klorofyll.) Haeckel (1866) gjorde riktignok et forsøk på et trerike-system og opprettet for første gang protisriket sidestilt mellom planteriket og dyreriket. I protisriket puttet han alle urdyra og også svampene og slimsoppene. Hans dyrerike inneholdt da bare dyr med cellevæv og organer, og det lå atskillig nærmere vår nåværende oppfatning. Men som nevnt i en tidligere artikkel (Høiland 2004), Haeckels system vant ingen tilslutning i samtida. Etter introduksjonen av femrike-systemet ble dyreriket snevret inn til å gjelde flercellete heterotrofe organismer med indre fordøyelse og uten cellevegg, men med cellevæv og organer, der den diploide generasjonen dominerer, og hvor den befruktete eggcella (zygoten) deler seg til ei hul kule, blastula, som siden krenger seg innover til en gastrula (som utvikler seg videre til det voksne dyret). Det er denne oppfatningen av dyreriket vi finner i de fleste lærebøkene (figur 3 og 4) (se også Margulis & Schwartz 1997).

Allerede i 1987 så Cavalier-Smith den besnærende likheten mellom dyreriket og soppriket (minus eggsporesoppene som han regnet til det gule riket). Han anførte tre viktige, sammenbindende egenskaper: (1) ytre beskyttelse med kitin er vanlig; (2) lagringskarbohydrater er glykogen, ikke stivelse; (3) mangel på plastider; og (4) i det mitokondrielle m-RNA (budbringer-RNA) koder tripletten UGA for aminosyra tryptofan, ikke for avslutning av proteinkjeden (som f.eks. hos planteriket). Seinere oppdaget Celerin et al. (1996) at det viktige strukturprotein kollagen, som til da bare var kjent fra dyreriket, også finnes hos soppene. I tillegg kommer at mitokondriene har flate cristae, som riktignok også karakteriserer både det røde riket og planteriket (se Taylor 1999). Gruppen, som omfatter dyreriket, soppriket og krageflagellatene (som vi straks skal komme tilbake til), kalte han Opisthokonta, som sikter til at deres felles forfar sannsynligvis var en encellet organisme med én glatt flagell som var rettet bakover (slett ikke ulik vår egen sædcelle) (Cavalier-Smith 1987). Slektskapet mellom dyreriket, soppriket og krageflagellatene fikk støtte allerede ved tidlige molekyl-

lære undersøkelser (Wainright et al. 1993). Og i dag er det allment akseptert at soppriket og dyreriket danner to søstergrupper (se f.eks. Baldauf et al. 2000, Stechmann & Cavalier-Smith 2002, 2003, Cavalier-Smith 2003, Baldauf 2003, Cavalier-Smith & Chao 2003) (figur 4). Begge rikene har satset helt og holdent på heterotrofi – dyr på indre, sopp på ytre fordøyelse (sopp er vregnte dyr; eller omvendt – figur 5). Denne forskjellen m.h.t. opp- tak av organisk næring er avgjørende for deres morfologi, anatomi og formering, og bestemmen- de for hvorfor dyr og sopp er så ulike. Fylogenetisk hadde det egentlig ikke vært noe i veien for å slå dyreriket og soppriket sammen til ett rike, Opistho- konta (Baldauf 2003, Steenkamp et al. 2005). Men både tradisjon og økologiske hensyn tilsier at vi ikke gjør dette. Dessuten er rikene store nok som de er: soppriket har 80 000 kjente arter (og et esti- mat på 1,5 millioner) (Lutzoni et al. 2004), dyreriket har 1,1 millioner kjente arter (og et estimat på 30 millioner) – bare insektene teller over 750 000 kjente arter (Margulis & Schwartz 1997). Så Opisthokonta bør iallfall av praktiske grunner oppfat- tes som et overrike (figur 4).

Krageflagellatene – de mest opp- rinnelige dyra?

De allerede omtalte krageflagellatene (Choano- zoa) (figur 4) er encellede (eller kolonidannende) organismer med dyrisk levevis (med unntak av noen svært få med kleptokloroplaster), og som i følge femrike-systemet skal settes i protistriket. De har én enkel flagell og en krage av flimmerhår ved basis av flagellen. Cellene er hos mange ar- ter dessuten omgitt av et «hus» (teka) som kan bestå av kiselsyre, kitin eller cellulose. Noen er frittlevende, andre fastsittende. Til tross for at de er encellede, har de så mange biokjemiske og ultrastrukturelle fellestrekk (f.eks. flate cristae) med ekte dyr at de ofte settes basalt i dyreriket. Dessuten er det en påfallende likhet mellom kra- geflagellater og kragecellene (choanocytene) hos svamper (den mest primitive rekka av flercellede dyr) (se f.eks. Leadbeater 1983). Majoriteten av de molekylære studiene viser at krageflagellatene (Choanozoa) er søstergruppe til de flercellede dyra (Metazoa) (Wainright et al. 1993, Cavalier-Smith & Allsopp 1996, Kumar & Zhetsky 1996, King & Carroll 2001, Lang et al. 2002, Cavalier-Smith & Chao 2003, Philippe et al. 2004); men se Maldonado (2004) som hevder et motsatt synspunkt, nemlig at krageflagellatene er derivert fra svampe- ne, nærmest som frittlevende krageceller. Cavali-

er-Smith (1987) påpekte videre at krageflagella- tene også har noen fellestrekk med soppene, spe- sielt med den laveste rekka, algesoppene (Chy- tridiomycota), som er den eneste rekka i soppriket som har sporer og kjønnceller med flagell. I følge ham kan man lett konvertere en krageflagel- lat til en algesopp. Det eneste den trenger er at teka omgjøres til en cellevegg av kitin. Derved mis- ter cella også evne til å oppta næring ved indre fordøyelse.

Mellom dyr og sopp

At grensa mellom dyreriket og soppriket er vans- kelig å trekke, kan vi takke den nyopprettede rekka Mesomycetozoa («soppdyr») for (Ragan et al. 1996, Mendoza et al. 2002) (figur 3). Dette er orga- nismer som tidligere ble sett på som vanskelig klassifiserbare protister eller primitive sopper. De fleste lever som parasitter, f.eks. *Ichthyophonus hoferi* som forårsaker tummelsjuke hos fisk og som tidligere be betraktet som en ekte sopp (har f.eks. hyfer med cellevegg av kitin) (Spanggaard et al. 1996) og *Rhinosporidium seeberi* som er en protistliknende parasitt hos mennesker (Herr et al. 1999). Mesomycetozoa, som betyr «mellom dyr og sopp», plasserer seg basalt mellom dyre- riket, krageflagellatene og soppriket. Fylogenien er noe uklar. Alt etter hvilke genetiske sekvenser, arter som inkluderes, og analyseverktøy som an- vendes, står Mesomycetozoa som søstergruppe til paret dyreriket/krageflagellater (Ragan et al. 1996), som søstergruppe til krageflagellatene (Medina et al. 2001, Mendoza et al. 2002, Sandvik 2004a) eller som søstergruppe til dyreriket (Herr et al. 1999, Medina et al. 2001, Peterson & Eernis- se 2001). Men oppløsningen til disse fylogenetis- ke trærne er dårlig, og man kan like godt betrakte Mesomycetozoa som ei rekke som plasserer seg omtrent midt mellom dyreriket/krageflagellatene og soppriket – i tråd med betydningen av det latin- ske navnet.

Dersom vi lar krageflagellatene og Mesomy- cetozoa tilhøre dyreriket, vil dette ha følgende grov- struktur:

- | | | |
|---|--|---|
| 1 | Encellede eller fåcellede kolonier. | 2 |
| 1 | Flercellede. Metazoa | 3 |
| 2 | Frittlevende, flagell og krage av flimmerhår. | |
| | Krageflagellater (Choanozoa) | |
| 2 | Parasittiske, soppliknende eller encellede, reduserte organismer. | |
| | «Soppdyr» Mesomycetozoa | |

- 3 Uten cellevev og organer, uten nervesystem, ingen evne til bevegelse. **Parazoa – omfatter bare rekke svamper (Porifera)**
- 3 Med cellevev og organer, med nervesystem, evne til bevegelse. **Eumetazoa – omfatter alle andre rekker av flercellele dyr; totalt 25–35, alt etter ulike oppfatninger**

To veger til flercellele dyr – bare én førte fram...

De eldste fossilene av flercellele dyr dateres til bake til 565 millioner år, dvs. øverste prekambrium – i perioden som kalles *ediacarium* (eller *vendium*) (ca. 635–543 millioner år) (Gould 1993, Narbonne & Gehling 2003, Xiao et al. 2005). Opprinnelsen til flercellele dyr kan muligens henge sammen med avslutningen av den verste istid som har rammet Jorda («snowball Earth») – i perioden 800–635 millioner år siden. Disse – gåtefulle – *ediacariske* (eller *vendiske*) organismene (figur 6) representerte trolig ei uavhengig utvikling av flercellele dyr før den såkalte *kambriske eksplosjonen* for 543 millioner år sida (se Labandeira 2005), som ga opphav til alle våre nåværende dyrekker. (Den kambriske eksplosjonen er meget godt dokumentert i de fantastiske fossilene fra Burgess Shale i British Columbia (Gould 1989)). De *ediacariske* dyra døde fullstendig ut før kambrium (som den aller første større organismegruppe som møtte denne skjebnen). Sannsynligvis manglet de koordinering mellom cellene, differensiert vekst og organer – og evne til bevegelse. De «moderne» flercellele dyra – fra svamper og oppover – hadde bedre organisering av cellene og evne til å differensiere mellom de ulike cellenes arbeidsoppgaver. Dette la grunnlaget for organer, nervesystem og bevegelse. Peterson & Butterfield (2005) hevder at de «moderne» dyra oppsto allerede i tidlig *ediacarium*, altså samtidig med de *ediacariske* dyra.

I et botanisk tidsskrift vil det være unaturlig å gi videre behandling av dyreriket. Interesserte kan henvises til Peterson & Eernisse (2001) og Sandvik (2004a,b, 2005a,b). Her omtales de viktigste hovedlinjene i dyrerikets fylogeni basert både på molekylære data og morfologiske karakterer.

Jakten på dyrerikets og sopprickets felles stammor

Et basalproblem i ordets rette forstand er: hva er

søstergruppa til overriket Opisthokonta? Det slimete riket (Amoebozoa) er allerede nevnt som en god kandidat. For eksempel mangler også dette riket DHFR-TS-fusjonen, og alle representantene er heterotrofe. Det fins også noen felles biokjemiske særegenheter (Stechmann & Cavalier-Smith 2003). En kort stund var den heterotrofe flagellaten *Ancyromonas sigmoides* inne som en lovende stammor til Opisthokonta (men ikke det slimete riket) (Atkins et al. 2000). Men siden *Ancyromonas* sannsynligvis har den berømmelige DHFR-TS-fusjonen (Stechmann & Cavalier-Smith 2003), blir den i de nyeste fylogeniene nå regnet med blant primitive Bikonta, og ikke til Opisthokonta (Stechmann & Cavalier-Smith 2002, 2003, Cavalier-Smith 2003, Cavalier-Smith & Chao 2003). Her utgjør den, pluss *Apusomonas* og *Amastigomonas*, ei lita gruppe, Apusozoa, av heterotrofe, dyrelignende flagellater som ikke er ordentlig plassert ennå, men som sannsynligvis står basalt nær de linjene som blant annet har gitt opphav til urdyrriket, alveolatriket/det gule riket, og det røde riket/planteriket (Stechmann & Cavalier-Smith 2002, 2003, Cavalier-Smith 2003, Cavalier-Smith & Chao 2003) – og som kanskje fortjener status som nok et rike...

Soppriket – Fungi

Der dyreriket har spesialisert seg til indre fordøyelse, har soppriket (figur 7) spesialisert seg til ytre. Og på bakgrunn av det vi vet i dag om slektskapet mellom dette riket og dyreriket, er den biologiske floskelen «sopp er vregnte dyr» svært så gangbar. Soppenes trådtynne *hyfer* som danner et rikt forgreina *mycel* er et evolusjonært tilsvar for å øke overflata med hensyn til volumet for nettopp å kunne maksimere det ytre næringsopptaket. I motsetning til dyr, som oppsøker maten aktivt (med unntak av svamper, koralldyr, mosdyr og noen andre vannlevende dyr, samt noen parasittiske flatmarker og krepsdyr – hvor sistnevnte kan bli svært så sopplignende, jf. rotkrepsene *Sacculina* som brer seg med hyfeaktige tråder i krabbene de parasitterer), opptar soppene næringa passivt ved å vokse inn i substratet (ved, jord, urteaktige plantedeler, dyrerester osv.). Da soppene, lik plantene, ikke beveger seg, må de formere seg ved sporer. Både dette, og det faktum at soppcellene (hyfene) har cellevegg (riktignok av kitin, ikke cellulose), gjorde at soppene ble plassert i planteriket, som heterotrofe planter. Men de har gjennom tidene voldt vitenskapen problem:

«Noen planter har ikke frø; disse er de mest ufullkomne, og vokser fra ting som råtner. Derfor kan de bare trekke næring og er ikke i stand til å produsere avkom; de er en slags mellomting mellom planter og død natur. På den måten likner soppene polyppdyr, som er en mellomting mellom planter og dyr...» skrev han som regnes som den første som befattet seg med systematisk botanikk etter oldtida, Andrea Caesalpino (1519-1603), i verket «De plantis libri» fra 1583. Sett med datidas øyner, ikke dumt sagt. Ingen hadde ennå oppdaget soppenes avkom, sporene – det skjedde riktignok ikke mer enn tre år etterpå (Ainsworth 1976) – så i tråd med «Scala naturae» var det en logisk konsekvens å plassere soppene mellom plantetriket og mineralriket. Indirekte påpekte Caesalpino derfor at soppene verken var planter eller dyr, sjøl om utsagnets første setning uttrykker at han nok så på dem som nærmest plantene.

Seinere vitenskapspersoner hadde også problem med soppene. Linné hatet dem visstnok, og puttet dem faktisk til slutt i dyreriket (noe som i ettertid kan virke svært så framsynt, men som heller var et utslag av frustrasjon og grov mistolkning av observasjoner – se f.eks. Høiland 2003). De fleste var derimot enige om at soppene befant seg i planteriket, og omfattet av faget botanikk. Det var først vår egen, originale mykolog Olav Sopp (1860-1931) (figur 8) som i boka *Hverdagslivets sopplære* fra 1911, beregnet på «vordende husmødre og skolekjøkkenlærerinder», satte opp «Det tredje rige», soppriket, sidestilt plante- og dyreriket. Riket hans inkluderte riktignok mer enn det vi i dag regner som sopp. I følge ham omfattet det bakterier, slimsopper og «traadsoppe», dvs. sopper med hyfer. De to første settes nå i andre riker, bare sistnevnte omfatter dagens sopprike. Vi skal imidlertid merke oss at Olav Sopp var 48 år tidligere ute enn han som har fått den offisielle æren for soppriket, Robert H. Whittaker med sitt femrike-system (1959, 1969). Akk, hadde Olav Sopp våget seg ut internasjonalt og i det minste umaket seg å gi riket sitt et latinsk navn, ville en nordmann ha fått æren for å ha opprettet et av livets viktigste riker!

Sjøl om det ennå ikke er funnet noen missing link mellom sopp og krageflagellater (Wainright et al. 1993, Cavalier-Smith & Allsopp 1996, Kumar & Rzhetsky 1996, King & Carroll 2001, Lang et al. 2002, Cavalier-Smith & Chao 2003), kan man likevel tenke seg soppriket oppstått fra krageflagellatene (Cavalier-Smith 1987), f.eks. fra utdødde former eller arter som ikke er blitt analysert ennå.

Dessuten har vi de underlige organismene i Mesomycetozoa, som nok fortjener å studeres nærmere.

Det er derimot ganske stor enighet om storfylogenen innen soppriket (se Berbee & Taylor 1995, Gargas et al. 1995, Gehrig et al. 1996, Tehler et al. 2000, Heckman et al. 2001). Vanligvis deles det i fire rekker: algesopper (Chytridiomycota), koplingsopper (Zygomycota), sekksporesopper (Ascomycota) og stilksporesopper (Basidiomycota). De to første rekkene er riktignok parafyletiske, mens de to siste er monofyletiske (Tehler et al. 2000). I tillegg kommer de før nevnte mikrosporidier (Microsporidia), som tradisjonelt aldri har vært studert av dem som befatter seg med faget mykologi (soppforskning). Algesoppene karakteriseres ved en primitiv karakter, *flagell* på sporer eller kjønnceller. Alle andre sopper mangler flagell, noe som tolkes som en avledet egenskap. Flagellatstadiene hos algesoppene er typisk «opisthokonte», dvs. med én glatt flagell som vender bakover (likt menneskets sædcelle). Koplingsopperne er avanserte i karakteren *manglende flagell* (som resten av soppriket), dvs. at de formerer seg med sporer som primært spres i luft, men de har primitive hyfer, da disse ikke er delt ved tverrvegger (septer) (en egenskap koplingsopperne deler med algesoppene). De karakteriseres derfor både ved én avansert og én primitiv karakter. Sekksporesopperne og stilksporesopperne deler den avanserte karakteren at hyfene har *tverrvegger* eller septer. Sekksporesopperne har dessuten et kjønnet sporehus som er en *ascus* (ft. asci), en sekkformet dannelse hvor sporene ligger inni sekken. Hos stilksporesopperne er det kjønnete sporehuset et *basidium*, som produserer sporer som sitter festet på små stalker (sterigmer) utpå sporehuset.

De mest opprinnelige soppene: algesopper og koplingsopper

Algesopperne er som nevnt de mest primitive soppene og står nærmest det postulerte utgangspunktet i krageflagellatene eller Mesomycetozoa (figur 3). De fleste er parasitter (på alger eller virvelløse dyr) eller saprotrofer (lever av dødt organisk materiale) i ferskvann, færre på land, noen fins i tarmkanalen til drøvtyggere. Dette er utvilsomt vår eldste sopprekke, men fossilmaterialet er sparsomt. Det antydes en opprinnelse i kambrium (Pirozynski 1976, Berbee & Taylor 1995).

Koplingssoppene står på trinnet over algesoppene. De har tatt skrittet fullt ut og blitt landorganismer (algesoppene må karakteriseres som vannorganismer). En viktig egenskap er at de har fått sporer med ytre beskyttelse av kitin. Disse spres med vind, og kan på mange måter sammenliknes med sporene til våre første landplanter, levermosene. Ved kjønnsprosessen dannes et tjukkevegget koplingssporangium, som fungerer som et overlevelsesorgan (f.eks. mot tørke eller kulde) – nok en tilpasning til de skiftende forholdene livet på land tilbyr. Mycelet er mer utvikla enn hos algesoppene.

En ytterligere egenskap som har gjort soppene til landorganismer, er at hyfene produserer ei spesiell gruppe vannavstøtende proteiner, *hydrofobiner* (Wösten 2001). Disse gjør at soppene kan leve i luft, og de er årsaken til så forskjellige ting som parasittisme på høyere planter, og dannelse av fruktlegermer, mykorrhiza og lav. Om de fins hos koplingssoppene, er noe uvisst, men de er viktige for sekksporesoppene og stilksporesoppene (Wösten 2001).

Hos koplingssoppene finner vi svært mange tilpasninger; saprotrofer, parasitter og mutualister. Mange parasitterer dyr, f.eks. fluemugg *Entomophthora muscae* som kan sees på husfluer (se etter i vinduskarmen på hytta). Disse dyreparasittene er lovende forløpere for kanskje den merkeligeste sopprekka, de før omtalte og beskrevne mikrosporidene (Microsporidia) (Keeling 2003) (figur 3). Som nevnt er dette ei gruppe mikroskopiske, parasittiske organismer som tidligere ble slått inn under sporedyra, og hvor den moderne plasseringen i soppriket helt og holdent skyldes molekylære studier (Keeling 1998, Hirt et al. 1999, Roger 1999, Keeling et al. 2000). Uten slike metoder, hadde ingen villet falle på at dette skulle være sopp! Men går man dem nærmere i sømmene, har de egenskaper som knytter dem til soppriket, f.eks. sporer med vegg av kitin.

Glomales – landplantenes lille hjelper

Ei anna og ekstremt viktig gruppe av kopligssopper er orden Glomales (endomykorrhizaordenen). Representantene i denne ordenen (f.eks. *Glomus*, *Gigaspora* og *Acaulospora*) danner arbuskulær endomykorrhiza (AM) (endomykorrhiza betyr at sopphyfene trenger inn i plantecellene og utveksler næring der), og de er faktisk avgjørende for nesten alt høyere planteliv. Takket være disse opp-

sto landplantene. De eldste fossilene av Glomales er fra ordovicium (460 millioner år), og levde mulig i mutualisme med blågrønnbakterier, levermoser eller nålkapselmoser (Redecker et al. 2000). De liknet kanskje på den nålevende (uhyre sjeldne, funnet i Tyskland) *Geosiphon pyriforme*, som trass at den tilhører endomykorrhizaordenen ikke danner mykorrhiza, men lever i mutualisme med blågrønnbakterier (nærmest en lav). Den står som søstergruppe til alle andre slekter i orden Glomales, og regnes som den mest primitive av de nålevende representantene (Gehrig et al. 1996). Dette viser at soppene i Glomales kunne ha entret landjorda allerede i en periode lenge før landplantenes formødre hadde oppstått, noe som understøttes av Heckman et al. (2001) som på et teoretisk grunnlag argumenterer for at de første soppene krøp på land for 800 millioner år siden (etter min mening, usannsynlig lenge siden). Da kan soppene så og si ha «ligget klare» da de første kransalgene fikk landkjenning... Nålkapselmosen *Anthoceros* har mutualisme med *Glomus* (Schüßler 2000), så fenomenet mykorrhiza er ikke nødvendigvis knyttet til landplanter med røtter. Vi har fossile bevis for at urbregnene (Rhyniophyta) hadde kraftig arbuskulær endomykorrhiza allerede før de utvikla ledningsvev (figur 9), f.eks. den karløse *Aglaophyton major* fra devon (Taylor et al. 1995a). Alt tyder nå på at evolusjonen av de høyere plantene har foregått i samspill med en tilsvarende evolusjon av orden Glomales (Simon et al. 1993, Blackwell 2000, Heckman et al. 2001, Schüßler et al. 2001). For å bruke en allegori fra Lewis Carroll («Through the looking glass») – kransalgene gikk gjennom mykorrhiza-speilet og ble landplanter (Højland 1998).

Schüßler et al. (2001) og Lutzoni et al. (2004) argumenterer for at orden Glomales er så spesiell at den fortjener å stå i ei selvstendig rekke, Glomeromycota. Jeg er ikke enig. Bortsett fra økologi og spesiell bygning og livssyklus, er de ellers typiske koplingssopper. Den nye rekka kunne ha vært forsvart dersom den hadde gjort resten av koplingssoppene til ei monofyletisk gruppe, men det er ikke tilfellet. Imidlertid vinner rekka Glomeromycota mer og mer innpass i lærebøker i biologi, så tida arbeider kanskje for dette synet...

Sekksporesopper og stilksporesopper – lav og ektomykorrhiza

Fylogenetiske oversikter over soppriket viser at Glomales utgjør søstergruppa til de mest avan-

serte soppene, sekksporesoppene og stilksporesoppene (f.eks. Gehrig et al. 1996, Tehler et al. 2000, Schüßler et al. 2001). Dette har et interessant økologisk perspektiv. Endomykorrhizaordenen er den eneste gruppa av koplingsopper som er virkelig assosiert med høyere planter (de andre er knyttet til dyr, diverse encellede organismer, alger eller dødt organisk materiale). Det samme gjelder sekksporesoppene og stilksporesoppene, som begge er tett forbundet med høyere planter, og hvor vi finner intrikate parasittiske, saprotrofe og mutualistiske samspill (Blackwell 2001). Sannsynligvis var utviklinga av høyerestående landplanter en forutsetning for at disse to rekkene oppsto – kanskje først som parasitter, da det er påfallende at de mest primitive sekksporesoppene og stilksporesoppene er typiske planteparasitter (Berbee & Taylor 1995, Tehler et al. 2001). Men sekksporesoppene og stilksporesoppene har gitt opphav til viktige mutualismer som lav og ektomykorrhiza (der sopphyfene ligger utpå plantecellene og næringsutvekslinga foregår mellom cellene).

Lav er mutualisme mellom sopper og grønnalger eller blågrønnbakterier. Dette er først og fremst sekksporesoppenes domene, men vi finner også noen få lav blant stilksporesoppene. Sekksporelav er kjent tilbake til tidlig devon (400 millioner år) (Taylor et al. 1995b). Evne til å danne lav er kjent i flere utviklingslinjer hos både sekksporesopper og stilksporesopper (Gargas et al. 1995). Men for sekksporesoppenes vedkommende er det kanskje riktigere å snu problemstillingen på hodet; det var lavene som kom først (Lutzoni et al. 2001). Med unntak av de mest primitive sekksporesoppene (som aldri har vært lav), tyder fylogenetiske undersøkelser på at de svært tidlig etablerte lav, men at flere utviklingslinjer etter hvert avvika mutualismen med algene (Lutzoni et al. 2001).

Ektomykorrhiza er mutualisme mellom røtter av (fortrinnsvis) forvedete dekkfrøete og bartrær (bare furufamilien), og oppsto relativt seint. De eldste fossilene er fra eocen (tidlig tertiær) for ca. 50 millioner år siden (LePage et al. 1997). Mutualismen er særlig viktig hos stilksporesoppene, men også hos flere sekksporesopper, og har oppstått parallelt langs mange utviklingslinjer av moderne sopper (se Hibbett et al. 2000, Larsson et al. 2004). – For dem som vil vite mer om soppenes fylogeni og evolusjon, henviser jeg til mine egne artikler i *Naturen* (Høiland 1997, 1998, 2000a,b, 2002, 2003) og til den store oversikten over soppenes fylogeni skrevet av Lutzoni et al. (2004).

Opisthokonta, et urgammelt overrike

Molekylære klokker tyder på at Opisthokonta skilte lag fra de øvrige eukaryotene svært tidlig, allerede for 1,085 milliarder år siden (Douzery et al. 2004). Bare det slimete riket virker enda eldre. Dette bekrefter at genfusjonen (DHFR-TS) betyr mye når vi skal studere den basale evolusjonen av de eukaryote organismene. For å gjenta så har det slimete riket, dyreriket og soppriket genene for DHFR og TS atskilt, mens resten av de eukaryote organismene (urdyr, alger, planter osv.) har dem samlet, dvs. fusjonert. I følge Douzery et al. (2004) skilte dyreriket og soppriket lag for 984 millioner år siden, og krageflagellatene og de flercellede dyra (Metazoa) for 849 millioner år sida.

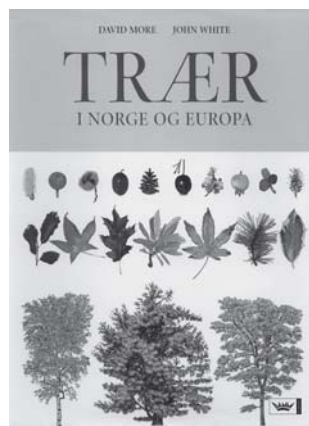
Litteratur

- Ainsworth, G.C. 1976. Introduction to the history of Mycology. Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, Melbourne.
- Aristoteles. *Historia Animalium*.
- Aristoteles. *Generatio Animalium*.
- Atkins, M.S., McArthur, A.G. & Teske, A.P. 2000. Ancyromonadida: A New Phylogenetic Lineage Among the Protozoa Closely Related to the Common Ancestor of Metazoans, Fungi, and Choanoflagellates (Opisthokonta). *J. Mol. Evol.* 51: 278–285.
- Baldauf, S.L. 1999. A Search for the Origins of Animals and Fungi: Comparing and Combining Molecular Data. *Am. Natural.* 154: S178–S188.
- Baldauf, S.L. 2003. The Deep Roots of Eukaryotes. *Science* 300: 1703–1706.
- Baldauf, S.L. & Doolittle, W.F. 1997. Origin and evolution of the slime moulds (Mycetozoa). *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94: 12007–12012.
- Baldauf, S.L., Roger, A.J., Wenk-Siefert, I. & Doolittle, W.F. 2000. A Kingdom-Level Phylogeny of Eukaryotes Based on Combined Protein Data. *Science* 290: 972–977.
- Baptiste, E., Brinkmann, H., Lee, J.A., Moore, D.V., Sensen, C.W., Gordon, P., Duruflé, L., Gaasterland, T., Lopez, P., Müller, M. & Philippe, H. 2002. The analysis of 100 genes supports the grouping of three highly divergent amoebae: *Dictyostelium*, *Entamoeba*, and *Mastigamoeba*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 1414–1419.
- Berbee, M.L. & Taylor, J.W. 1994. From 18S ribosomal sequence data to evolution of morphology among the fungi. *Can. J. Bot.* 73 (Suppl. 1): S677–S683.
- Blackwell, M. 2001. Terrestrial Life – Fungal from the start? *Science* 289: 1884–1885.
- Caesalpino, A. 1583. De plantis libri XVI. Florentiae, apud Georgium Marescottum.
- Cavalier-Smith, T. 1987. The origin of fungi and pseudofungi. I: Rayner, A.D.M., Brasier, C.M. & Moore, D. (red.), *Evolutionary biology of the fungi*. Cambridge University Press, Cambridge, s. 339–353.
- Cavalier-Smith, T. 2003. The excavate protozoan phyla Metamonada Grassé emend. (Anaeromonada, Parabasalia, Carpe-

- diomonas*, Eopharyngia) and Loukoozoa emend. (Jakobea, *Malawimonas*): their evolutionary affinities and new higher taxa. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 53: 1741-1758.
- Cavalier-Smith, T. & Allsopp, M.T.E.P. 1996. *Corallochytrium*, an Enigmatic Non-flagellate Protozoan Related to Choanoflagellates. *Europ. J. Protistol.* 32: 306-310.
- Cavalier-Smith, T. & Chao, E.E.-Y. 2003. Phylogeny of Choanozoa, Apusozoa, and Other Protozoa and Early Eukaryote Mega-evolution. *J. Mol. Evol.* 56: 540-563.
- Celerin, M., Ray, J.M., Schisler, N.J., Day, A.W., Stetler-Stevenson, W.G. & Laudenbach, D.E. 1996. Fungal fimbriae are composed of collagen. *The EMBO Journal* 15: 4445-4453.
- Chauvet, J.-M., Deschamps, E.B. & Hillaire, C. 1996. Dawn of Art: The Chauvet Cave. The Oldest Known Paintings in the World. Harry N. Abrams. Inc. Publishers, New York.
- Douzery, J.P., Snell, E.A., Baptiste, E., Delsuc, F. & Philippe, H. 2004. The timing of eukaryotic evolution: Does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 15386-15391.
- Fleming, A. 1929. On the antibacterial action of cultures of a *Penicillium*, with special reference to their use in the isolation of *B. influenzae*. *Brit. J. exp. Path.* 10: 226-236.
- Gargas, A., DePriest, P.T., Grube, M. & Tehler, A. 1995. Multiple Origins of Lichen Symbiosis in Fungi Suggested by SSU rDNA Phylogeny. *Science* 268: 1492-1495.
- Gehrig, H., Schüßler, A. & Kluge, M. 1996. *Geosiphon pyriforme*, a Fungus Forming Endocytobiosis with *Nostoc* (Cyanobacteria), Is An Ancestral Member of the Glomales: Evidence by SSU rRNA Analysis. *J. Mol. Evol.* 43: 71-81.
- Gould, S.J. 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. W.W. Norton & Co., New York.
- Gould, S.J. (red.) 1993. *The book of life*. Ebury-Hutchinson, London.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Verlag von Georg Reimer, Berlin.
- Heckman, D.S., Geiser, D.M., Eidell, B.R., Stauffer, R.L., Kardos, N.L. & Hedges, S.B. 2001. Molecular Evidence for the Early Colonization of Land by Fungi and Plants. *Science* 293: 1129-

BØKER

En illustratørs livsverk



More, D. & White, J. 2003. *The illustrated encyclopedia of Trees*. Norsk utgave N.W. Damm & Søn AS. 2005. *Trær i Norge og Europa*. Teksten er oversatt av Torgeir Ulshagen. Tanaquil Enzensberger har vært fagkonsulent. 831 s.

Det er få viltvoksende trær i Nord-Europa. Derfor begynte hagebruket allerede for 300 år siden å hente arter fra Øst-Asia og Nord-Amerika for å få et større antall planteformer og plantetyper for bruk i hagekunsten. Flest ulike arter ble hentet til England. Opp gjennom årene er de aller fleste tempererte trær fra Europa, Asia og Nord-Amerika prøvd som hageplanter i England. Så selv om standardsortementet i planteskoler og hagesentre – eller hos den gjennomsnittelige hageeier – ikke behøver å være så veldig mye større i England enn i Norge,

så finnes det et hundrevis av trær i de mange arboret, botaniske hager, beplantninger og private hager rundt på den engelske landbygda. For den «hortikulturelle trekrysser» kan man dra på oppdagerferd gjennom et langt liv og stadig finne nye arter, kultivarer, former og hybrider i dyrking. Dette utviklet seg til en livslang besettelse for tegneren David More, og tilslutt så endte det opp i en hoftehøy stabel med tegninger som dekket det meste av variasjonen av dyrkede treslag i England. Tittelen («Encyclopedia ...») er derfor på alle måter en tilsnikelse og kan oppleves som et pust fra en viktoriansk tidsånd, men bokas sjarm får få lov til å veie opp for dette.

Dette er derfor ingen flora med et logisk taksonomisk utvalg ut fra den hensikt å dekke plantelivet for et bestemt landareal eller for en taksonomisk gruppe, men viser rett og slett hva tegneren David More gjennom et langt tegneliv fant av trær i parker og på landsbygda i England. Det er ingen bestemmelsesnøkler, ingen slektsbeskrivelser og noe vage morfologiske beskrivelser. Det er tatt med diagnostiske karakterer og skillekarakterer sånn dann og vann. Artenes naturlige voksested er omtrentlig angitt (av og til litt økologi), og for en god del taksa er det tatt med cirka årstall for når arten ble tatt i kultur til England. For en god del hybrider, varieteter og former er det angitt når og hvor disse oppstod. Tilslutt i teksten er det høyde (ofte med et intervall), herdighet (8-delt skala) og

1133.

- Herr, R.A., Ajello, L., Taylor, J.W., Arseculeratne, S.N. & Mendoza, L. 1999. Phylogenetic analysis of *Rhinosporidium seeberi*'s 18S small-subunit ribosomal DNA groups this pathogen among members of the protostistan Mesomycetozoa clade. *J. Clin. Microbiol.* 37: 2750-2754.
- Hibbett, D.S., Gilbert, L.-B. & Donoghue, M.J. 2000. Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbiosis in basidiomycetes. *Nature* 407: 506-508.
- Hirt, R.P., Logsdon, J.M., Healy, B., Dorey, M.W., Doolittle, W.F. & Embley, T.M. 1999. Microsporidia are related to Fungi: Evidence from the largest subunit of RNA polymerase II and other proteins. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 580-585.
- Høiland, K. 1997. Dyr er vrenge sopp, sopp er vrenge dyr... *Naturen* 121: 141-147.
- Høiland, K. 1998. Gjennom mykorrhiza-speilet! *Naturen* 122: 152-162.
- Høiland, K. 2000a. Soppgåten løses I. *Naturen* 124: 179-186.
- Høiland, K. 2000b. Soppgåten løses II. *Naturen* 124: 243-250.
- Høiland, K. 2001. Livets tre. *Biolog* 19, 2: 2-9.
- Høiland, K. 2002. Tre mutualismer ved én av dem. *Naturen* 126: 119-127.
- Høiland, K. 2003. Sopp: fra ufullkomne planter til eget rike. *Naturen* 127: 30-37.
- Høiland, K. 2004. To riker, tre riker, fem riker – rock'n roll! *Blyttia* 62: 174-182.
- Keeling, P.J. 1998. A kingdom's progress: Archezoa and the origin of eukaryotes. *BioEssays* 20: 87-95.
- Keeling, P.J. 2003. Congruent evidence from α -tubulin and β -tubulin gene phylogenies for a zygomycete origin of microsporidia. *Fung. Gen. Biol.* 38: 298-309.
- Keeling, P.J., Luker, M.A. & Palmer, J.D. 2000. Evidence from Beta-Tubulin Phylogeny that Microsporidia Evolved from Within the Fungi. *Mol. Biol. and Evol.* 17: 23-31.
- King, N. & Carroll, S.B. 2001. A receptor tyrosine kinase from choanoflagellates: Molecular insights into early animal evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 15032-15037.
- Kumar, S. & Rzhetsky, A. 1996. Evolutionary Relationships of

>>

BØKER

vedkvalitet (5-delt skala).

Alt i alt er teksten grei nok uten å være noe mer enn det. Det er tegningene, og da i særdeleshet tegninger av hele trær og blad som er usedvanlig flotte. Blomster, frukter, stammetegninger er også fine, men de stråler ikke ut den samme kraften som tegningene av blad og hele trær. Ved stammebasis er det en gang i blant tegnet en grevling, en hest, en hund eller noen som sitter og hviler på en benk. Dette virker noe umotivert, men er samtidig litt sjarmerende. Navnsettingen er trolig etter tradisjonen i hagebruket i England. Det er ikke authornavn eller synonymer. Norske navn er brukt så langt slike er i bruk i Norge for arten det gjelder og det er helt greit. Det er ikke funnet på en rekke nye norske navn og det synes jeg er bra.

Noe av det aller fineste med boka er det store utvalget av arter og kultivarer som er illustrert og omtalt innen en del sentrale hortikulturelle slekter. Det er for eksempel navngitt og tegnet 60 kultivarer av lawsonsypress *Chamaecyparis lawsoniana*, 45 arter fra edelgranslekta, 60 arter av eik, 70 arter av furu, rundt 60 kultivarer av prydeple, 80 varianter av fargesterke prydkirsebær og 56 ulike arter og kultivarer av lindeslekta. Det er stort sett kun arter som kan bli skikkelige trær som er tatt med, og derfor er det bare med én art av rododendron, og da den treformede *Rhododendron arbutum* fra Sentral-Asia. Jeg blir litt nysskjerrig på om det var et forord av David More i den originale en-

gelske utgaven, og var det et slikt burde det ha vært tatt med også i den norske utgaven hvor noe slikt mangler. Til slutt er det en kort og noe unødvendig og ufullstendig ordliste, tegninger av en del skuddtyper i vinterdrakt og 72 ulike bladformer. Disse tre vedhengene må kunne sies å være ganske lite informative.

Uten at jeg dirkete har sammenlignet med originalen virker oversettelsen og tilretteleggelsen for norske av Tanaquil Enzensberger god. Inkonsekvent og noe rotete beskrivelse er vanskelig å gjøre noe med for en oversetter og fagkonsulent.

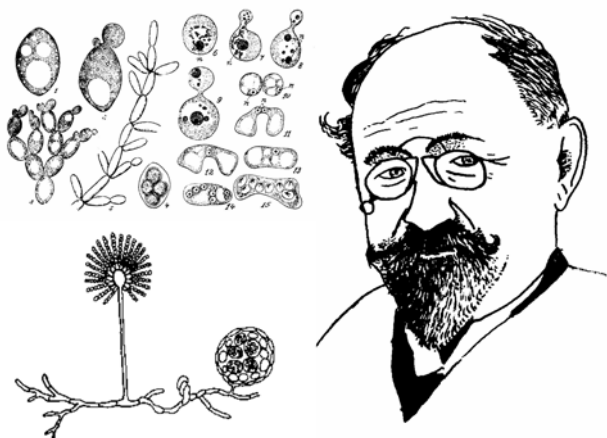
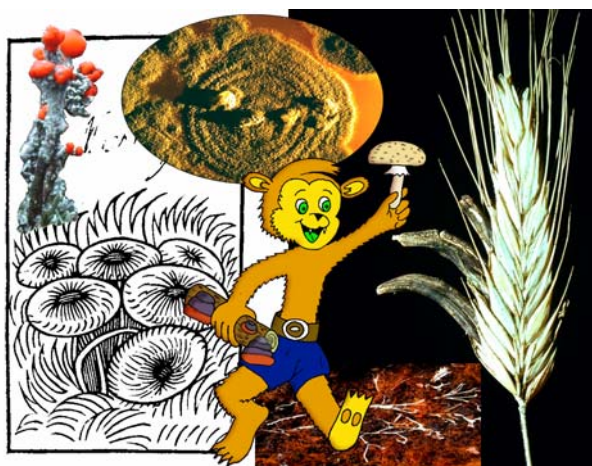
En siste, og rent praktisk kommentar er at boka virker utrolig tung. Det er antakelig brukt et tungt papir. Boka veier 2,93 kg (til sammenlikning veier Den store nordiske 2,25 kg og Lid 1,40 kg).

Alt i alt vil jeg si at «Trær i Norge og Europa» er en litt egenartet botanisk håndbok, både når det gjelder utvalg, omtale og illustrasjoner. Den er rett og slett David Mores personlige, tja «kunstneriske» livsverk. Men den subjektive tilnærmingen som på en måte kan være en svakhet er også bokas styrke da det gjør den personlig og unik og til en bok å bli glad i. Når det samtidig er mulig å lære seg å kjenne en rekke nye trær på en fin måte er dette ei bok som trykt kan anbefales til alle som liker trær, uansett om det er ute i naturen eller i en hage. Hvis man i tillegg i det minste har i en viss sans for sære hortikulturelle varianter er det ingen ulempe.

Anders Often

- Eukaryotic Kingdoms. *J. Mol. Evol.* 42: 183-193.
- Labandeira, C.C. 2005. Invasion of the continents: cyanobacterial crusts to tree-inhabiting arthropods. *TRENDS Ecol. Evol.* 20: 253-262.
- Lang, B.F., O'Kelly, C., Nerad, T., Gray M.W. & Burger, G. 2002. The Closest Unicellular Relatives of Animals. *Curr. Biol.* 12: 1773-1778.
- Larsson, K.-H., Larsson, E. & Köljalg, U. 2004. High phylogenetic diversity among corticoid homobasidiomycetes. *Mycol. Res.* 108: 983-1002.
- Leadbeater, B.S.C. 1983. Observations on the life history and ultrastructure of the marine choanoflagellate *Proterospongia choanijuncta*. *J. Mar. Biol. Ass., UK* 63: 135-160.
- LePage, B.A., Currah, R.S., Stockey, R.A. & Rothwell, G.W. 1997. Fossil ectomycorrhizae from the middle Eocene. *Am. J. Bot.* 84: 410-412.
- Linnaeus, C. 1753. *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitius, ad genera relatas...* Holmiæ.
- Lutzoni, F., Pagel, M. & Reeb, V. 2001. Major fungal lineages are derived from lichen ancestors. *Nature* 411: 937-940.
- Lutzoni, F. et al. (43 medforfattere) 2004. Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits. *Am. J. Bot.* 91: 1446-1480.
- Maldonado, M. 2004. Choanoflagellates, choanocytes, and animal multicellularity. *Invert. Biol.* 123: 1-22.
- Margulis, L. & Schwartz, K. 1997. *Five kingdoms, an illustrated guide to the phyla of life on earth.* W.H. Freeman and company, New York.
- Medina, M., Collins, A.G., Silberman, J.D. & Sogin, M.L. 2001. Evaluating hypotheses of basal animal phylogeny using complete sequences of large and small subunit rRNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 9707-9712.
- Mendoza, L., Taylor, J.W. & Ajello, L. 2002. The Class Mesomycetozoa: A Heterogenous Group of Microorganisms at the Animal-Fungal Boundary. *Ann. Rev. Microbiol.* 56: 315-344.
- Narbonne, G.M. & Gehling, J.G. 2003. Life after snowball: The oldest complex Ediacaran fossils. *Geology* 31: 27-30.
- Peterson, K.J. & Eernisse, D.J. 2001. Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA sequences. *Evolution & Development* 3: 170-205.
- Peterson, K.J. & Butterfield, N.J. 2005. Origin of the Eumetazoa: Testing ecological predictions of molecular clocks against the Proterozoic fossil record. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 9547-9552.
- Philippe, H., Snell, E.A., Baptiste, E., Lopez, P., Holland, W.H. & Casane, D. 2004. Phylogenomics of Eukaryotes: Impact of Missing Data on Large Alignments. *Mol. Biol. Evol.* 21: 1740-1752.
- Pirozynski, K.A. 1976. Fossil Fungi. *Ann. Rev. Phytopath.* 14: 237-246.
- Ragan, M.A., Goggin, C.L., Clawthorn, R.J., Cerenius, L., Jamieson, V.C., Plourde, S.M., Rand, T.G., Söderhäll, K. & Gutell, R.R. 1996. A novel clade of protistan parasites near the animal-fungal divergence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93: 11907-11912.
- Redecker, D., Kodner, R. & Graham, L.E. 2000. Glomalean Fungi from the Ordovician. *Science* 289: 1920-1921.
- Roger, A.J. 1999. Reconstructing Early Events in Eukaryotic Evolution. *Am. Natural.* 154: S146-S163.
- Sandvik, H. 2004a. Dyrenes stamtre. Del 1: Hva er et stamtre? *Naturen* 128: 289-302.
- Sandvik, H. 2004b. Dyrenes stamtre. Del 2: Dyrenes tidlige evolusjon. *Naturen* 128: 338-355.
- Sandvik, H. 2005a. Dyrenes stamtre, del 3: Virveldyrenes evolusjon. *Naturen* 129: 36-50.
- Sandvik, H. 2005b. Dyrenes stamtre, del 4: Leddyrenes evolusjon. *Naturen* 129: 77-92.
- Savolainen, P., Zhang, Y.-p., Luo, J., Lundeberg, J. & Leitner, T. 2002. Genetic Evidence for an East Asian Origin of Domestic Dogs. *Science* 298: 1610-1613.
- Schüßler, A. 2000. *Glomus claroidium* forms an arbuscular-like symbiosis with the hornwort *Anthoceros punctatus*. *Mycorrhiza* 10: 15-21.
- Schüßler, A., Schwarzott, D. & Walker, C. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105: 1413-1421.
- Simon, L., Bousquet, J., Lévesque, R.C. & Lalonde, M. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature* 363: 67-69.
- Sopp, O. 1911. *Hverdagslivets søplære. 25 forelæsninger for vorde husmødre og skolekjøkkenlærere.* Olaf Nordlis Forlag, Kristiania.
- Spanggaard, B., Skouboe, P., Rossen, L. & Taylor, J.W. 1996. Phylogenetic relationships of the intercellular fish pathogen *Ichthyophonus hoferi* and fungi, choanoflagellates and the rosette agent. *Marine Biol.* 126: 109-115.
- Stechmann, A. & Cavalier-Smith, T. 2002. Rooting the Eukaryote Tree by Using a Derived Gene Fusion. *Science* 297: 89-91.
- Stechmann, A. & Cavalier-Smith, T. 2003. The root of the eukaryote tree pinpointed. *Curr. Biol.* 13: R665-R666.
- Steenkamp, E.T., Wright, J. & Baldauf, S.L. 2005. The Protistan Origins of Animals and Fungi. *Mol. Biol. Evol.* 23: 93-106.
- Taylor, E.J.R. 1999. Ultrastructure as a Control for Protistan Molecular Phylogeny. *Am. Natural.* 154: S125-S136.
- Taylor, T.N., Remy, W., Hass, H. & Kerp, H. 1995a. Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. *Mycologia* 87: 560-573.
- Taylor, T.N., Hass, H., Remy, W. & Kerp, H. 1995b. The oldest fossil lichen. *Nature* 378: 244.
- Tehler, A., Farris, J.S., Lipscomb, D.L. & Källersjö, M. 2000. Phylogenetic analyses of the fungi based on large rDNA data sets. *Mycologia* 92: 459-474.
- Wainright, P.O., Hinckle, G., Sogin, M.L. & Stickel, S.K. 1993. Monophyletic origin of the metazoa: an evolutionary link with the fungi. *Science* 260: 340-342.
- Whittaker, R.H. 1959. On the broad classification of organisms. *Quart. Rev. Biol.* 34: 210-226.
- Whittaker, R.H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science* 163: 150-160.
- Wösten, 2001. Hydrophobins: Multipurpose Proteins. *Ann. Rev. Microbiol.* 55: 625-646.
- Xiao, S., Shen, B., Zhou, C., Xie, G. & Yuan, X. 2005. A uniquely preserved Ediacaran fossil with direct evidence for a quilted bodyplan. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102: 10227-10232.

Figur 7. Soppriket (Fungi) ble formelt opprettet av R. Whittaker i 1959. Til venstre er den sannsynligvis eldste «vitenskapelige» illustrasjon av sopp, et tresnitt fra «*Ortus sanitatis*», 1491 (Ainsworth 1976). Etter min mening forestiller dette kanskje nellik-sopp *Marasmius oreades*. Øverst i midten er en koloni av en penselmugg *Penicillium*. Dette er ei slekt som er blitt berømt for produksjon av penicillin (penicillinmugg *Penicillium notatum*) (se Fleming 1929) og modning av ostene camembert (camembertmugg *P. camemberti*) og roquefort (roquefortmugg *P. roquefortii*), men også beryktet for ekle mykotoksiner i matvarer eller årsak til hus-allergier. Til høyre er meldrøye *Claviceps purpurea*, en parasittsopp på gras, f.eks. kornslag som rug. Denne er en av historiens mest beryktete sopper på grunn av giftige ergotoksiner. I middelalderen forårsaket de fryktelige forgiftningsepidemier med kramper, hallusinasjoner og koldbrann. St. Antonius ble valgt som skytshelgen for ofrene, og det ble bygd egne klostre til å ta seg av de sjuke. Det norske navnet på sjukdommen, «anteld» eller «antuel», kommer av St. Antonius. Ei kort tid på 1500-tallet var det et antonius-kloster i Bergen. I dag er meldrøye mest beryktet fordi LSD lages fra lysergsyre i soppen. (Se ellers: <http://folk.uio.no/klaush/st-anton.htm>.) Til venstre, øverst er laven kystrødtopp *Cladonia floerkeana*, som eksempel på en av de mange mutualismene soppriket danner. De røde hodene er lavsoppens fruktlegemer. (Tegning, fotografier og arrangement, Klaus Høiland.)



Figur 8. Olav Sopp (1860-1931) var født på Hamar og døpt Johan Oluf Olsen, men fra 1907 fikk han altså lov til å kalle seg Olav Sopp, og siden han hadde doktorgrad i emnet sopp, ble han selvfølgelig hetende Dr. Sopp – noe han sjøl også yndet å kalle seg. Men han hadde vridd på navnet sitt også før 1907, og hadde kalt seg Johan Olsen og deretter Olav Johan-Olsen. (Dette til orientering for dem som ønsker å gå i bibliotekene og lete etter Olav Soppas publikasjoner.) Olav Sopp interesserte seg mest for mikrobiell mykologi (gjæring, ostemodning osv). Til venstre sees en tegning av gjærsopper hentet fra ei lærebok (Wettstein) og en muggsopp i slekta strålemugg *Aspergillus*. I artikkelens sammenheng er Dr. Sopp mest interessant fordi han er den uoffisielle oppretteren av soppriket, allerede i 1911 (eller kanskje tidligere). Men dessverre er hans beskrivelse formelt ugylidig.

Figur 9. Kveldstemning på stranda en dag i slutten av ordovicium eller begynnelsen av silur. De to store urbregnene har endomykorrhiza med Glomales. De små moseliknende plantene til høyre har ikke utvikla mykorrhiza. Det er i dag en gjengs oppfatning at landplantene oppsto i nært samspill med deres mykorrhizasopper. (Tegning, Klaus Høiland.)



Where have all the flowers gone?

Klaus Høiland

Biologisk institutt, PB 1066 Blindern, NO-0318 Oslo
 klaus.hoiland@bio.uio.no

Av de to klassiske rikene, *dyreriket* og *planteriket*, har sistnevnte fått flest øksehogg, ja, hele greiner hogd av (figur 1). Zoologene har bare måttet avgi de encellede urdyra til andre riker, med unntak av krageflagellatene som fortsatt bør betraktes som dyr. Botanikerne har derimot sett sitt rike langsomt forvandles til en kvisthaug. Det begynte allerede i 1930-åra med oppdagelsen av forskjellen på de prokaryote og eukaryote organismene, deretter gikk det hogg i hogg...

La meg gi et flyktig tilbakeblikk på hva planteriket engang inneholdt. I eldre lærebøker (f.eks. den engelske utgaven av Strasburgers mye brukte botanikkbok fra 1965) så planterikets rekke slik ut (noe modifisert):

· **Bakterier (*Schizophyta* eller *Bacteriophyta*)**

– Prokaryote organismer uten klorofyll eller med bakterieklorofyll.

· **Blågrønnalger (*Cyanophyta*)**

– Prokaryote organismer med klorofyll a. Legg merke til at jeg nå bruker ordet «alge».

· **Alger (*Phycophyta*)**

– Autotrofe, eukaryote organismer uten stengel, rot eller blad, og som mangler kutikula og arkegonium. Encellede eller flercellede. Algene framsto som ei svært rotet gruppe, som ble inndelt etter farge, f.eks. grønnalger, rødalger, brunalger, eller etter hvorvidt de er flagellater eller ikke-flagellater – eller etter andre kriterier. Praktisk talt hadde hver lærebok sitt eget algesystem.

· **Slimsopper (*Myxomycophyta*)**

– Disse ble av og til slått inn under rekke sopp (f.eks. i nevnte Strasburgers lærebok), men de ble oftest sett på som ei sjølstendig rekke på grunn av sine mange særegenheter, f.eks. plasmodium, manglende cellevegg og amøbeliknende stadier.

· **Sopper (*Mycophyta*)**

– Heterotrofe, eukaryote organismer med cellevegg, og der cellene oftest danner trådtynne hyfer. Noen lærebøker (ikke Strasburgers) opprettet ei egen rekke for lav (Lichenes).

· **Moser (*Bryophyta*)**

– Autotrofe, eukaryote organismer med thallus eller med stengel og blad, men ikke rot eller ledningsvev. Formerer seg med

sporer. Generasjonsveksling der gametofyten dominerer over sporofyten.

· **Karsporeplanter (*Pteridophyta*)**

– Autotrofe, eukaryote organismer med ledningsvev, stengel, rot og blad. Formerer seg med sporer. Generasjonsveksling der sporofyten dominerer over gametofyten.

· **Frøplanter (*Spermatophyta*)**

– Autotrofe, eukaryote organismer med ledningsvev, stengel, rot og blad. Innvendig hunnlig gametofytt. Formerer seg med frø.

Skulle jeg peke på noen fellesnevner må det være at alle organismene her har cellevegg, med unntak av slimsoppene og noen encellede alger. For å få det helt til å «gå opp» gjelder følgende: celler med cellevegg; hvis ikke cellevegg, da skjer formeringen ved sporer (for å få med slimsoppene) eller ernæringen er fotoautotrof (for å få med alger uten cellevegg og uten sporer, f.eks. øyealger *Euglena*).

For ordens skyld: Det gamle dyreriket omfattet alt det andre, dvs. encellede eller flercellede organismer uten cellevegg (bare cellemembran) og heterotrof ernæring.

I tabell 1 har jeg satt opp alle organisme-grupper som en eller annen gang har vært klassifisert som planter. Jeg har i parentes også inkludert organismer som i gamle dager ble sett på som dyr, men som på grunn av nyere erkjennelser måtte ha vært inkludert i det gamle planteriket. Dette gjelder først og fremst sporedyra (Apicomplexa) som med sin – riktignok klorofyllløse – plastide da ville blitt klassifisert som parasittiske alger. Men også mikrosporidene (Microsporidia) som med sin nyoppdagete tilhørighet til soppriket – i sin tid riktige planter – måtte da ha tilhørt planteriket.

Alger fins representert i alle de nye eukaryote rikene unntatt det bortgjemte riket og triumviratet: det slimete riket, dyreriket og soppriket. (Når vi ser bort fra noen meget få krageflagellater med innfangne kleptokloroplaster og som stundom er blitt regnet som alger – Craspedophyceae [Christensen 1966].) I tillegg kommer blågrønnbakteriene som engang i sin tid ble sett på som riktige alger – og navnet deretter.

Til soppene (minus slimsoppene) tilhørte alle heterotrofe organismer med ytre fordøyelse og hyfer. I tillegg kom gjærsoppene som ikke har hyfer, men som i bygning og fysiologi ellers overensstemmer med soppene. I eldre lærebøker delte man inn i algesopper (Phycomycetes) og høyere sopper (Eumycetes). Førstnevnte har hyfer uten

skillevegger, sistnevnte hyfer med skillevegger. De høyere soppene er ei monofyletisk gruppe bestående av sekksporesoppene (Ascomycota) og stilksporesoppene (Basidiomycota). Algesoppene (i vid forstand) har vist seg å være ei høyst polyfyletisk gruppe. Til soppriket hører fortsatt (rest-)algesoppene (Chytridiomycota) og koplingssoppene (Zygomycota). De øvrige, dvs. eggsporesoppene (Oomycota) og de falske algesoppene (Hyphochytridiomycota) føres nå til det gule riket, og er egentlig heterotrofe alger uten plastider.

Slimsoppene er bokstavelig talt ei spaltet gruppe. Hovedbølet av slimsoppene, dvs. de ekte slimsoppene (Myxomycota) og de to assosierte rekene dictyostelidene (Dictyosteliomycota) og protostelidene (Protosteliomycota) settes sammen med dyreliknende amøber i det slimete riket. Acrasidene (Acrasiomycota), som overflatisk minner om dictyostelidene, tilhører diskoriket. Klumprot-soppene (Plasmodiophoromycota) tilhører urdyr-riket. Slimnettene (Labyrinthomorpha) tilhører det gule riket.

Som riktige planter – dvs. medlemmer i dagens planterike – gjenstår olivengrønnalgene, grønnalgene, kransalgene og de høyere plantene (men noen ekskluderer alge-representantene [f. eks. Margulis & Schwartz 1997]). Om rødalgene og blåalgene skal inkluderes, blir en smakssak. Mye tyder nå på at de virkelig er reelle søstergrupper til (resten av) planteriket (Keeling et al. 2005), så det kommer egentlig an på hvor dypt vi vil at rikene skal gå i det fylogenetiske treet. Slår vi det røde riket og de grønne plantene sammen, bør nok konsekvensen være at også soppriket og dyreriket må forenes. Skillet mellom de to sistnevnte er ikke vesentlig dypere enn skillet mellom de røde og de grønne; anslått til henholdsvis 984 og 928 millioner år (Douzery et al. 2004).

Hva er botanikk?

Figur 2 viser at teori og praksis må oppfattes forskjellig. Kartet (les botanikken) stemmer ikke lenger med naturen slik vi nå tolker den. Tidligere omfattet faget botanikk *alle* organismene som opptrer i tabell 1, og som ble dekket av lærebøker med ordet «botanikk» i tittelen (jf. Strasburgers lærebok). Norsk Botanisk Forening og dets tidskrift *Blyttia* følger også denne linja. Artikler om sopp og alger, ja, til og med bakterier (i det minste de med klorofyll) godtas fortsatt av tidsskriftets redaktør.

Skal faget botanikk nå bare reserveres organismer med primære plastider med klorofyll a og

b? Hva da med marinbotanikken som befatter seg hovedsakelig med alger? Bedriver de kun marin-«botanikk» når de arbeider med grønnalger, eller til nød rødalger, men andre fag når de jobber med f.eks. brunalger og kiselalger? Hva med en vegetasjonsøkolog i Rondane? Er vedkommende «botaniker» når det er høyere planter som studeres, men «mykolog» når det gjelder lav? Grønnalge-lav kan jo fortsatt med et nødsrik kalles planter fordi den fotosyntetiserende komponenten er en grønnalge, men ikke blågrønnbakterie-lav. Jeg er fullt enig at faget mykologi – studiet av soppene – skal sidestilles med botanikk. Men jeg ser heller ingen grunn til å flytte soppherbariene ut av de botaniske museene. Til hvor: de zoologiske? Som vi skjønner: å tre teoretiske nyvinninger nedover fag med solid tradisjon og forankring vil lett skape unødige forvirring og frustrasjon – iallfall på kort sikt.

I figur 1 illustreres «Livets hjul» slik det kan framstilles i skrivende stund, på bakgrunn av de nyeste artiklene til Adl et al. (2005) og Keeling et al. (2005). Disse er basert på informasjon fra mange gener i DNA, pluss proteiner og ultrastruktur. Hovedlinjene, dvs. «eikene», i hjulet er antydning med farger. Blått omfatter de prokaryote rikene: bakterieriket (Eubacteria) og erkeriket (Archaeobacteria). Rosa omfatter den artsrike gruppa som Keeling et al. (2005) kaller «Unikonts» (fordi stadier med flageller har bare én flagell) og som omfatter det slimete riket (Amoebozoa) og overriket Opisthokonta med soppriket (Fungi) og dyreriket (Animalia). Rødt omfatter overriket Excavata med det bortgjemte riket (Archaezoa) og diskoriket (Discicristata), som kanskje ikke lenger er så veldig godt atskilt. Lilla går til urdyrriket, hvor man nå er blitt enige om at det vitenskapelige navnet skal være Rhizaria (Cercozoa omfatter bare en del av urdyr-riket). Oransjegult markerer overriket Cromeoalveolata med alveolatriket (Alveolata) og det gule riket (Chromista). Grønt omfatter overriket Plantae med det røde riket (Biliphyta) og planteriket (Plantae eller Viridiplantae). (Det er ingen ting i veien for at det vitenskapelige navnet på overrike og rike er det samme, sjøl om det er uheldig.)

Men fortsatt har ikke alt falt riktig på plass ennå. Vi vet ennå ikke hvordan den første eukaryote organismen så ut. Vi vet heller ikke hvor rota til de eukaryote skal plasseres. Vi vet svært lite hvordan de ulike «eikene» i «Livets hjul» plasseres seg i forhold til hverandre. Det reises også anfektelser mot hvor praktisk det er å operere med så mange riker. Cavalier Smith (2004) – som vet(!) hva han

Tabell 1. Oversikt over alle rekker av organismer som er blitt ført til planteriket i gammel forstand.

§ Vær oppmerksom på at de latinske navna og gruppenes plassering i kategori varierer mellom ulike forfattere. §§ Algenavnskomiteén anbefaler «blågrønnalger» (Rueness 1990), men siden de er bakterier, bør de kalles blågrønnbakterier. * Organismer som ble ført til dyreriket i gammel forstand, men som ville blitt ført til det gamle planteriket basert på nye erkjennelser. ** Disse utdødde plantene tilhører sterkt parafyletiske til polyfyletiske basalgrupper. Systematikken er rotet. Noen regner med flere rekker. *** Nyere studier viser at bregnene, snellene og børstebregnene (*Psilotum* og *Tmesipteris*), tilhører ei monofyletisk gruppe (Pryer et al. 2001). £ Det fins noen få blågrønnbakterier med klorofyll a+b - også kalt urgrønnalger (Prochlorophyta). U Utdødde grupper. # Basert på systematisk tilhørighet (gjelder rekker som bare er kjent som fossiler). \$ Kleptokloroplaster kan opptre. MIT mitokondrier; Red. reduserte, Disk. diskoider. KLOROF. klorofyll; Bkl. = bakterieklorofyll. DHFR-TS sammensmeltingen mellom to gener som koder for enzymene dihydrofolatreduktase og tymidylatsyntase. Merk: De norske navna «det gule riket» og «det røde riket» er foreslått av Lye (1996). De norske navna «erkeriket», «det bortgjemte riket», «diskoriket», «urdyrriket» «alveolatriket» og «det slimete riket» foreslås av denne forfatteren.

ORGANISMEGRUPPES	I GML PLANTERIKET	MIT.	PLASTID	KLOROF.	DHFR-TS
Bakterieriket Eubacteria					
Blågrønnbakterier Cyanobacteria §§	<i>Blågrønnalger Cyanophyta</i>	-	-	a el. a+b£	Nei
Andre bakterier (flere rekker)	<i>Bakterier Schizophyta</i>	-	-	evt. Bkl.	Nei
Erkeriket Archaeobacteria					
Metandannere og saltelskere Euryarchaeota	<i>Bakterier Schizophyta</i>	-	-	-	Nei
Varmeelskere Crenarchaeota	<i>Bakterier Schizophyta</i>	-	-	-	Nei
Det bortgjemte riket Archezoa					
Ingen planteliknende former	-	Red.	-	-	Ja
Diskoriket Discocristatae					
Øyealger Euglenophyta	<i>Alger Phycophyta</i>	Disk.	Sekundær	a+b	Ja
Acrasider Acrasiomycota	<i>Slimsopper Myxomycophyta</i>	Disk.	-	-	Ja
Urdyrriket Rhizaria (inkl. Cercozoa)					
Amøbealger Chlorarachniophyta	<i>Alger Phycophyta</i>	Rør	Sekundær	a+b	Ja
Klumprotopper Plasmodiophoromycota	<i>Slimsopper Myxomycophyta</i>	Rør?	-	-	Ja
Alveolatriket Alveolata					
Fureflagellater Dinoflagellatae	<i>Alger Phycophyta</i>	Rør	Sek./Tert. \$	a+c/a+b	Ja
(Sporedyr Apicomplexa)*	(Urdyr Protozoa)	Rør	Sekundær	Redusert	Ja
Det gule riket Chromista					
Gullalger Chrysophyta	<i>Alger Phycophyta</i>	Rør	Sekundær	a+c	Ja
Kiselalger Bacillariophyta	<i>Alger Phycophyta</i>	Rør	Sekundær	a+c	Ja
Brunalger Phaeophyta	<i>Alger Phycophyta</i>	Rør	Sekundær	a+c	Ja
Gulgrønnalger Xanthophyta	<i>Alger Phycophyta</i>	Rør	Sekundær	a+c+e	Ja
Flekkalger Eustigmatophyta	<i>Alger Phycophyta</i>	Rør	Sekundær	a+c+e	Ja
Eggsporesopper Oomycota	<i>Sopper Mycophyta</i>	Rør	-	-	Ja
Falske algesopper Hyphochytriomycota	<i>Sopper Mycophyta</i>	Rør	-	-	Ja
Slimnett Labyrinthomorpha	<i>Slimsopper Myxomycophyta</i>	Rør	-	-	Ja
Svøpeflagellater Haptophyta	<i>Alger Phycophyta</i>	Rør	Sekundær	a+c	Ja
Svelgflagellater Cryptophyta	<i>Alger Phycophyta</i>	Flat	Sekundær	a+c	Ja
Det røde riket Biliphyta					
Blåalger Glaucophyta	<i>Alger Phycophyta</i>	Flat	Primær	a	Ja
Rødalger Rhodophyta	<i>Alger Phycophyta</i>	Flat	Primær	a	Ja
Planteriket Plantae el. Viridiplantae					
Olivengrønnalger Prasinophyta	<i>Alger Phycophyta</i>	Flat	Primær	a+b	Ja
Grønnalger Chlorophyta	<i>Alger Phycophyta</i>	Flat	Primær	a+b	Ja
Kransalger Charophyta	<i>Alger Phycophyta</i>	Flat	Primær	a+b	Ja
Levermoser Hepaticophyta	<i>Moser Bryophyta</i>	Flat	Primær	a+b	Ja
Nålkapselmoser Anthoceroophyta	<i>Moser Bryophyta</i>	Flat	Primær	a+b	Ja
Bladmoser Bryophyta	<i>Moser Bryophyta</i>	Flat	Primær	a+b	Ja
Urbregner Rhyniophyta U**	<i>Karsporeplanter Pteridophyta</i>	Flat#	Primær#	a+b#	Ja#
Kråkefotplanter Lycophyta	<i>Karsporeplanter Pteridophyta</i>	Flat	Primær	a+b	Ja

Bregner+sneller Pterophyta (=Moniliphyta)***	Karsporeplanter Pteridophyta	Flat	Primær	a+b	Ja
Frøbregner Pteridospermophyta U**	Frøplanter Spermatophyta	Flat#	Primær#	a+b#	Ja#
Konglepalmer Cycadophyta	Frøplanter Spermatophyta	Flat	Primær	a+b	Ja
Tempeltrær Ginkgophyta	Frøplanter Spermatophyta	Flat	Primær	a+b	Ja
Bartrær Coniferophyta	Frøplanter Spermatophyta	Flat	Primær	a+b	Ja
Bennettiter Bennettitophyta U	Frøplanter Spermatophyta	Flat#	Primær#	a+b#	Ja#
Gnetofytter Gnetophyta	Frøplanter Spermatophyta	Flat	Primær	a+b	Ja
Dekkfrøte Anthophyta	Frøplanter Spermatophyta	Flat	Primær	a+b	Ja
Det slimete riket Amoebozoa					
Slimsopper Myxomycota	Slimsopper Myxomycophyta	Rør	-	-	Nei
Protostelider Protosteliomycota	Slimsopper Myxomycophyta	Rør	-	-	Nei
Dictyostelider Dictyosteliomycota	Slimsopper Myxomycophyta	Rør	-	-	Nei
Dyreriket Animalia					
Krageflagellater Choanozoa	Alger Phycophyta - delvis	Flat	\$	-	Nei
Mesomycetozøer Mesomycetozoa	Sopper Mycophyta - delvis	Flat/Rør	-	-	Nei
Soppriket Fungi					
Algesopper Chytridiomycota	Sopper Mycophyta	Flat	-	-	Nei
(Mikrosporider Microsporidia)*	(Ur dyr Protozoa)	Red.	-	-	Nei
Koplingssopper Zygomycota	Sopper Mycophyta	Flat	-	-	Nei
Sekksporesopper Ascomycota	Sopper Mycophyta	Flat	-	-	Nei
Stilksporesopper Basidiomycota	Sopper Mycophyta	Flat	-	-	Nei

skriver om – mener at det er hensiktsmessig å redusere omfanget til seks riker: bakterieriket (Bacteria) (inkludert erkeriket), planteriket (Plantae) (inkludert rødalgene), dyreriket (Animalia), soppriket (Fungi), det gule riket (Chromista) og protozoriket (Protozoa) (det bortgjemte riket, diskoriket, urdyr- riket, alveolatriket og det slimete riket). Da får vi et system som i det minste er praktisk i bruk, så får teorien heller halte...

La derfor botanikken (her inkludert mykologi- en) fortsatt ta seg av de organismene vi kaller for *vekster* – en god, gammel betegnelse på ting som vokser og som ikke nødvendigvis må ha klorofyll (og som i store trekk dekker Aristoteles' opprinne- lige planterike). Dette vil omfatte planter så vel som sopp, lav og alger. At noen av de encellede algene strengt tatt ikke er vekster i ordets forstand, får vi bære over med. Marinbotanikerne og ferskvanns- økologene vet uansett hva de driver med når de studerer planteplankton og primærproduksjon i de frie vannmassene.

Vegetasjon betegner i økologien summen av fotosyntetiserende organismer på landjorda eller i vannet; dvs. *primærprodusentene*. Denne består av høyere planter, lav, alle slags alger og til og med blågrønnbakterier. Derimot er det ikke vanlig å ta med de soppene som ikke danner lav. Deres rolle vil være *nedbrytere* (saprotrofer), *parasitter* eller *mutualister* (f. eks. mykorrhiza).

Planter – under hvilken hatt?

Definisjonen av hva som er planter vil avhenge av hvilken hatt man har på seg (figur 3):

Tar man på seg den *fylogenetiske hatten* vil plantene omfatte enten de høyere plantene, eller de høyere plantene inkludert de grønne algene, eller også inkludert rødalgene og blåalgene, av- hengig av hvor dypt vi lar fylogeni gå. I denne artikkelserien har jeg valgt å følge det midtre alter- nativet (de grønne algene inkludert), men ekskluderer fortsatt rødalgene og blåalgene. Verken sopp, andre alger eller prokaryoter er planter under den fylogenetiske hatten. Når vi underviser fylogeni, er det derfor viktig å presisere nøyaktig hva vi definerer som planter og som følgelig tilhø- rer planteriket.

Tar man på seg den *nomenklatoriske hatten*, dvs. den formelle navnsettinga for planter slik den framgår av Den internasjonale botaniske koden (Greuter et al. 2000), får man en definisjon av plan- ter som minner mer om den opprinnelige oppfat- ningen av planteriket: altså høyere planter, sop- per (inkludert lav), slimsopper og andre sopp- liknende organismer, alle alger, til og med blå- grønnbakterier, men ikke andre prokaryoter. Rik- tignok argumenteres det for å la blågrønnbakteri- ene falle inn under Den internasjonale bakterio- logiske koden (Lapage et al. 1992), noe som fag- lig vil være helt korrekt (Oren 2004). Når det gjel- der navnsetting, kan vi på bakgrunn av reglene i

koden godt snakke om et «juridisk planterike». Akkurat som vi har et «juridisk dyrerike», som følger Den internasjonale zoologiske koden (Ride et al. 1999). På liknende måte som det «juridiske planteriket» også opptar plante- og sopp-protistene, opptar det «juridiske dyreriket» de respektive dyre-protistene. Alt dette har jo egentlig kun interesse for de spesialistene som befatter seg med formell navnsetting av organismer, men visse «artige» implikasjoner får vi: Botanisk og zoologisk navnsetting avviker på flere punkter. Et eksempel er endelsen på familier: «planter» (og også alle prokaryoter) skal ende på -aceae, mens «dyr» skal ende på -idae. Derfor blir navnsettinga ganske schizofren innen mange av våre nyopprettede riker. I alveolatriket (Alveolata) tilhører fureflagellatslekta *Peridinium* (som juridisk er plante) familien Peridiniaceae, mens malariaparasittslekta *Plasmodium* (som juridisk er dyr) tilhører familien Plasmodiidae. Likeledes for diskoriket (Discicristatae). Her tilhører øyealgeslekta *Euglena* familien Euglenaceae, mens slekta som omfatter sovesjukeparasittene *Trypanosoma* tilhører familien Trypanosomatidae. Noen må rydde opp!

Tar man på seg den *økologiske hatten*, dvs. planter som primærprodusenter og komponenter i vegetasjon enten det nå er på landjorda eller i vannet, blir alle organismer som er i stand til å bedrive fotosyntese å betrakte som planter (se Begon et al. 1996). Dette omfatter høyere planter, alle alger, lav og blågrønnbakterier, ja, for så vidt andre fotosyntetiserende bakterier – og i visse tilfeller også kjemoautotrofe bakterier. På økologiske feltkurs og ekskursjoner, vil det virke meningsløst å hele tida presisere at bare høyere planter er «planter», mens lav er sopp, alger tilhører forskjellige riker alt etter gjeldende oppfatning, og blågrønnbakterier er prokaryote. Deltakerne skal være temmelig kørka for ikke å forstå at vi her snakker om planter som primærprodusenter i et økosystem.

Drep meg, Herre Konge... (men ikkje med tre)

Dette er den siste artikkelen i vår rangel opp og ned i livets tre. Det har vært en lang og krokete veg. Mange av de omtalte organismene er så vidt sære at de ikke tilhører dem vi ser på en vanlig søndagstur. Noen, f.eks. *Giardia* og *Plasmodium*, vil vi uansett helst bare ha et teoretisk forhold til. Vi startet med Aristoteles og «livets stige» og endte opp med «livets hjul». Men jeg kan love de leser-

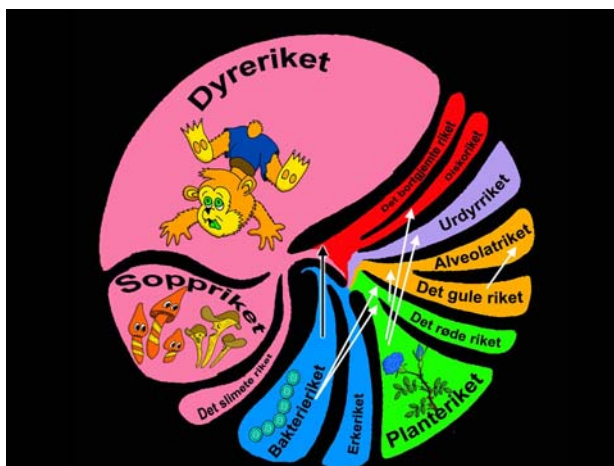
ne som må ha følt seg som den islandske skal-den, Snegle-Halle, som under en middag med kong Harald Hardråde og etter å ha uttalt seg nedsettende om matstellet ble tvunget til å ete et helt trau med graut og da utbrøt «Drep meg, Herre Konge, men ikkje med graut!» – Nå er det endelig slutt!

Eller... er det nå det?

Litteratur

- Adl, S.M., Simpson, A.G.B., Farmer, M.A., Anderson, R.A., Anderson, O.R., Barta, J.R., Bowser, S.S., Brugerolle, G., Fensome, R.A., Fredericq, S., James, T.Y., Karpov, S., Kugrens, P., Krug, J., Lane, C.E., Lewis, L.A., Lodge, J., Lynn, D.H., Mann, D.G., McCourt, R.M., Mendoza, L., Moestrup, Ø., Mozley-Standridge, S.E., Nerad, T.A., Shearer, C.A., Smirnov, A.V., Spiegel, F.W. & Taylor, M.F.J.R. 2005. The New Higher Level Classification of Eukaryotes with Emphasis on the Taxonomy of Protists. *J. Eukaryot. Microbiol.* 52: 299-451.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities.* Third edition. Blackwell Science, Oxford.
- Cavalier-Smith, T. 2004. Only six kingdoms of life. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 1251-1262.
- Christensen, T. 1966. Botanik (red. Böcher, T.W., Lange, M. & Sørensen, T.), Bind II Systematisk botanikk nr. 2, alger, 2. udgave, Munksgaard, København.
- Douzery, J.P., Snell, E.A., Baptiste, E., Delsuc, F. & Philippe, H. 2004. The timing of eukaryotic evolution: Does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 15386-15391.
- Greuter, W., McNeill, J., Barrie, F. R., Burdet, H. M., Demoulin, V., Filgueiras, T. S., Nicolson, D. H., Silva, P. C., Skog, J. E., Trehane, P., Turland, N. J. & Hawksworth, D. L. (red.) 2000. International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code) adopted by the XVI International Botanical Congress, St Louis, Missouri, July-August 1999. *Regnum Vegetabile* 138. Koeltz Scientific Books, 61453 Königstein, Germany.
- Høiland, K. 2004. To riker, tre riker, fem riker – rock'n roll. *Blyttia* 62: 174-182.
- Høiland, K. 2005. Livets hjul. *Naturen* 129: 106-113.
- Keeling, P., Burger, G., Durnford, D.G., Lang, B.F., Lee, R.W., Pearlman, R.E., Roger, A.J. & Gray, M.W. 2005. The tree of eucaryotes. *TRENDS Ecol. Evol.* 20: 670-676.
- Lapage, S. P., Sneath, P. H. A., Lessel, E. F., Skerman, V. B. D., Seeliger, H. P. R. & Clark, W. A. (red.) 1992. International Code of Nomenclature of Bacteria (1990 Revision). *Bacteriological Code.* Washington DC, American Society for Microbiology.
- Lye, K.A. 1996. Botanikk for næminger. Kompendium, Landbruksbokhandelen, NLH Ås.
- Margulis, L. & Schwartz, K. 1997. Five kingdoms, an illustrated guide to the phyla of life on earth. W.H. Freeman and company, New York.
- Oren, A. 2004. A proposal for further integration of the cyanobacteria under the Bacteriological Code. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 54, 1895-1902.

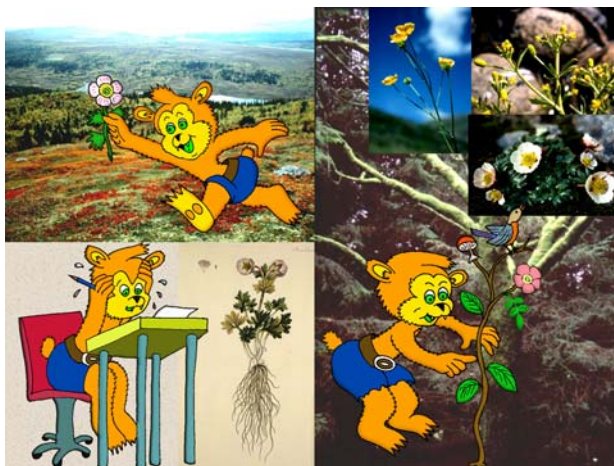
Figur 1. «Livets hjul» er framstilt slik vi kan tenke oss «livets tre» sett fra oven. Antall kjente arter som bebor de forskjellige rikene er antydning ved bredden på eikene. Blå = prokaryote riker; andre farger = eukaryote riker: Rosa = riker uten kloroplaster, dvs. overriket Opisthokonta og det slimete riket. Rød = riker hvor mitokondriene er blitt borte, eller med mitokondrier med diskoide cristae. Lilla = urdyrriket. Grønn = riker med prokaryote (primære) kloroplaster. Oransjegul = riker som kan ha eukaryote (sekundære eller tertiære) kloroplaster med opprinnelse i rødalgener. Svart pil antyder opprinnelsen til mitokondriene fra bakteriene. Hvide piler antyder opprinnelsen til henholdsvis primære, sekundære og tertiære kloroplaster. «Livets hjul» og Aristoteles' «naturens stige» (se Høiland 2004) er hverandres rake motsetninger. «Naturens stige» er hierarkisk og menneskefiksert. «Livets hjul» er demokratisk og organismesentrert. Ingen nålevende organismer står over andre nålevende organismer. Totalt sett har alle sammen like lang evolusjonsveg. (En liknende, men ikke identisk figur har også stått i Naturen, se Høiland [2005]).



Figur 2. Når kartet ikke stemmer med terrenget, er det terrenget som stemmer. Men gamle kart kan fortsatt ha historisk interesse, og ikke fullt så gamle kart kan gi en tilnærmet oversikt som kan være brukbar dersom man ikke skal drive detaljorientering. Hva dreier faget botanikk seg om i dag, all den tid planteriket bare utgjør en del av det som før ble kalt planter? (Tegning, fotografi og arrangement, Klaus Høiland.)



Figur 3. Vi kan snakke om planter på tre ulike måter: fylogenetisk (til høyre), nomenklaturisk (til venstre, nederst) eller økologisk (til venstre, øverst). Hva som defineres som planter, vil avhenge av om vi studerer fylogeni, nomenklatur eller økologi. (Tegninger, fotografier og arrangement, Klaus Høiland, unntatt en illustrasjon av issoleie *Ranunculus glacialis* fra Flora Danica.)



- Pryer, K. M., Schneider, H., Smith, A.R., Cranfill, R., Wolf, P.G., Hunt, J.S. & Sipes, S.D. 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature* 409: 618-622.
- Ride, W.D.L., Cogger, H.G., Dupuis, C., Kraus, O., Minelli, A., Thompson, F.C. & Tubbs, P.K. (red.) 1999. International Code of Zoological Nomenclature: adopted by the International Union of Biological Sciences. International Trust for Zoological Nomenclature, London.
- Rueness, J. 1990. Norske algenavn. *Blyttia* 48: 57-63.
- Strasburger's Textbook of Botany, New English Edition 1965. Longmans, Green and Co Ltd, London.