

INFRASTAM Vertebrata – ryggradsdjur

STAM
UNDERSTAM
INFRASTAM

Chordata
Craniata

KLASS
ORDNING
FAMILJ
SLÄKTE

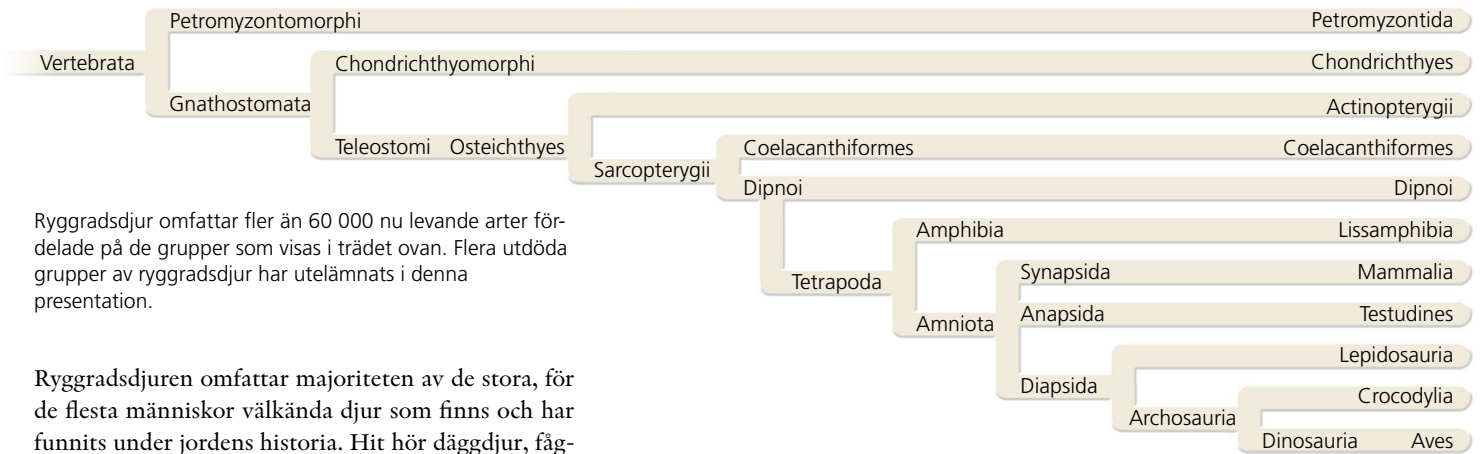
Ryggradsdjuren (Vertebrata) utgör långt över 90 % av de närmare 65 000 arterna i stammen ryggradsdjur (Chordata). En stor del av dem är bundna till ett liv i vatten åtminstone för att klara av sin fortplantning (bl.a. nejonögon, broskfiskar, strålfeniga fiskar och groddjur). Många har dock utvecklat lungor att andas luft med och anpassats till ett liv på land eller i luften, och de besöker vatten bara för att dricka, jaga eller tvätta sig. Några grupper har återvänt till ett vattenlevande liv, men det finns ingen art som gjort sig fri från beroendet av att andas luft.

Hos ryggradsdjuren har rygggsträngen reducerats kraftigt och ersatts av en ryggrad – en kotpelare av brosk eller ben – som ger stöd för muskler och bär upp kroppen. I Sverige finns närmare 500 arter av ryggradsdjur som reproducerar sig regelbundet. Därtill kommer mer än 350 arter (främst strålfeniga fiskar och fåglar) som har påträffats tillfälligt eller mer eller mindre regelbundet.

Soppsköldpaddan *Chelonia mydas*, sugfisken *Remora remora* på dess rygg och människan *Homo sapiens* (i bakgrunden) hör alla till ryggradsdjuren. Ryggradsdjuren utvecklades i havet men har erövrat i stort sett alla livsmiljöer på jorden.

FOTO: MAGNUS LUNDGREN/AQUA GRAPHICS





Ryggradsdjur omfattar fler än 60 000 nu levande arter fördelade på de grupper som visas i trädet ovan. Flera utdöda grupper av ryggradsdjur har utelämnats i denna presentation.

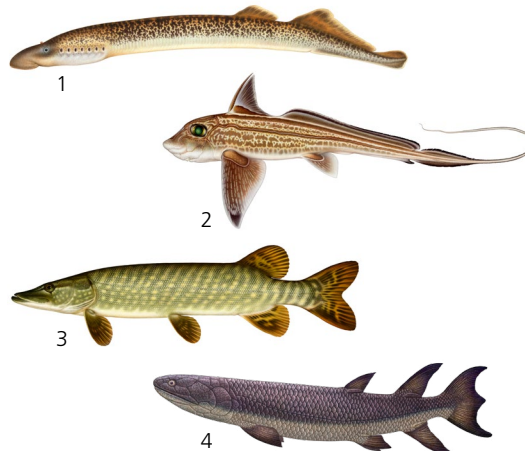
Ryggradsdjuren omfattar majoriteten av de stora, för de flesta människor välkända djur som finns och har funnits under jordens historia. Hit hör däggdjur, fåglar, olika grupper av reptiler (kräldjur), groddjur och fiskar. Bland utdöda grupper hör t.ex. fisködlor (ichthyosaurier) och flygödlor (pterosaurier) hit, och till gruppen hör också de mycket omskrivna dinosaurierna. Ryggradsdjuren skiljer sig från övriga ryggradsdjur (lansettfiskar, manteldjur och pirålar) genom att de har en ryggrad (av latinets *vertebra* = kota, dvs. de skelettelement som bildar ryggraden), vilken i de flesta fall har ersatt ryggraden som kroppens stödjande längsgående element. Ryggradsdjuren omfattar fler än 60 000 nu levande arter och är den största gruppen bland ryggradsdjuren, vida överskridande det begränsade antalet arter som saknar ryggrad.

Även om ryggradsdjur inte är den till artantalet största av alla djurgrupper fascinerar vi ofta av deras mångfald och anpassningsförmåga. Denna tjuskraft är säkert förknippad med det faktum att vi själva är ryggradsdjur och på så sätt lätt kan relatera till såväl likheter som skillnader. Ryggradsdjurens dragningskraft beror också på deras tillgänglighet och att de flesta är jämförelsevis stora – även om gruppen också innefattar såväl vissa relativt små (centimeterlånga) som ett stort antal djuphavslevande arter. Många andra djur är mer svårtillgängliga; antingen för att de är så små att vi inte ser dem med blotta ögat, eller för att de lever på platser som är svåra för människan att nå (t.ex. i djuphaven). Däremot delar vi livsmiljöer med många ryggradsdjur, vilket naturligtvis gör dem lättare att studera och förstå.

Den mångfald som ryggradsdjuren idag uppvisar är ett resultat av en lång och händelserik evolutionshistoria som har gett upphov till en rad olika anpassningar till de tre grundläggande men sinsemellan väldigt olika miljöerna vatten, land och luft. Dessa anpassningar tar sig uttryck i såväl kroppsform som fysiologi. Vatten, land och luft är också, i nämnd ordning, de miljöer där ryggradsdjuren har etablerat sig under de mer än 500 miljoner år som de har funnits på jorden. De första ryggradsdjuren levde bara i vattnet, men med tiden utvecklades nya grupper med egenskaper som gav dem möjlighet att leva på land. Så småningom utvecklades även grupper med flygförmåga. Denna beskrivning av ryggradsdjurens

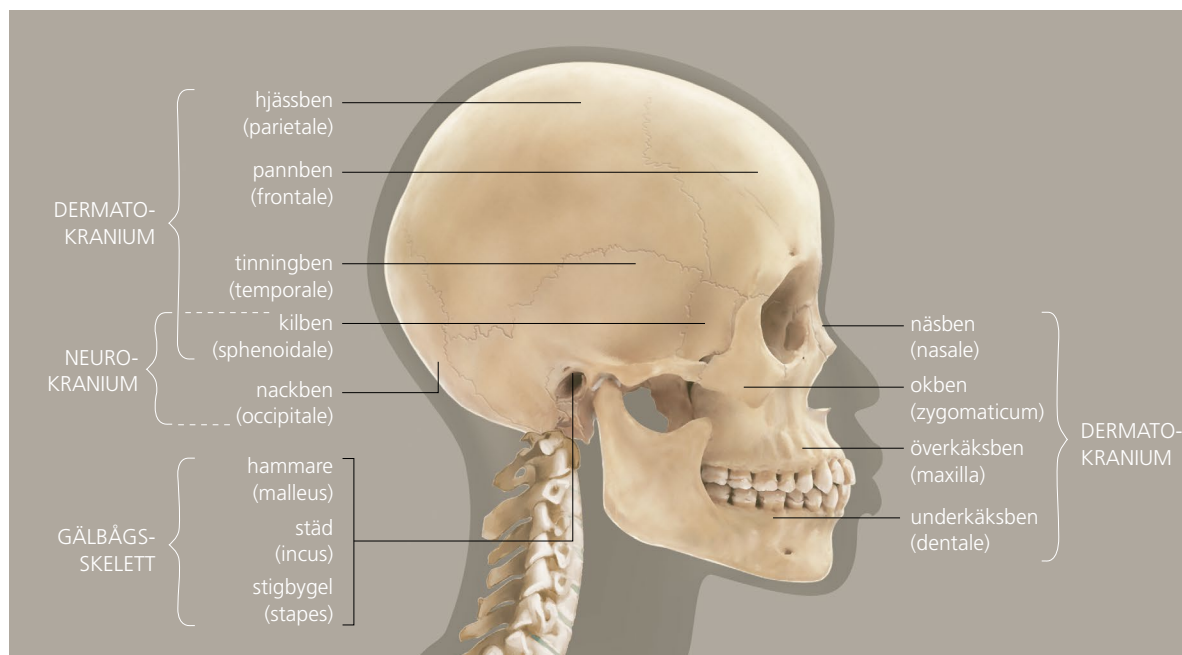
evolutionshistoriska kronologi är dock förenklad och kompliceras av att det finns flera exempel på separata erövringar av t.ex. luftrummet (fladdermöss, fåglar och flygödlor), samt att det finns flera grupper av primärt landlevande ryggradsdjur som helt eller delvis återgått till ett akvatiskt levnadssätt (bl.a. valar, krokodildjur, havsormar, pingviner och de numera utdöda fisködlorna).

Systematiskt har gruppen ryggradsdjur (Vertebrata) tidigare delats in i sju klasser: nejonögon, broskfiskar, benfiskar, groddjur, kräldjur, fåglar och däggdjur. Trots att det har visat sig att denna indelning inte stämmer med gruppernas inbördes släktskap lever den i viss mån kvar även i vetenskaplig litteratur (inklusive Nationalnyckeln). Vi har valt att dela in ryggradsdjuren i följande huvudgrupper, som alla anses vara naturliga, men som från ett fylogenetiskt perspektiv är placerade på olika nivåer i ryggradsdjurens släktträd: Nejonögonartade ryggradsdjur (Petromyzontida), broskfiskar (Chondrichthyes), strålfeniga fiskar (Actinopterygii) och sarcopterygier (Sarcopterygii). I den sistnämnda gruppen ingår kvastfeniga fiskar (tofsstjärtfiskar, lungfiskar och flertalet utdöda fiskgrupper) och fyrfotadjur (Tetrapoda). I gruppen fyrfotadjur ingår de nu levande grupperna groddjur, däggdjur, sköldpaddor, fjällreptiler (mest ormar och ödlor), krokodildjur och fåglar samt många utdöda grupper.



- 1 Nejonögonartade ryggradsdjur (Petromyzontida): havsnejonöga *Petromyzon marinus*
- 2 Broskfiskar (Chondrichthyes): havsmus *Chimaera monstrosa*
- 3 Strålfeniga fiskar (Actinopterygii): gädda *Esox lucius*
- 4 Sarcopterygier (Sarcopterygii): utdöd kvastfenig fisk *Eusthenopteron*.

ILLUSTRATION: LINDA NYMAN (1, 2, 3)
ERIK NASIBOV (4)



Utöver dessa finns ett antal andra grupper på olika nivåer som är viktiga ur ett evolutionärt perspektiv, och som beskrivs närmare längre fram i denna introduktion. De kanske mest intressanta av dem är Gnathostomata som omfattar alla käkförsedda ryggradsdjur, och Amniota som omfattar de djurgrupper som är bäst anpassade till landliv (däggdjur till fåglar ovan). Det finns också ett antal utdöda grupper (se längre fram under Ryggradsdjurens evolutionshistoria).

När denna bok produceras (2011) finns fortfarande ingen vedertagen vetenskaplig källa som gör det möjligt att presentera ett fullständigt system över ryggradsdjurens indelning, där hänsyn tas till såväl klassisk hierarkisk taxonomi som det fylogenetiska perspektivet. I Nationalnyckeln har vi därför valt den kraftigt förenklade indelningen ovan, där bara vissa av de kända grupperingarna tas med.

Form och funktion

Ryggradsdjurens evolutionshistoria kännetecknas av flera morfologiska och funktionella anpassningar till omgivningen. Bakom denna mångfald ligger dock en grundläggande konstruktion som delas av alla ryggradsdjur. Det inre skelettet är den mest uppenbara bland dessa gemensamma karaktärer. Det utgör en förutsättning för stabilitet och rörelse, eftersom det fungerar som stöd och fäste för muskler. Ibland utgör skelettet också ett yttre skydd; t.ex. hos sköldpaddor, där skalet delvis utgörs av omformade revben och ryggkotor.

Möjligheten att kontinuerligt omforma skelettet i samband med individens tillväxt är en förutsättning för den morfologiska mångfald som ryggradsdjurens skelett uppvisar. Ett yttre skelett, vilket förekommer hos många leddjur, ger istället kroppen en fast

form och storlek som inte kan ändras – utom vid skalömsning.

Ryggradsdjurens skelett kan delas upp i inre och mer ytliga delar, och det består antingen av mineraliserat ben eller av brosk (se Faktaruta Brosk och ben).

Skelettets delar

Ryggradsdjurens skelett kan delas in i huvudets skelett (skallen = kraniet), det axiala skelettet och extremitetsskelettet. Skallen, som har sitt ursprung från såväl det inre som det yttre skelettet, består i sin tur av tre komponenter: gälbågsskelettet ("inälvsskallen"), neurokraniet (hjärnskålen) och dermatokraniet.

Gälbågsskelettet, som hos oss omfattar bl.a. mellanörat och dess hörselben (hammaren, städet och stigbygeln), är det evolutionärt tidigaste skelettet. Det uppstod ursprungligen i en enkel form för att stödja gälöppningarna (gälspringorna), som hos t.ex. svalgsträngsdjur och lansettfiskar är till hjälp vid filtreringen. Hos vattenlevande ryggradsdjur fungerar det mer utvecklade gälbågsskelettet som stöd för gälarna och som fäste för muskler kopplade till andningen.

Neurokraniet är den ofta skålformiga del av skallen som hjärnan ligger i.

Det yttre skelett som utgör skallens nästan helt in kapslande skal brukar kallas dermatokranium. Som namnet anger består detta av s.k. dermala ben (täckben eller hudben). Dermatokraniet täcker i stort sett hela skallen, inklusive gommen och delar av gälbågsskelettet. Hos människan och andra däggdjur består hela underkäken av det dermala benet dentale (i vilket tänderna fäster), medan gälbågsskelettets komponenter i underkäken nästan helt har reducerats och istället är inkorporerade i mellanörat.

Ryggraden och bröstkorgen (revbenen och bröstbenet) hör till det axiala skelettet. Tillsammans

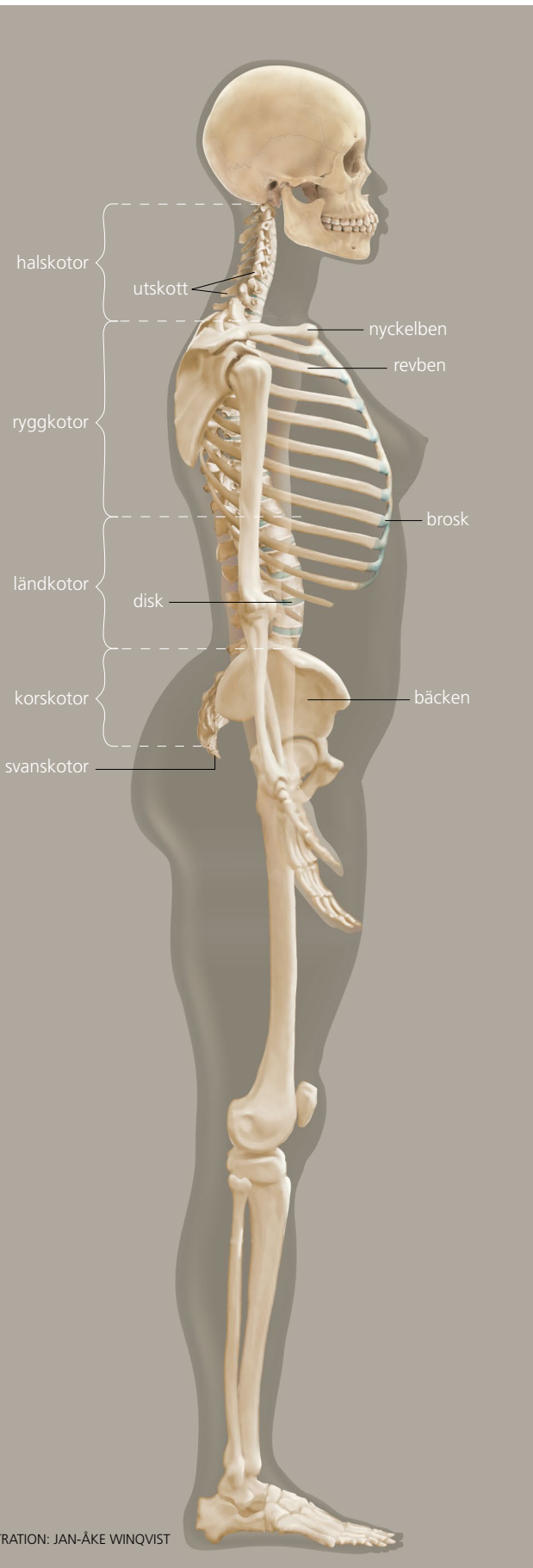


ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST

med ryggrängen, som är kraftigt reducerad hos de flesta vuxna ryggradsdjur, utgör ryggraden med sina ryggkotor den centrala delen i detta axiella skelettkomplex. Varje ryggkota består av en kotkropp som utgör en del av kotpelaren, en neuralbåge på ryggssidan som omger ryggmärgen och ofta en hemalbåge på buksidan som omger stora blodkärl. På kotkroppen sitter olika utskott – taggutsnitt, tvärsnitt och ledutsnitt – på vilka muskler fäster. I många fall är ryggrängen så kraftigt reducerad att den inte längre löper som en obruten pelare omgiven av ryggraden. Rester av ryggrängen kan då finnas kvar i form av den mjukare substans (nucleus pulposus) som finns inuti de broskartade skivor (diskar) som ligger mellan kotorna. Hos människan uppstår diskbräck när skivorna trycks ihop för mycket och den mjukare substansen läcker ut, så att skivorna ligger an mot nervrötter i ländryggen. Utformningen av de enskilda ryggkotorna varierar mellan olika djur, men ofta också beroende på var i kroppen de finns. Man talar om procoela kotor (urholkade framtill – ormar och ödlor), opisthocoela kotor (urholkade baktill – vissa fiskar samt dinosaurier och fåglar), amphicoela kotor (urholkade både framtill och baktill – de flesta strålfeniga fiskar) och slutligen acoela kotor som varken är urholkade framtill eller baktill och finns hos däggdjur. Hos broskfiskar är ryggraden ganska homogen och kotorna morfologiskt sett relativt lika längs hela kroppen. Hos strålfeniga fiskar, lungfiskar och tofsstjärtfiskar (Coelacanthiformes) varierar kotornas utformning mer mellan olika delar av ryggraden, och hos fyrfotadjur är ryggraden ännu tydligare uppdelad i regioner (halskotor, ryggkotor, ländkotor, korskotor och svanskotor). Revbenen är avlånga stödstrukturer som är fästade mot ryggkotorna. De fungerar som fästen för muskler och sörjer för en stabil kroppsform, och de utgör också den viktigaste strukturen i bröstkorgens skydd av de inre organen. Bröstbenet (sternum) hos fyrfotadjuret hör också till bröstkorgen och har normalt två funktioner. Dels utgör det fästpunkt för bröstmusklerna, vilket är extra tydligt hos fåglarna där stora bröstmuskler är en förutsättning för flygförmågan, dels utgör det en yttre fästpunkt för revbenen hos de arter som har en omslutande bröstkorg.

Extremitetsskelettet utgörs ursprungligen av bröst- och bukfenor och av deras stödjande element, dvs. skulder- och bäckengördlarna. Hos fyrfotadjuret har bukfenorna omvandlats till ben och bröstfenorna till armar eller vingar.

Hos vissa grupper av ryggradsdjur finns också s.k. bukrevben (gastralia) inbäddade som stödelement i bukväggen. De kan ha utvecklats från bukfjällen och saknar förbindelse med kotpelaren. Möjligen har de samma ursprung som sköldpaddornas bukplåt (plastron). Bland nu levande ryggradsdjur finns bukrevben endast hos krokodildjur och bryggödlor. De fanns också hos många dinosaurier.

Brosk och ben

Brosk och ben

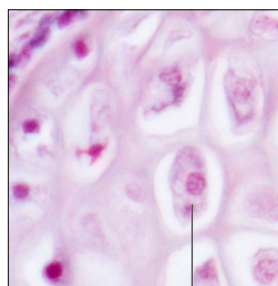
Ryggradsdjur (Vertebrata) har, till skillnad från övriga ryggradslösa djur (lansettfiskar, pirålar och manteldjur), ett inre skelett som består av brosk eller ben. Brosk och ben är två olika typer av bindväv där proteinet kollagen är en av huvudkomponenterna i den grundsubstans som finns mellan cellerna. Det mineral som ingår i benvävnad liksom i många andra mineraliserade strukturer hos ryggradsdjur – t.ex. emalj,

dentin och förkalkat brosk – utgörs huvudsakligen av kalciumfosfat i en form som kallas hydroxyapatit $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH})$. Mineraliserade strukturer hos ryggradslösa djur utgörs istället oftast av kalciumkarbonat CaCO_3 , vilket är fallet med t.ex. mussel- och snäckskal, korallskelett och skelettelementen hos tagghudingar. Fåglarnas äggskal och fiskarnas hörselstenar (otoliter) består också av kalciumkarbonat.

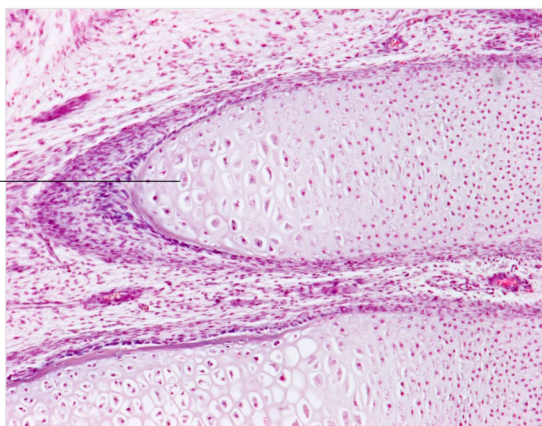
Brosk

Brosk bildas av broskceller. De producerar den ovan nämnda grundsubstansen, som förutom kollagen även innehåller proteoglykaner (proteiner till vilka flera kolhydrater har kopplats). Broskcellerna som bildat proteinerna ligger sedan i små, från varandra isolerade grupper. Broskvävnaden tar upp vatten och blir relativt hård. Brosket innehåller inga fina blodkärl. Istället försörjs broskcellerna med syre och näring via diffusion genom vävnaden, och de har därför en mycket låg aktivitet och begränsad regenerationsförmåga.

Den vanligaste brosktypen är s.k. hyalint ("glasartat") brosk, som är styvt och halvgenomsiktigt. Elastiskt brosk innehåller proteinet elastin och finns bl.a. i människans ytteröron, medan fibröst brosk har fler buntar av kollagen och finns mellan rygghotorna. Vävnad av brosktyp finns även hos en del ryggradslösa djur, bl.a. bläckfiskar.

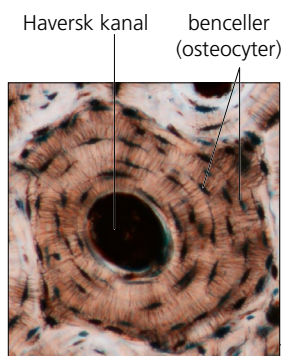


broskcell med cellkärna i broskhåla

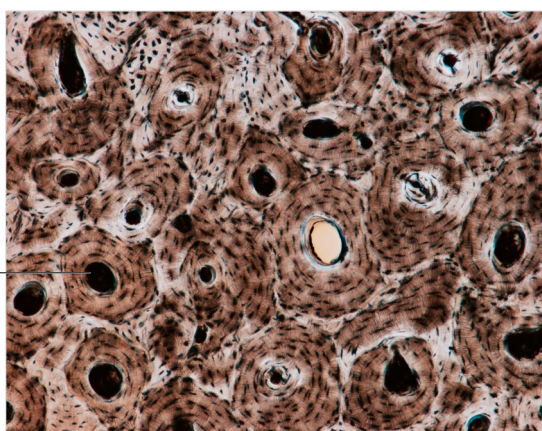


Hyalint brosk i foten hos ett sex veckor gammalt människofooster. Broskcellerna ligger i hålor som skiljs åt av broskets grundsubstans. De tomma utrymmena i hålor har uppkommit genom att cellerna krympt under preparationen. Inga blodkärl finns i brosket.

FOTO: CHRISTOPHER REISBORG

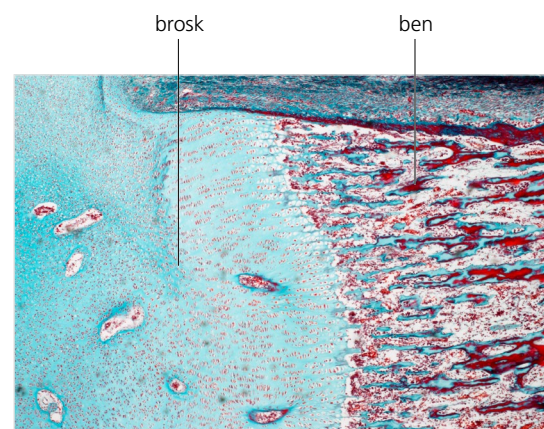


Delförstoring av en enskild osteon inklusive Haversk kanal och benceller.



Lamellärt ben hos människa. Hos varmblodiga djur är benvävnaden ofta uppbyggd av rörlika osteoner. De Haverska kanalerna i centrum av dessa innehåller blodkärl. I de koncentrisk benlagren runt om finns benceller (osteocyter, svarta på bilden) som står i förbindelse med varandra genom fina cellutskott i smala kanaler.

FOTO: CHRISTOPHER REISBORG



Bildning av ersättningsben i rörben hos däggdjur. Till vänster ljusblå, kompakt broskvävnad. Till höger sker nedbrytning och förkalkning av brosk som ersätts med ben (rött).

FOTO: CHRISTOPHER REISBORG



Ben

Ben kan antingen ha en kompakt, skiktad (lamellär) struktur eller vara mer svampartat (spongiöst). Det kan bildas antingen direkt, vilket framför allt sker i ytligt liggande dermalt ben eller täckben (bl.a. många av skallens ben), eller indirekt genom att skelettdeklar först bildas av brosk, varefter s.k. ersättningsben bildas inuti brosket, som då bryts ned. Denna bentyper finns bl.a. i skelettet i armar och ben. De tidiga bencellerna (osteoblasterna) bildar runt omkring sig en grundsubstans bestående av kollagen och andra proteiner i vilken mineral (kalciumfosfat) lagras in. De mogna bencellerna (osteocyterna) ligger i hålrum i grundsubstansen och står i kontakt med varandra genom ett stort antal långa cellutskott som sträcker sig genom denna. Den färdiga benvävnaden innehåller en mängd blodkärl. Det är en levande vävnad som har förmåga till omlagring med både nedbrytning med hjälp av osteoklaster, en celltyp speciell för ben, och uppbyggnad. Därför kan benets struktur anpassas till förändrad belastning, och benbrott kan läkas. Benvävnad är oftast cellulär, dvs. bestående av tydligt avgränsade celler, men inte minst hos strålfeniga fiskar försvinner bencellerna ofta ur den färdiga benvävnaden, och acellulärt ben bildas. Benvävnad är en unik struktur för kraniedjur (Craniata) inklusive ryggradsdjur.

Emalj och dentin

Förutom brosk och ben har ryggradsdjur flera ytterligare typer av hårdvävnad. Emalj är kroppens hårdaste och mineralrikaste material. Det bildas av ett emaljeptel som omger den växande tanden. Det finns varken celler eller cellutskott inne i emaljen, och emalj som inte längre täcks av epitel kan inte växa till. Dentin (tandben) liknar ben men har högre mineralhalt

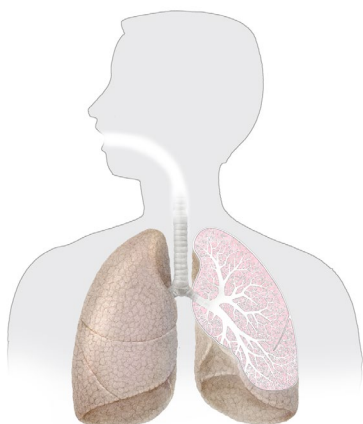
och är hårdare. Dentincellerna drar sig mot pulpan när dentinet bildas, vilket resulterar i att dentin i motsats till vanligt ben inte innehåller en mängd omslutna celler, och att endast smala kanaler med cellutskott finns kvar i det färdiga dentinet.

Hårdvävnad hos olika kraniedjur

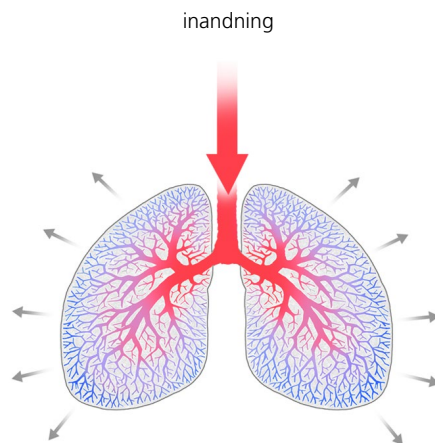
Både de nutida pirålarna och nejonögonen har brosk men saknar benvävnad. Dock hade många av de utdöda käklösa fiskar som vi brukar kalla ostrakodermer (pansarrundmunnar) benvävnad som en del av sitt yttre skelett/pansar.

Broskfiskar (Chondrichthyes) har ett skelett av brosk, medan strålfeniga fiskar (Actinopterygii) och sarcopterygier (Sarcopterygii) – inklusive alla fyrfotadjur (Tetrapoda) – har ett skelett av ben. Skillnaden mellan dem vad gäller skelettmaterialet är dock långt ifrån enkel.

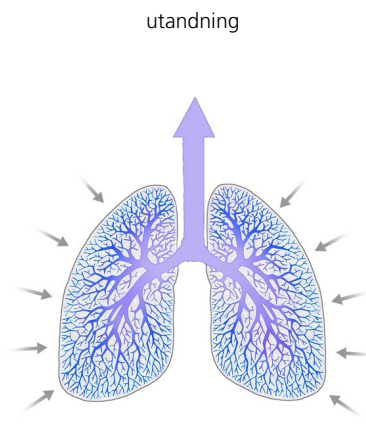
Broskfiskar har hudtänder med emalj, dentin och ben, och det finns också uppgifter om att de har äkta benvävnad på innersidan av ryggkotornas neuralbågar. Broskfiskarnas brosk innehåller inlagrat mineral, främst kalciumfosfat, och ryggkotorna – som är utsatta för stora mekaniska påfrestningar – har en särskilt hög mineralhalt. Strålfeniga fiskar och sarcopterygier utmärks av att de förutom tänder och täckben också har ersättningsben som bildas endokondralt, dvs. inne i brosket. Dock har bl.a. störlar bland de strålfeniga fiskarna och lungfiskar bland sarcopterygierna ett inre skelett som (i varje fall huvudsakligen) består av brosk snarare än av ersättningsben. Dessa fiskar härstammar dock med största sannolikhet från arter med ett skelett av ben som sedan reducerats sekundärt. Det är möjligt att detta också är fallet med broskfiskarnas skelett.



1 Hos däggdjur (här representerat av människa) expanderar lungorna vid inandning och dras ihop vid utandning. Luftflödet är dubbelriktat, vilket innebär att luften tas in och förs ut samma väg genom luftstrupen och bronkerna.



2 Den inkommande luften förs till lungorna och ut i alveolerna. Här sker gasutbyte genom de fina kapillärer (blodkärl) som finns i alveolernas väggar. Syre tas upp genom kapillärväggarna till blodet, medan koldioxid lämnar blodet.



3 Vid utandningen töms lungorna inte helt, vilket innebär att en del luft stannar kvar i lungorna. Det syre som finns i denna luft kan dock inte tas upp, eftersom det råder s.k. diffusionsjämvikt mellan syrgashalten i blodet och luften.

Hudens många funktioner

Huden är ryggradsdjurens största organ. Den är unik genom sin komplexa förmåga att anpassa sin form och funktion till djurens olika livsmiljöer. Huden är dessutom ett sammansatt organ och kan därmed ge upphov till så vitt skilda strukturer som fjäll, hår, fjädrar, naglar, hornslidor och näbbar. I grunden fungerar huden som en barriär mot yttre, eventuellt skadlig påverkan, men den är även involverad i värmereglering, rörelse och känsel. Överhuden består av ett flerskiktat epitel och är hos landlevande ryggradsdjur mer eller mindre förhornad, vilket ger ett skydd mot uttorkning. Epitelet ger också ofta upphov till olika körtlar som producerar slem, doftsekret, talg, gifter, svett, mjölk m.m. En överhud bestående av flerskiktat epitel finns hos alla kraniedjur men inte hos några andra deuterostomier.

Huden kan också fungera som andningsorgan, vilket beskrivs närmare nedan.

Tre olika sätt att andas

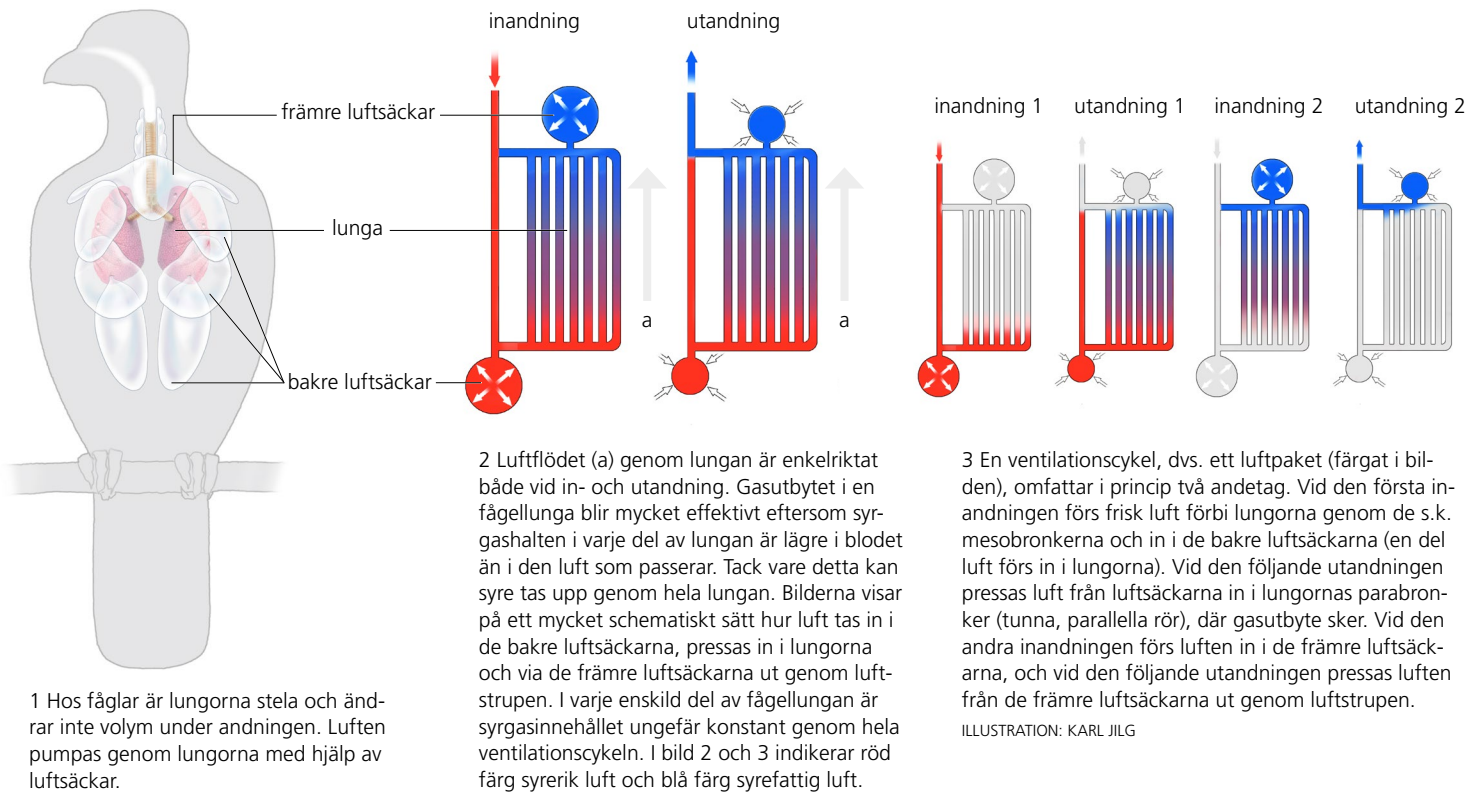
Andningsorganen och blodomloppet är anatomiskt skilda system, men de samarbetar intimt för att ta upp syre och transportera det till olika vävnader, medan koldioxid samtidigt transporteras bort från vävnaderna. Själva andningen är en aktiv process, och andningsorganens utseende och funktion beror på om djuret andas i vatten eller luft, vilket har resulterat i en rad unika lösningar bland ryggradsdjuren.

De vattenlevande ryggradsdjurens gälar är ett arv från deras föregångare, men i vissa avseenden är de mycket mer utvecklade. De kan beskrivas som lager av små blodkärl (kapillärer) över vilka vatten transporteras, och där gasutbyte sker. Hur vattenflödet över gälarna åstadkoms varierar mellan olika slags

fiskar, men oftast pumpas vattnet aktivt förbi genom gälarna av en muskulär pump i munhålan.

Lungor och simblåsa är strukturer vilka anläggs som utbuktningar från matsmältningskanalen, och som bara finns hos strålfeniga fiskar och sarcopterygier. Ryggradsdjurens lungor är en unik anpassning för luftandning och kan hos de flesta grupper (bl.a. däggdjur samt lungförsedda groddjur och fiskar) beskrivas som elastiska säckar inuti kroppen, vilka utvidgas vid inandning och dras ihop vid utandning. De har kontakt med omgivningen via luftstrupen, som alltid mynnar på buksidan av matsmältningskanalen. Gasutbytet i lungorna sker mellan blodfyllda kapillärer och olika typer av celler och vävnader i lungorna som effektiviserar gasutbytet och ökar ytan över vilken det sker. Detta exemplifieras hos oss själva och andra däggdjur av de miljontals små, tunnväggiga luftblåsor som kallas alveoler. Hos fåglar och krokodildjur är lungorna stelar konstruktioner med ett enkelriktat luftflöde, och hos fåglar finns dessutom elastiska luftsäckar ute i kroppen. Denna typ av lungor är betydligt mer effektiva när det gäller att utnyttja luftens syre. Det är troligt att sådana lungor först utvecklades hos tidiga arkosaurier (en grupp som omfattar bl.a. krokodildjur och dinosaurier) vilka levde under en tid då syrgashalten i atmosfären var betydligt lägre än den är idag. Luftsäckar utvecklades troligen redan hos vissa rovdinosaurier och har blivit en av de viktigaste anpassningarna för att göra fåglar till framgångsrika flygare.

Simblåsan, som vanligtvis används för att reglera flytförmågan hos många strålfeniga fiskar, kan ibland också användas för gasupptag. Även om dess utseende, funktion och ursprung liknar lungornas skiljer sig den för andning anpassade simblåsan från lungorna



på två sätt. Simblåsan är oparig och placerad på rygg-sidan, medan lungor oftast är pariga och luftstrupen mynnar på buksidan om matstrupen.

Vissa ryggradsdjur kan andas genom huden som ett komplement till gäl- eller lungandning, och detta kan ske i såväl vatten som luft. Groddjur är ofta beroende av denna typ av andning. En del landlevande salamandrar saknar till och med såväl lungor som gälar och andas enbart genom huden och munhålan. Detsamma gäller för en del fiskar (t.ex. ål) när de förflyttar sig på land mellan olika vattendrag. Människan och de andra däggdjuren har däremot mycket begränsat gasutbyte genom huden. Hos fåglar och många fjällreptiler begränsas möjligheten till hudandning av att deras hud är täckt av fjädrar och fjäll, men i naknare partier kan ett visst utbyte ske.

Välutvecklade sinnen

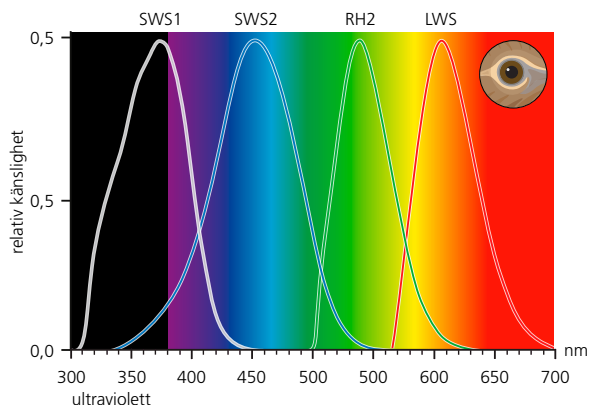
Ryggradsdjuren har hjälp av många välutvecklade sinnen. Vår förmåga att uppfatta saker omkring oss kopplas oftast till en fysiologisk process som involverar olika nerv- och sinnessystem, vilka är ömsesidigt beroende av varandra. Detta samordnas av ett avancerat nervsystem som delas upp i det centrala nervsystemet (hjärnan och ryggmärgen) och det perifera nervsystemet som består av all övrig nervvävnad. Båda systemen stimuleras via s.k. receptorer som tar emot signaler och transporterar dem vidare till de delar och organ i kroppen som ska reagera. Nervsignalerna kan t.ex. resultera i muskelsammandragningar

eller i att olika körtlar stimuleras till att utsöndra olika ämnen. Nervsystemet styr med andra ord djurets prestationsförmåga.

Ryggradsdjur har en avancerad hjärna som är uppdelad i fem delar: ändhjärnan (telencephalon), mellanhjärnan (diencephalon), mitthjärnan (mesencephalon), lillhjärnan (cerebellum) och förlängda märgen (läs mer om hjärnan i avsnittet "Med huvudet i fokus" under Craniata). Bland övriga ryggradsdjur kan man knappt säga att lansettfiskar har en riktig hjärna, medan manteldjurens hjärna är totalt annorlunda. Även hjärnnerverna är unika för kraniedjuren, liksom den viktiga hormonproducerande körtel som kallas hypofysen.

Hur välutvecklade de olika sinnen hos ett visst ryggradsdjur är beror på dess levnadssätt. Primärt vattenlevande djur, som fiskar och många groddjur, har ett sidolinjesystem i huden på huvudet och längs kroppssidorna. Sidolinjesystemet känner av rörelser i vatten med hjälp av receptorer som sitter i kanaler, fåror eller på kroppsytan (se faktaruta under Craniata). Det är effektivt i vatten, men på land krävs andra typer av sinnen. Hos fåglar och däggdjur är t.ex. hörsel- och synsinnena väl utvecklade, om än i mycket varierande grad. Fladdermöss och hundar hör t.ex. ljudfrekvenser som vi människor inte kan höra. Synskärpan hos vissa rovfåglar är anpassad för att se små bytesdjur på mycket långt avstånd. Mörkerseendet hos t.ex. katter och paddor är betydligt bättre än hos oss.

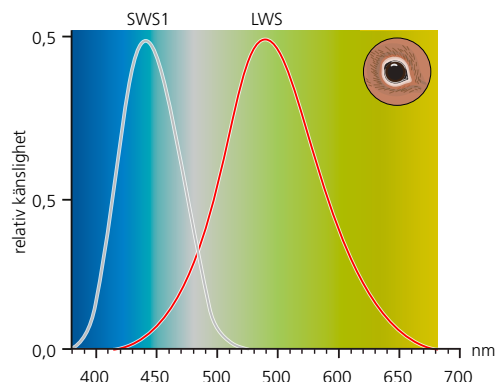
UV-känslig fågel (tetrakromat)



Hos fåglar som har tetrakromatiskt färgseende finns fyra typer av tappar, vilkas synpigment har toppar för färgkänslighet jämnt utspridda över spektrum från ca 300 nm till drygt 700 nm. Synpigmentet för respektive tappstyp hos fåglar och andra ryggradsdjur som är tetrakromater (har tetrakromatiskt färgseende) kallas SWS1 (UV- eller violettkänsligt), SWS2 (blå-känsligt), RH2 (grönkänsligt) och LWS (rödkänsligt).

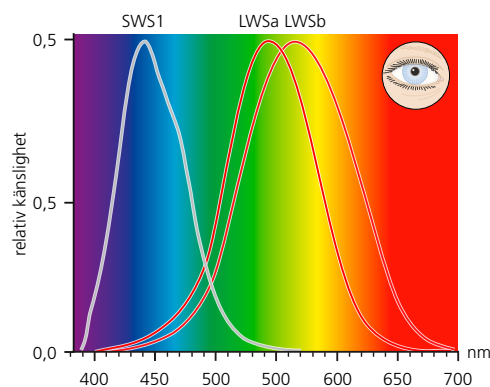
Ögat, som utvecklats redan hos förfäderna till fyrfotadjuret, har tappar med maximal känslighet för fyra klart åtskilda områden i spektrumet, vilket ger ett så kallat tetrakromatiskt färgseende. Det är ett färgseende som separerar ultravioletter/violetta, blå, gröna och röda färger och därmed ger möjlighet att urskilja alla färger i det för synen tillgängliga spektrumet. Det spektrum som är tillgängligt bestäms av att det krävs en viss energi för att aktivera det A-vitaminderivat (retinal) som tillsammans med opsin bildar synpigmentet i våra ljussinnesceller. Vid längre våglängder än ca 730 nm (dvs. vid övergången till infraröd strålning) räcker inte energin till, vilket innebär att den typ av synpigment som ryggradsdjur använder har en övre våglängdsgräns här. Längst ned i ljusspektrumet – mot UV-ljus (ultraviolett ljus) – är energin är högre, men här finns flera problem som försvårar seendet. Spridningen av ljuset ökar kraftigt vid korta våglängder, vilket kan leda till minskad skärpa om ögat är känsligt för mycket kortvågigt ljus. Dessutom skadar kortvågigt ljus biologiska molekyler genom s.k. fotooxidation. Vid våglängder under 300 nm riskerar man skador på DNA, men redan vid längre våglängder kan celler påverkas av det högenergetiska ljuset. Däggdjuren, som under en del av sin existens förmodligen varit till största delen nattlevande, har förlorat mycket av sina förfäders goda färgseende, vilket kräver mycket ljus till förmån för det ljuskänsligare men färgblinda stavbaserade mörkerseendet. Alla däggdjur har förlorat de tappar som är känsliga för grönt ljus, och alla däggdjursgrupper utom kloakdjuren har även förlorat de för tetrakromater ursprungligen blåkänsliga tapparna. Majoriteten av dagens däggdjur har därför ett begränsat s.k. dikromatiskt färgseende med endast

Generaliserat däggdjur (dikromat)



Hos alla däggdjur har tappar med RH2 försvunnit, och hos alla utom hos kloakdjuren har också tappar med SWS2 förlorats. Det innebär att den stora merparten av däggdjuren endast har två typer av tappar – de är dikromater (har dikromatiskt färgseende). Hos dessa däggdjur har känsligheten för tappar med LWS-opsin flyttats från det hos tetrakromaternas ursprungligen röda området i spektrum till det område i spektrum som vi uppfattar som gult, medan känsligheten för SWS1-opsin förskjutits mot längre våglängder. De kan därför skilja ut blå färger från färgkomplexet grönt-gult-rött, men de har problem med att se skillnad på gröna och röda färger.

Människa (trikromat)



Hos en del däggdjur (vrålapor i Sydamerika och Gamla världens apor) har det skett en fördubbling av de gener som kodar för tappar med LWS-opsin. Det innebär att det förekommer två varianter av tappar med LWS-opsin. Detta gäller alltså även för människan. De två varianterna av LWS-opsin har fått lite olika känslighet för ljusets våglängd. Den ena varianten (LWSa) är mer känslig för gulgrönt ljus och den andra (LWSb) är mer känslig för gulrött ljus. Genom att specifikt jämföra signalstyrkan hos dessa två typer av tappar kan vi, trots att känsligheten för dem till stora delar är överlagrad i spektrum, ändå klart skilja gröna och röda färger från varandra.

ILLUSTRATION: ANNA NORDIN/JAN-ÅKE WINQVIST

två olika slags tappar. De flesta kan därför skilja blå färger från komplexet gröna, gula och röda färger, men de har svårt att skilja gröna och röda färger från varandra. En del primater – däribland människan

– har återskapat delar av det förlorade färgseendet. Vårt färgseende är bra i jämförelse med de flesta andra däggdjurs, men det är fortfarande reducerat i jämförelse med de flesta andra ryggradsdjur. Även vissa andra däggdjursgrupper har ett jämfört med huvudgruppen (dikromaterna) utökat färgseende.

Ryggradsdjurens evolutionshistoria

Ryggradsdjurens evolutionshistoria kan enklast beskrivas med ett släktträd (sid. 171), vilket dock ger en förenklad bild av förloppet. En förutsättning för förståelsen av utvecklingshistorien är de fossil som ger oss ögonblicksbilder från en svunnen tid. Många fossil ger stöd för rådande tankar om evolutionen och uppkomsten av nya kroppsformer och djurgrupper, men ibland dyker det upp fossil som gör att man måste ompröva sin syn på hur evolutionen gått till.

De allra första formerna

Ryggradsdjurens evolutionshistoria började redan under kambrium för mer än 500 miljoner år sedan med käklösa arter som hade vissa avlägsna likheter med nu levande pirålar och nejonögon. En detaljerad beskrivning av ryggradsdjurens uppkomst är däremot svår att ge, eftersom fossilen från denna tid är fåtaliga och ofta dåligt bevarade.

Säkra fynd av ryggradsdjur uppträder i ungefär 450 miljoner år gamla bergarter (under ordovicium) i form av små fragment av yttre, förbenade skelett. Dessa fossil säger inte mycket om hur djuren egentligen såg ut, och de känns igen som ryggradsdjur endast genom detaljerna i fragmentens inre och

yttre finstruktur. Ett inre och/eller yttre skelett av ben finns bara hos ryggradsdjur, även om nejonögon (och pirålar) bara har ett inre skelett av brosk. Därför är förekomsten av benvävnad hos ett fossil ett pålitligt tecken på att det rör sig om ett ryggradsdjur.

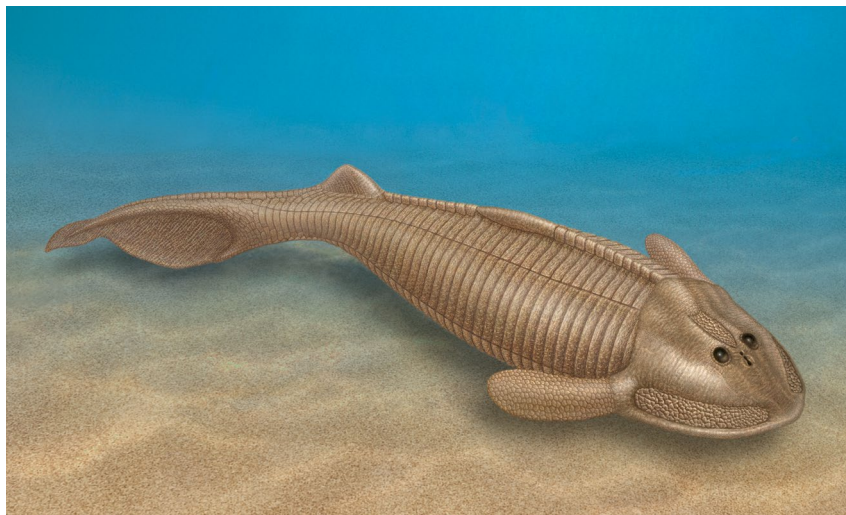
Till de äldsta fynden som kan ha haft sådan benvävnad hör konodoner, en långlivad men nu utdöd grupp som först i slutet av 1900-talet placerades bland ryggradsdjuren. Det fåtal fossil av hela djur med mjukvävnad som påträffats visar att konodoner var allika varelser med huvud, ögon och ryggsträng. I övrigt är konodoner mest kända genom sina tandliknande element, vilka har påträffats i bergarter bildade i marina miljöer från slutet av kambrium till slutet av trias (främst från ordovicium till devon). Eftersom dessa tänder uppvisar benliknande vävnader som tandben (dentin) och emalj skulle konodoner kunna höras till ryggradsdjuren.

I och med att mineraliserad hårdvävnad blev en naturlig del av ryggradsdjurens uppbyggnad ökade förutsättningarna för att djuren, eller delar av dem, skulle kunna bevaras som fossil. Fossil av ryggradsdjur blir därför också allt vanligare i avlagringar från slutet av ordovicium. Dessutom är det därefter vanligare att fossil av hela djur, och djur med finare anatomiska detaljer bevarats. Under silur och devon (för ungefär 445–360 miljoner år sedan) domineras ryggradsdjuren bland annat av bepansrade käklösa fiskar, som ibland går under namnet pansarrundmunnar (Ostracodermi). Vissa av dem hade kraftiga, mer eller mindre heltäckande huvudsköldar, medan andra var täckta av mindre plattor och hudtänder (fjäll).

Konodoner (konodontdjur) kan ha varit de första ryggradsdjuren. Man har främst hittat tandliknande element från dessa djur, men några få hela fossil visar att de var allika djur med stora ögon.

ILLUSTRATION: ERIK NASIBOV





Pansarrundmunnar omfattar flera olika grupper av vattenlevande ryggradsdjur. De saknade egentliga käkar men hade ett kraftigt benpansar på kroppen. Här visas en art i släktet *Hemicyclops*. Den var ca 13 cm lång och levde under devon.

ILLUSTRATION: ERIK NASIBOV

Förutom bepansringen finns det dock väldigt lite som tyder på att pansarrundmunnar utgör en monofyletisk grupp. Istället uppvisar denna grupp en uppsättning av karaktärer som har gjort att man placerat dem i flera olika grupper på olika ställen nära basen av ryggradsdjurens släktträd. De tycks inte heller vara särskilt nära besläktade med varken pirålar eller nejonögon. (Läs mer om "De käklösa problematik" under Craniata.)

Käkförsedda ryggradsdjur

Alla nu levande ryggradsdjur utom nejonögon har käkar och karakteriseras dessutom av att de bland annat har pariga buk- och bröstfenor (alternativt ben och armar eller vingar) samt någon typ av benvävnad. Eftersom många pansarrundmunnar hade både benvävnad och pariga fenor verkar många av de typiska karaktärerna för käkförsedda ryggradsdjur ha uppkommit redan innan käkarna hade uppstått. De käkförsedda ryggradsdjur (Gnathostomata) som finns

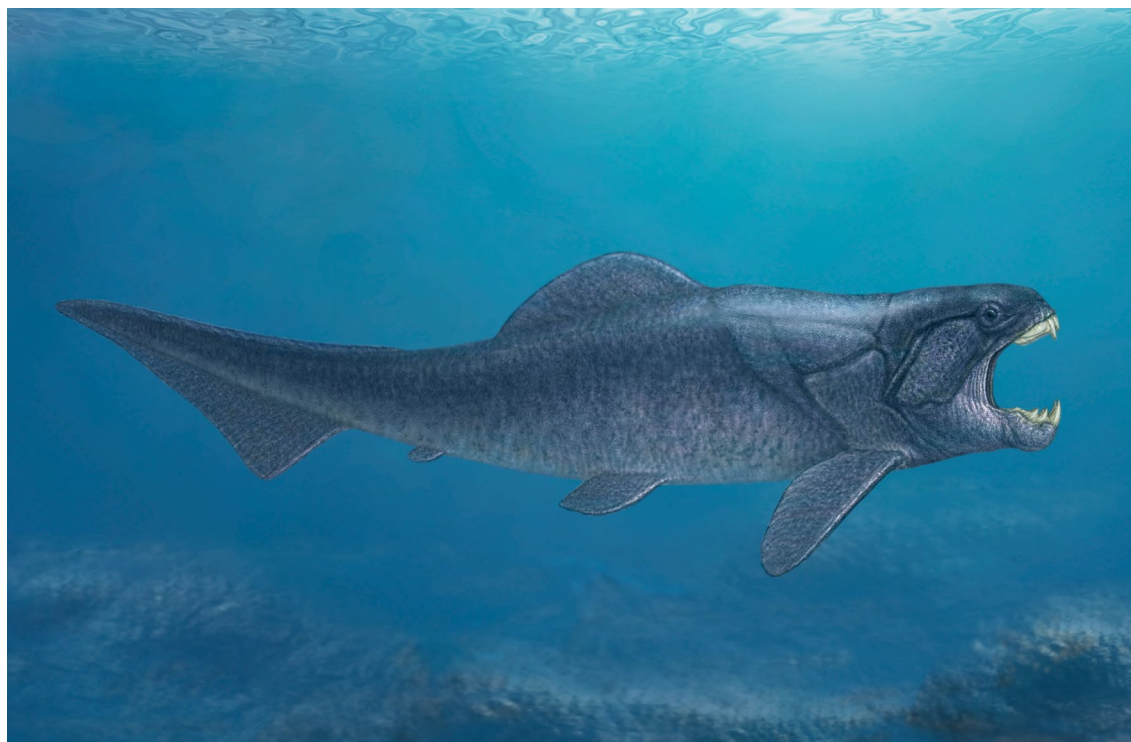
idag delas in i två monofyletiska grupper: Chondrichthyes (broskfiskar) som omfattar helhuvudfiskar, hajar och rockor, och Osteichthyes som omfattar strålfeniga fiskar, kvastfeniga fiskar (inkl. lungfiskar) och alla fyrfotadjur. Namnet Osteichthyes har ofta använts för enbart fiskarna inom den senare gruppen, och dessa har då tillsammans kallats benfiskar. I en klassifikation som bygger på släktskap ingår dock även fyrfotadjuret i Osteichthyes.

Alla käkförsedda ryggradsdjur som finns idag ingår i Chondrichthyes eller Osteichthyes, men tidigare har ytterligare några grupper funnits. Pansarhajar eller plakodermer (Placodermi) är en grupp utdöda fiskar som representerar de käkförsedda ryggradsdjurens tidigaste evolutionshistoria. De liknade sina käklösa föregångare genom att de hade ett kraftigt förbenat yttre skelett som täckte huvudregionen. Detta pansar var dock mer rörligt med leder i såväl nack- som käkregionen, vilket bara var en av flera anpassningar till livet som aktivt jagande och bitande rovdjur. Att döma av de påträffade fossilen var pansarhajarna som talrikast under devon (för ungefär 400–350 miljoner år sedan), då de med sin till viss del hajlika kroppsform och livsstil var de kanske mest framträdande vattenlevande rovdjuret. Några av dem var mycket stora. Den största av de hittills kända pansarhajarna var *Dunkleosteus* från yngre devon, som kunde bli tio meter lång och väga ungefär ett ton. Pansarhajar betraktas ofta som den mest ursprungliga gruppen av käkförsedda ryggradsdjur och anses sakna nu levande ättlingar.

Broskfiskar (Chondrichthyes) har ett inre skelett av brosk och är i motsats till systergruppen Osteichthyes uteslutande vattenlevande. De har välutvecklade pariga fenor och stjärtfenor som gör dem väl anpassade för ett aktivt liv som rovdjur, även om vissa arter är planktonätare och vissa lever av musslor och

Pansarhajar var käkförsedda ryggradsdjur som var vanliga i haven främst under devon. En del arter var små, men det fanns också mycket stora former som denna upp till 10 m långa *Dunkleosteus*.

ILLUSTRATION: ERIK NASIBOV



snäckor på havsbotten. Hos de flesta broskfiskar är kroppen täckt av hudtänder (plakoidfjäll), se vidare under Broskfiskar. Idag delas broskfiskarna upp i två huvudgrupper, Holocephali (helhuvudfiskar) och Elasmobranchii (hajartade fiskar). Broskfiskar har en lång evolutionshistoria, där fossil av förbenade fjäll och tänder visar att de första arterna dök upp redan för drygt 400 miljoner år sedan. De mycket ovanligare helkroppsfossilerna visar att det fanns mer eller mindre hajlika former i slutet av devon för ungefär 350 miljoner år sedan.

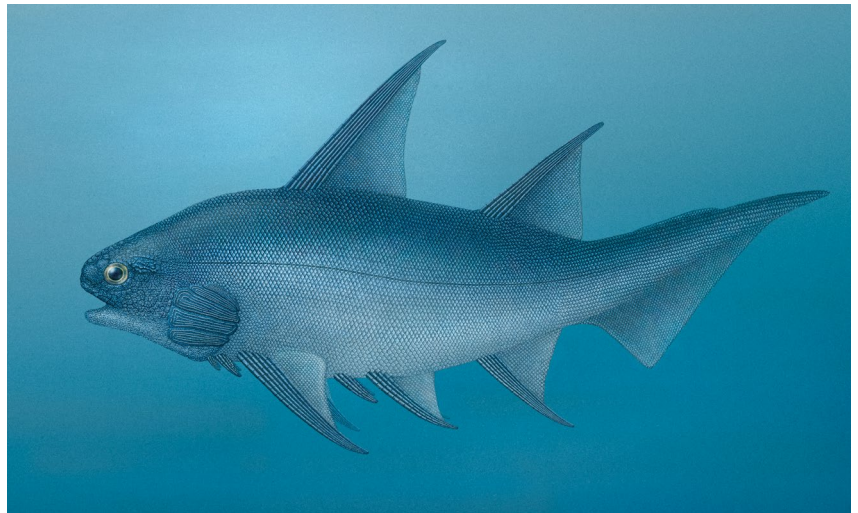
Djur med skelett av ben

Osteichthyes är systergrupp till broskfiskarna och karakteriseras av att de har ett förbenat inre skelett. Denna grupp delas i sin tur upp i strålfeniga fiskar (Actinopterygii) och sarcopterygier (Sarcopterygii), till vilka bl.a. kvastfeniga fiskar och fyrfotadjur räknas. Namnet Sarcopterygii (sarco (gr.) = kött; pteryx (gr.) = vinge, eller i detta fall fena) kan översättas med "köttfeningar", ett namn som ibland används som svenskt namn på gruppen.

En viktig grupp av utdöda fiskar med många fossil är taggpansarhajar (Acanthodii) – även kallade taggpansarfiskar. Dessa oftast ganska små och smäckra fiskar känns igen på de många taggar som sitter vid rygg-, buk- och bröstfenorna. Fjällen är också karakteristiska genom sin koncentriska, lökliknande tillväxt. Ett annat unikt drag hos taggpansarhajar är att de ofta hade ytterligare ett eller flera par fenor mellan bröst- och bukfenorna, medan andra käkförsedda ryggradsdjur har två par (bröst- och bukfenor, alternativt ben respektive armar eller vingar) utom i de fall där det skett reduktioner. Under silur (för ungefär 445–415 miljoner år sedan) är taggpansarhajarnas fjäll och taggar de mest framträdande fossilerna av käkförsedda ryggradsdjur.

Förutom vissa taggpansarhajar, som med största sannolikhet tillhör samma förgrening som Osteichthyes, finns väldigt få fossil tillhörande gruppen Osteichthyes före devon. På några enstaka platser (bland annat på Gotland) har man påträffat fjäll, tänder och mindre benbitar från slutet av silur, vilka uppvisar karaktärer som normalt är typiska för strålfeniga fiskar.

De strålfeniga fiskarna, den grupp inom Osteichthyes som alltid varit vattenlevande, har sitt namn från fenornas strålförmiga ben. Gruppen uppkom för åtminstone 420 miljoner år sedan (under silur), den tid från vilken de tidigaste fynden av isolerade fjäll och benfragment dateras. Helkroppsfossil av strålfeniga fiskar dyker upp för första gången under devon. De strålfeniga fiskarna utgör den största gruppen bland de ryggradsdjur som i dagligt tal kallas fiskar. De omfattar närmare 30 000 nu levande arter, varav vanliga matfiskar som torsk, abborre och lax är några av de drygt 210 arter som påträffats i svenska vatten. Denna



Bland taggpansarhajar finns de första exemplen på ryggradsdjur som hade ett förbenat skelett. De är lätta att känna igen genom att de har många taggar vid fenorna och genom sina karakteristiska fjäll. Bilden visar *Gladiobranchus probaton*. Den var upp till 10 cm lång och levde i början av devon.

ILLUSTRATION: ERIK NASIBOV

mångfald är ett resultat av en evolutionshistoria som innefattar tre huvudsakliga mångfaldsökningar. Den första av dessa inträffade under karbon, som en följd av att de ekologiska nischer vilka tidigare dominerats av bland annat pansarhajarna blivit lediga. Den andra inföll under trias, efter det stora massutdöendet i slutet av perm. Den senaste viktiga mångfaldsökningen ägde rum efter att dinosaurierna (så när som på den grupp som utvecklats till dagens fåglar) dog ut i början av tertiär, och den kan jämföras med den evolutionshistoria som däggdjuren genomgick under samma period. Många av de familjer som finns idag uppkom redan under jura och krita för ca 200–65 miljoner år sedan, för att därefter etablera den fascinerande mångfald vi nu ser.

Den andra utvecklingslinjen inom Osteichthyes är Sarcopterygii (sarcopterygier). Denna grupp innefattar kvastfeniga fiskar (inkl. lungfiskar) och de ryggradsdjur som på grund av sina fyra extremiteter (ben samt armar eller vingar) går under namnet Tetrapoda – fyrfotadjur. Den sistnämnda gruppen inkluderar även de ryggradsdjur som återgått till vattenliv, t.ex. valarna. Bland kvastfeniga fiskar kännetecknas de fossila formerna och några nu levande arter av att de muskulösa, köttiga fenorna har en kvastliknande byggnad med ett kraftigt och förlängt skaft. Denna konstruktion liknar landryggradsdjurens extremiteter och var en förutsättning för utvecklingen av just armar och ben. Tofsstjärtfiskar (Coelacanthiformes) är en grupp kvastfeniga fiskar som man fram till 1938 trodde var utdöd sedan mer än 65 miljoner år tillbaka. Då hittade man emellertid arten blå tofsstjärtfisk *Latimeria chalumnae*; först vid Sydafrikas kust och senare i större omfattning kring öriket Komorerna mellan Afrika och norra Madagaskar. År 1998 påträffades en andra art, brun tofsstjärtfisk *Latimeria menadoensis*, i Indonesien. Tofsstjärtfiskar har typiska kvastfenor och en stjärtfena som är delad i tre lobber. De har också ett elektroreceptivt (spänningskänsligt)

De flesta forskare är idag överens om att lungfiskar är den grupp bland nu levande ryggradsdjur som ligger närmast fyrfotadjurens (Tetrapoda). Bland den mångfald av utdöda kvastfeniga fiskar som i egentlig mening är närmast besläktade med fyrfotadjur och visar övergången till ett liv på land är den här avbildade *Eusthenopteron*, som levde i slutet av devon och kunde bli upp till 1,8 m lång, den som vi känner till i störst detalj.

Ichthyostega (nederst), som levde i slutet av devon och blev drygt en meter lång, var ett av de första ryggradsdjur som visar anpassningar till ett liv delvis på land. Man tror att den levde amfibiskt, dvs. att den levde mest i vatten men också kunde ta sig upp på land, kanske för att utnyttja nya födokällor.

ILLUSTRATION: ERIK NASIBOV



organ i nosen, som troligtvis används för att känna av muskelaktivitet från bytesdjur. Inom Sarcopterygii finns liknande elektroreceptiva organ även hos lungfiskar, vissa salamandrar och näbbdjur (ett australiskt däggdjur inom gruppen kloakdjur). Det finns också elektroreceptiva organ hos broskfiskar och vissa strålfeniga fiskar. Övriga nu levande fiskar inom gruppen Sarcopterygii hör till gruppen lungfiskar (Dipnoi) och karakteriseras, förutom av kvastfenslika fenor (främst hos utdöda former), även av förmågan att andas luft. Bland de nu levande arterna är det bara australisk lungfisk *Neoceratodus forsteri* som har kvastfenor, medan såväl de fyra afrikanska som den enda sydamerikanska lungfiskarten har reducerade, trådlika pariga fenor.

Även om grupperna tofsstjärtfiskar och lungfiskar idag bara omfattar ett fåtal arter var deras föregångare betydligt mer framträdande och talrika. Tofsstjärtfiskarnas föregångare, som inte skiljer sig nämnvärt från de två kända nu levande arterna, är först kända från devon och finns representerade som fossil fram till slutet av krita. Lungfiskarna var vanligast under devon och har stadigt minskat i antal fram till idag. Tidiga lungfiskar skiljer sig avsevärt från de nu levande

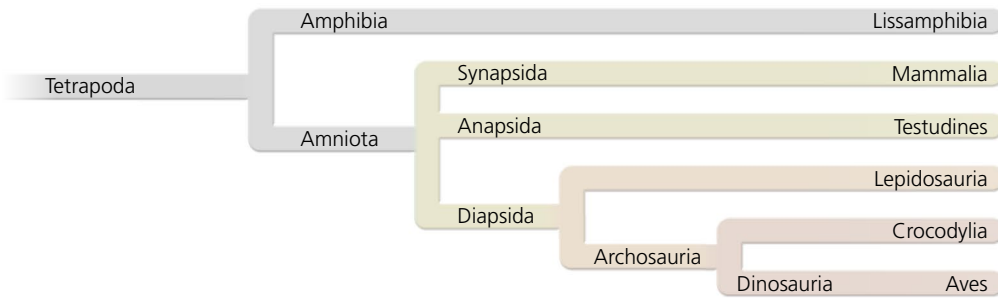
arterna, bl.a. genom att de hade ett mycket mer förbenat skelett.

Idag är man överens om att lungfiskarna snarare än tofsstjärtfiskarna är den grupp av nu levande "fisksarcopterygier" som är närmast besläktad med fyrfotadjurens. Eftersom de nu levande lungfiskarna har genomgått många miljoner år av morfologisk evolution skulle detta släktskapsförhållande inte vara helt uppenbart, om det inte vore för de mer än 350 miljoner år gamla fossila lungfiskar som uppvisar betydligt fler likheter med fyrfotadjurens. Detaljerna i övergången från fisk till fyrfotadjur finns dokumenterad genom den mångfald av fossila kvastfeniga fiskar som förekom under stora delar av devon (för ca 420–360 miljoner år sedan). Tillsammans uppvisar de olika kvastfeniga fiskarna en gradvis övergång från typiska fiskar via fyrfotadjursliknande fiskar till fiskliknande fyrfotadjur. Denna evolutionshistoria handlar mycket om omvandlingen av fenor till fram- och bakben, men också om att ryggraden måste bli starkare när vattnet inte längre bär upp djurets vikt. Dessutom förändras delar av skallen som en anpassning till nya sätt att äta, andas och uppfatta omgivningen med känsel (vibrationer från marken) och hörsel. Ryggradsdjurens erövring av land blir ännu tydligare genom flera välbevarade fossil som visar på en inledningsvis ganska omfattande mångfaldsökning i slutet av devon. Under denna tidsperiod på kanske 20 miljoner år är flera av föregångarna till landryggradsdjurens övervägande vattenlevande, men vissa arter som t.ex. *Ichthyostega* ("den fyrbenta fisken") uppvisar en högre grad av anpassning till landliv.

Livet på land etableras

Den stora merparten av djuren inom gruppen Sarcopterygii är följaktligen landlevande ryggradsdjur som hör till gruppen fyrfotadjur (Tetrapoda), även om gruppen också innefattar flera arter som har återgått till att leva i akvatiska miljöer med de anpassningar som detta innebär. Såväl nutidens marina däggdjur





som de utdöda marina fisködlorna och svanödlorna utgör bra exempel på återanpassning, där extremiteterna används för simning istället för förflyttning på land. Hos valar och sirendjur (sjökor) har de bakre extremiteterna reducerats bort, så att bara frambenen och den horisontella stjärtfenan används för simning. (Fisködlor hade däremot en vertikal stjärtfena.)

De nu levande fyrfotadjuret har traditionellt delats upp i groddjur (amfibier), kräldjur (reptiler), fåglar och däggdjur. Dessa grupper är dock inte hierarkiskt jämförbara med avseende på evolutionshistoria och släktskapsförhållanden. Gruppen "kräldjur" – som traditionellt har omfattat sköldpaddor, krokodildjur, ormar, ödlor och flera utdöda grupper – är en så kallad parafyletisk grupp eftersom den inte inkluderar fåglarna, trots att krokodildjuret är närmare släkt med fåglar än med ormar och ödlor. Groddjuret (Amphibia) utgör systergrupp till de övriga nu levande fyrfotadjuret, som brukar kallas amnioter (Amniota). Amnioterna omfattar de djur som lägger (eller vilkas förfäder lade) skal försedda ägg.

Under karbon genomgick landryggradsdjuret en omfattande mångfaldsökning, som i sin tur hängde ihop med en tydlig förändring av landmiljöerna. Trädartade ormbunkar, lummer- och fräkenväxter bildade fuktiga skogar där nya arter av såväl flygande som markbundna insekter utvecklades. Dessa nya miljöer med sin mångfald av potentiella födokällor erbjöd de landlevande ryggradsdjuret nya nischer, där de kunde etablera sig och utvecklas till nya former. I slutet av karbon dominerades dessa fuktiga skogar bland annat av stora bepansrade groddjur och former som senare gav upphov till amnioterna. Många av dessa grupper överlevde in i perm, men de minskade drastiskt i betydelse när de ersattes av de första amnioterna, vilka sedan skulle komma att dominera bland landlevande ryggradsdjur fram till idag.

De nu levande groddjuret hör till gruppen Lissamphibia, som delas upp i tre ordningar. Salamandrar är stjärtragroddjur (Urodela eller Caudata), medan grodor och paddor är stjärtlösa groddjur (Anura). Den tredje ordningen är maskgroddjur (Gymnophiona), som saknar ben och lever nedgrävda i förnan eller i jorden, huvudsakligen i tropiska områden och främst på södra halvklotet. Alla tre har utvecklingslinjer som existerade åtminstone så tidigt som i jura för ungefär

200–145 miljoner år sedan. Det finns ganska många fossil av stjärtlösa groddjur och stjärtragroddjur, men betydligt färre fossil av maskgroddjur. Släktskapsförhållandet mellan dessa grupper är omtvistat, eftersom det finns mycket få fossil från tiden före uppdelningen i de tre ordningarna. Alla nu levande arter har s.k. pedicellata tänder, där kronan och roten är mineraliserade och åtskilda av en zon med fibrös (icke mineraliserad) vävnad.

Tjockskaliga ägg och hål i skallen

Ett av de största och kanske viktigaste stegen i landryggradsdjurens evolutionshistoria var att det utvecklades djur som lyckades övervinna problemen med att leva i miljöer där tillgången på vatten var begränsad. Alla nu levande groddjur måste hålla huden fuktig, och eftersom deras larver dessutom vanligtvis utvecklas i vatten förekommer de flesta nu levande arter i närheten av sötvatten eller i fuktiga miljöer. Det finns visserligen flera arter som lever i ökenområden, men de är för sin fortplantning beroende av någorlunda regelbundet återkommande, korta regnperioder. Det samma gällde med största sannolikhet även deras fossila föregångare. Övriga nu levande landryggradsdjur, dvs. den gren av släkträdet som går under namnet Amniota, är inte beroende av vatten för sin reproduktion. Namnet Amniota syftar på förekomsten av en unik fosterhinna, amnion, som omger och skyddar embryot. Tillsammans med ett par andra hinnor skyddar amnion embryot mot uttorkning men tillåter samtidigt gasutbyte. Hos de amnioter som inte tillhör däggdjuren skyddas ägget dessutom av ett tjockare omgivande skal, vilket saknas hos groddjuret. Några undantag finns dock; bland däggdjuren har näbbdjur och myrpiggsvin ägg med skal, och hos de ormar och ödlor som föder levande ungar (t.ex. huggorm och skogsödlor) finns inget skal.

Fylogenetiskt delas amnioterna upp i olika grenar, vilkas evolution bland annat avspeglas i huvudets konstruktion och de fönster eller hål i bakre delen

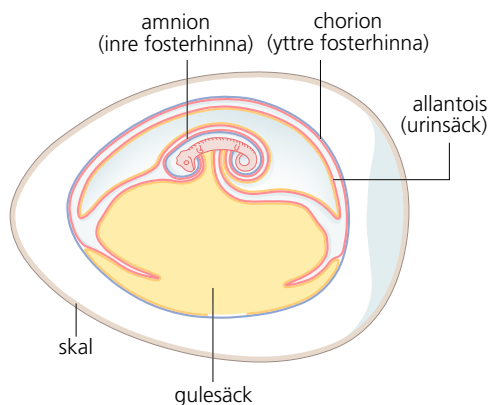


Fyrfotadjuret (Tetrapoda) omfattar alla landlevande ryggradsdjur. Bland dessa är groddjuret (Amphibia) fortfarande beroende av vatten för sin fortplantning, medan övriga är amnioter och lägger skal försedda ägg eller föder fullt utvecklade ungar.

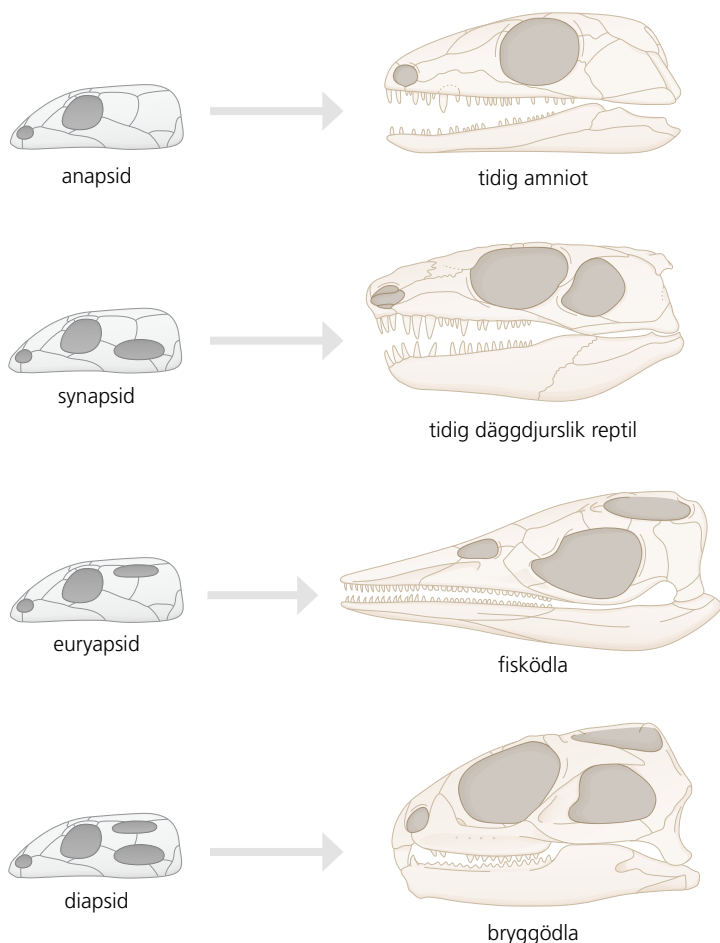
ILLUSTRATION: ERIK NASIBOV

Hos alla amnioter omges embryot av flera fosterhinnor. Den inre fosterhinnan – amnion – sitter närmast utanför embryot. Det är denna hinna som gett namn åt gruppen Amniota och som är en förutsättning för fortplantning utanför rena vattenmiljöer. Den yttre fosterhinnan – chorion – omger såväl embryot som gulasäcken. Hos de amnioter som lägger ägg får embryot all sin näring från gulasäcken. Amnioter har också en väl utvecklad tredje fosterhinna – allantois eller urinsäck – som hos äggläggande arter tjänstgör som andningsorgan och omsluter avfallsprodukter.

ILLUSTRATION: ANNA NORDIN



av skallen (tinningregionen) som minskar huvudets vikt, samtidigt som de gör det möjligt att utveckla större käkmuskler. Denna reduktion av benmassan försvagar inte skallen nämnvärt, och den är resursbesparande eftersom ben är kostsamt att bilda. Det finns huvudsakligen fyra typer av skallkonstruktioner, där anapsidernas avsaknad av tinningfönster verkar representera ett ursprungligt tillstånd. Diapsider har däremot två tinningfönster, medan synapsider och euryapsider har ett undre respektive ett övre tinningfönster på vardera sidan.



En tidig uppdelning av amnioterna resulterade för mer än 325 miljoner år sedan i två större utvecklingslinjer: Synapsida och Sauropsida. Synapsiderna är den gren till vilken däggdjuren (Mammalia) och de s.k. däggdjurslika reptilerna hör. De övriga tre skallkonstruktionerna finns representerade inom den grupp som brukar kallas Sauropsida, vilken förutom sköldpaddor, ormar, ödlor, krokodildjur och fåglar även innefattar många nu utdöda men väldigt iögonfallande ryggradsdjur.

Det anapsida tillståndet (dvs. frånvaron av tinningfönster) fanns hos de tidigaste amnioterna, som var ödleliknande insektsätare, och även hos de tidiga amfibier. I dag är sköldpaddorna de enda amnioter som saknar tinningfönster. Det är dock mycket tveksamt om de är anapsider i systematisk mening, eftersom många arter inom anapsidernas utvecklingslinje hade en byggnad som skiljer sig väsentligt från sköldpaddornas. Molekylärsystematiska studier placerar oftast sköldpaddorna bland de diapsida sauropsiderna (se nedan). Hos många nutida sköldpaddor kan man säga att det finns en funktionell motsvarighet till tinningfönster i och med att skalltaget har reducerats genom omfattande inbuktningar bakifrån.

Övriga sauropsider brukar mer eller mindre likställas med gruppen Diapsida, eftersom den euryapsida skallkonstruktionen bara finns hos en rad utdöda marina reptiler som troligtvis härstammar från djur med diapsid skalltyp. Dessa marina reptiler, t.ex. svanödlor och fisködlor (de senare hade egentligen en s.k. parapsid skalltyp med tinningfönstret högre upp på skallen), var de dominerande rovdjuren i haven under nästan 120 miljoner år – innan de sista fisködlorna dog ut i mitten av krita för ungefär 93 miljoner år sedan och svanödlorna dog ut i slutet av krita.

Efter en trevande mångfaldsökning under karbon och perm genomgick diapsiderna en mer omfattande diversifiering och delades upp i två olika utvecklingslinjer. Den ena, som inrymmer bland annat ormar och ödlor (Lepidosauria), karakteriseras av att ha överlappande fjäll på kroppen. De äldsta fossila representanterna för denna gren är mer än 200 miljoner år gamla. De är påfallande lika de nu levande bryggödlorna, som lever på småöar längs Nya Zeelands kust.

De små illustrationerna visar de fyra olika typerna av skallkonstruktioner. På samtliga skallar finns förutom tinningfönster även öppningar för näshåla och ögonhåla. De större illustrationerna visar hur det ser ut hos verkliga representanter för respektive skalltyp. Hos tidiga amnioter fanns den ursprungliga anapsida skalltypen, dvs. tinningfönster saknades. Däggdjurslika reptiler och deras ättlingar däggdjuren har synapsid skalle, med ett lågt beläget tinningfönster. Fisködlor har ett högt beläget tinningfönster och förs till den euryapsida typen, men just denna skalltyp kallas också parapsid. Bryggödlor har en tydligt diapsid skalle med två tinningfönster.

ILLUSTRATION: ANNA NORDIN

På grund av den slående likheten med dessa fossila former brukar de två arterna bryggödlor kallas för levande fossil. Även om bryggödlorna till det yttre liknar de egentliga ödlorna innebär deras placering vid släktträdets bas att ormar och ödlor är närmare besläktade med varandra. Bland ormar och ödlor, som tillsammans med masködlor hör till ordningen fjällreptiler (Squamata), har framför allt ormarna utvecklat en extra rörlighet i skallen och käkarna, vilket är en fördel vid hantering av bytesdjur. Fjällreptilernas tidiga evolutionshistoria är ganska dåligt dokumenterad genom fossil. Ungefär 150 miljoner år gamla fossil av ödlor tyder på att fjällreptiler måste ha uppkommit senast under jura. De första fossilen av ormar är däremot nästan 50 miljoner år yngre. Dessutom finns olika teorier rörande ormarnas ursprung, där två huvudsakliga hypoteser står mot varandra. Antingen har ormarna sitt ursprung bland landlevande grävande former, eller också var deras föregångare ursprungligen marina. I båda fallen handlar det om en miljöanpassning där ormarna blev långa, smala och förlorade sina ben; antingen som en anpassning till konstant framträngande i lös jord eller sand, eller för att förbättra det ringlande simsättet i vatten.

Något tidigare än den mångfaldsökning som ormarna, ödlorna och deras föregångare bland lepidosaurierna uppvisade genomgick arkosaurier (Archosauria) – den andra utvecklingslinjen inom gruppen diapsider – en omfattande mångfaldsökning. I början av trias utvecklades många nya arter, varav flera tog över rovdjursnischen från de däggdjurslika reptilerna, och arkosaurierna delades upp i två huvudgrenar. Den ena av dessa gav upphov till flygödlor (pterosaurier) och dinosaurier (inklusive fåglar) och den andra till krokodildjur.

En viktig utveckling bland arkosaurierna är att kroppshållningen och gångarten gradvis blivit mer upprätt. De tidigaste arkosaurierna hade en gångart

som liknar ödlornas, där låren har en mer eller mindre horisontell position och kroppen hålls ganska nära marken. Vissa senare former kunde lyfta kroppen betydligt högre från marken, vilket möjliggjorde en mer effektiv gångart. En helt upprätt gångart med benen placerade under kroppen etablerades senare inom gruppen och fulländades bland annat av dinosaurierna (först hos *Herrerasaurus* som levde i Sydamerika för 220 miljoner år sedan) samt deras ättlingar fåglarna. En motsvarande upprätt gångart med benen placerade under kroppen utvecklades nästan samtidigt hos däggdjuren.

Krokodildjurens utvecklingslinje dök upp för ungefär 200 miljoner år sedan, men de flesta av de tidiga formerna var inte speciellt lika dagens krokodiler, alligatorer och kajmaner. Istället var deras kropps-konstruktion betydligt smärre, och många av dem gick på två ben. Senare former blev betydligt kraftigare och mer lika de nu levande krokodildjuren, och i slutet av krita (för 100–65 miljoner år sedan) utvecklades krokodildjur med det utseende som vi känner igen idag. Nutida krokodildjur uppvisar en förmåga till flera olika gångarter; från att ha kroppen nära marken med låren riktade ut mot sidorna till ett mer upprätt springande.

Dinosaurier, fåglar och flygödlor

För ungefär 230 miljoner år sedan utvecklades en av de mest uppmärksammade och omskrivna grupperna av alla ryggradsdjur – dinosaurierna. Dessa dominerade sedan livet på land under de följande 165 århundradena, till dess att de i stort sett dog ut i slutet av krita (för ungefär 65 miljoner år sedan). I början var dinosaurierna tvåbenta rovdjur av samma storlek som dagens hunddjur och kattdjur, men redan i slutet av trias (för 200 miljoner år sedan) dyker mycket stora fyrbenta växtätare upp. Mångfaldsökningen i slutet av trias som ledde till dinosauriernas dominans

En av de första dinosaurierna som hade upprätt gång med bakbenen placerade under kroppen var *Herrerasaurus* som levde i Sydamerika i slutet av trias. *Herrerasaurus* blev ungefär 4,5 m lång och vägde upp till 200 kg.

ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST





Flygödlorna var de första ryggradsdjur som utvecklade aktiv flykt. Tidiga former som *Rhamphorhynchus* (överst) som levde under jura, hade lång svans och tänder i käkarna. Under krita dök det upp en helt ny typ av flygödlor som saknade svans och hade lång näbb utan tänder. Störst av alla var *Quetzalcoatlus* (underst i bilden) som hade ett vingspann på upp till 12 m.

ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST

berodde troligen på att dinosaurierna tack vare sina fördelaktiga anpassningar lyckades etablera sig i de nischer som frigjorts när många andra amnioter dog ut under det största av jordens många massutdöenden, som inträffade i slutet av perm (för ungefär 225 miljoner år sedan). En av dessa anpassningar var just den upprätta gångarten, som etablerades redan hos dinosauriernas föregångare bland arkosaurierna. Dinosauriernas efterföljande dominans karakteriseras av en omfattande mångfald innefattande såväl stora och små rovdjur som växtätare, vilka kunde vara allt från gigantiska och relativt långsamma till små och snabba. Vissa uppvisade dessutom kraftig bepansring med plattor, sköldar, horn och klubbor.

Dinosaurierna brukar delas upp i två grupper beroende på hur bäckenregionen är konstruerad. På ena sidan finns de ödlehöftade dinosaurierna (Saurischia), vilka precis som ödlorna har ett framåtriktat blygdben. Övriga dinosaurier (Ornithischia) är fågelhöftade och har i likhet med fåglarna ett bakåtriktat blygdben. Paradoxalt nog är det bland de ödlehöftade dinosaurierna som fåglarna har sitt ursprung.

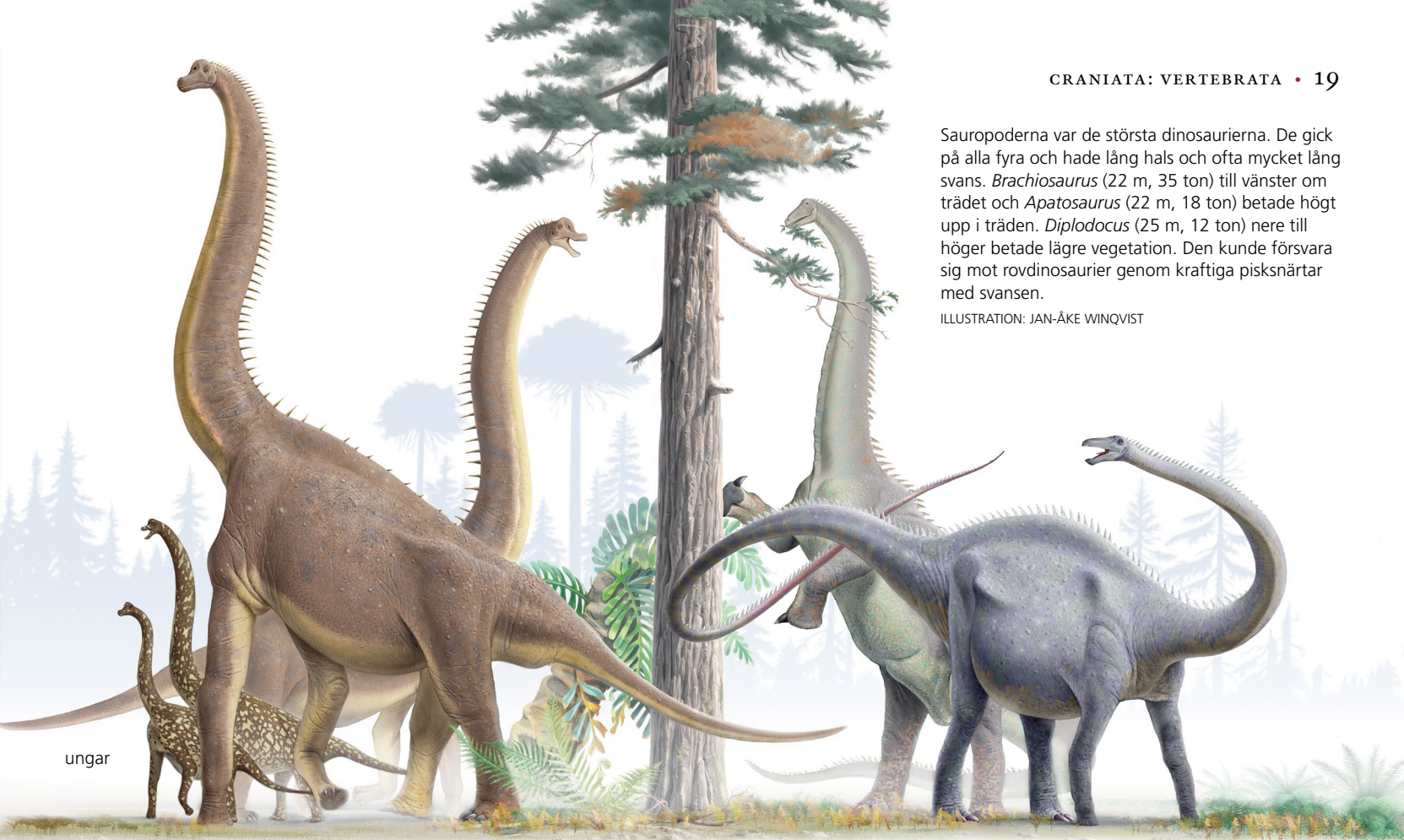
Alla fågelhöftade dinosaurier var växtätare, och de blev vanliga först under jura för ungefär 200 miljoner år sedan. Till dem hör t.ex. välkända former som taködlan *Stegosaurus* samt grupperna ornithopoder (Ornithopoda) innefattande bl.a. anknäbbsdinosaurier (Hadrosauridae) som *Parasaurolophus*, tjockskalledinosaurier (Pachycephalosauria) med bl.a. *Stegoceras*, pansardinosaurier (Ankylosauria) med bl.a. *Edmontonia* och noshorns dinosaurier (Ceratopsia) med bl.a. *Triceratops* och *Psittacosaurus*.

Bland ödlehöftade dinosaurier finner man sauropoderna – de fyrbenta, långhalsade växtätande dinosaurier som är världens hittills största landlevande djur. Några exempel är *Apatosaurus* (som länge gick under namnet *Brontosaurus*), *Brachiosaurus*, *Seismosaurus* och *Argentinosaurus* (kanske det största landlevande djur som någonsin funnits). Till samma grupp hör en utvecklingslinje med många familjer av köttätande dinosaurier (theropoder) som alla var tvåbenta tågångare. Dessa representeras främst av stora former som *Tyrannosaurus* och mindre, snabbspringande former som *Deinonychus* och *Velociraptor* (alla från krita). Hos vissa välbevarade, framför allt kinesiska fossil från krita av nära släktingar till *Deinonychus* syns spår av fjädrar (t.ex. hos *Sinosauropteryx*). Många av dessa kunde inte flyga eftersom deras armar ("vingar") inte



Under jura fanns många dinosaurier med spektakulärt utseende. Här ses en fågelhöftad dinosaurie (taködlan *Stegosaurus*, 6,5–7 m lång) attackeras av två ödlehöftade dinosaurier (*Allosaurus*, ca 8,5 m lång).

ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST



Sauropoderna var de största dinosaurierna. De gick på alla fyra och hade lång hals och ofta mycket lång svans. *Brachiosaurus* (22 m, 35 ton) till vänster om trädet och *Apatosaurus* (22 m, 18 ton) betade högt upp i träden. *Diplodocus* (25 m, 12 ton) nere till höger betade lägre vegetation. Den kunde försvara sig mot rovdinosaurier genom kraftiga pisksnärtar med svansen.

ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST

var stora nog att erbjuda lyftkraft, men det är nu väl belagt att fåglarna har sitt ursprung bland de rovdinosaurier som levde redan under jura. Detta till trots behandlas fåglarna fortfarande oftast som en egen klass (Aves), som bland de nu levande ryggradsdjuren karakteriseras av att de är tvåbenta (frambenen är ombildade till vingar), endoterma ("varmblodiga"), fjäderbeklädda, näbbförsedda och äggläggande. Ingen av dessa karaktärer är egentligen unik för fåglarnas gren av släktträdet. Äggläggning är ett ursprungligt drag inom Amniota, även om de flesta däggdjur och många fjällreptiler utvecklat "levandefödande", och näbb finns både hos många andra dinosaurier och hos sköldpaddor. Eftersom fjädrar uppstod tidigare bland dinosaurierna är det tänkbart att endotermin utvecklades före fåglarnas uppkomst. Detta är ända sedan 1970-talet en av de mest debatterade frågorna inom paleontologin. Numera finns det dock ganska många argument för att åtminstone somliga, men inte nödvändigtvis alla dinosaurier var endoterma – dvs. att de kontrollerade sin kroppstemperatur genom att reglera sin metabolism. Vi kan med säkerhet säga att åtminstone en grupp dinosaurier är varmblodiga; nämligen de fjäderbeklädda dinosaurier som finns kvar idag och går under namnet fåglar.

Hur vi än definierar de olika djurgrupperna är det uppenbart svårt att peka ut hur övergången från en typisk köttätande dinosaurie till en "riktig" fågel gick till i detalj. Den omkring 150 miljoner år gamla

Archaeopteryx betraktas som den första och äldsta fågeln, och den är dessutom välkänd som ett av de första övergångsfossil (eller "felande länkar") som stödde evolutionsläran i allmänhet och övergången från reptil till fågel i synnerhet. Tänderna och den långa svansen hos *Archaeopteryx* är typiska "reptildrag", medan de fjäderbeklädda vingarna och det Y-formiga nyckelbenet ser ut som hos fåglarna. Nyckelbenet hos *Archaeopteryx* är dock mycket svagare utvecklat än hos moderna fåglar, och även om fjädrarna är byggda som hos moderna fåglar avviker vingarnas övriga byggnad



Archaeopteryx lithographica, en bevingad dinosaurie som betraktas som den första fågeln.

ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST

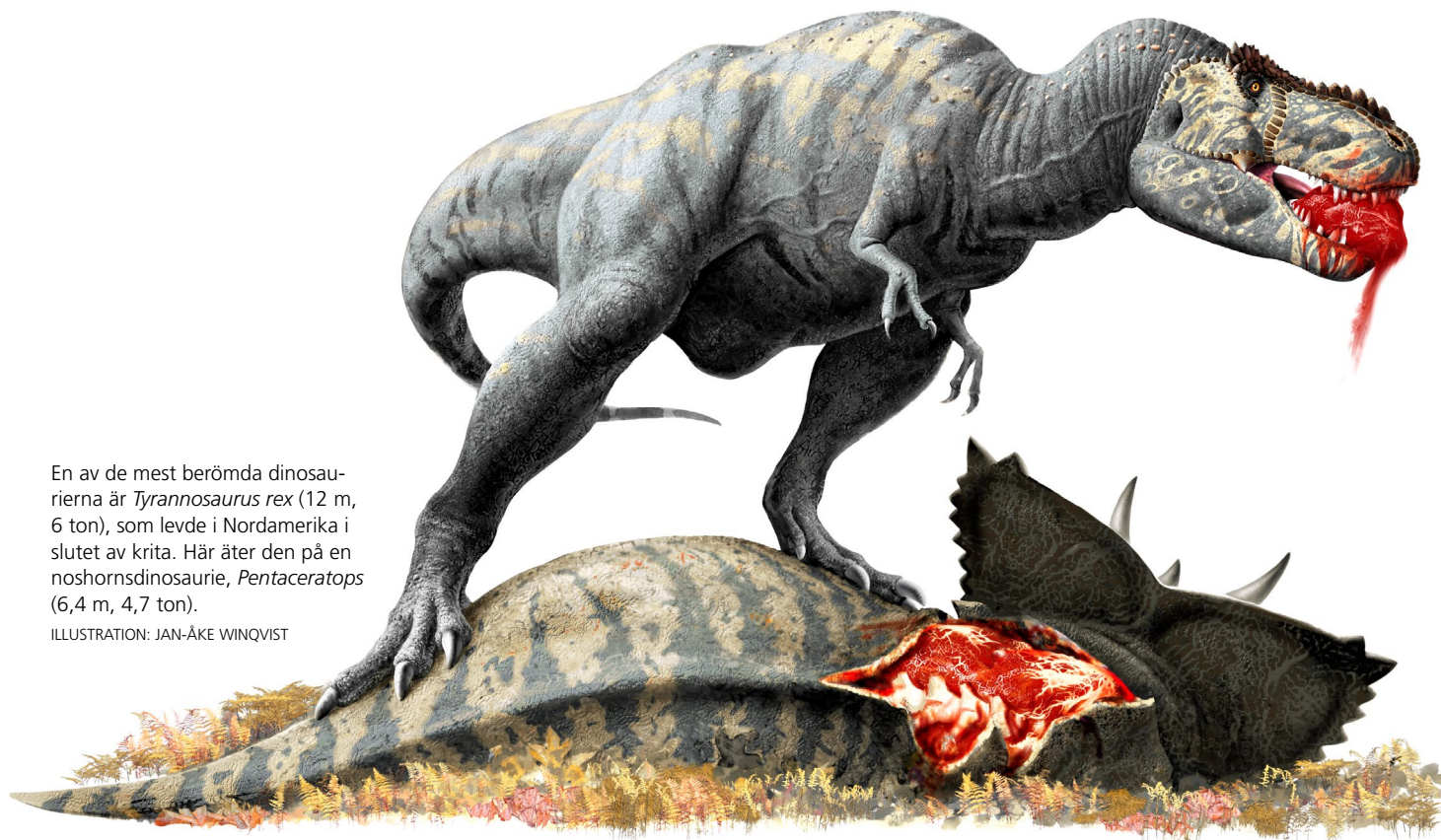


Även efter *Archaeopteryx* fanns det många mer eller mindre fjäderklädda dinosaurier. De utgjorde tillsammans med fåglarna en separat gren bland rovdinosaurierna. En av de snabbaste och kanske mest effektiva rovdinosaurierna var *Deinonychus* (3,3 m, 60 kg), som levde under krita. Hos *Deinonychus* och dess släktingar (t.ex. *Velociraptor*) var första tån på foten utrustad med en kraftigt böjd klo som kunde användas för att skära djupa sår i bytet vid en attack.

ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST

en hel del från övriga fåglars, bl.a. genom de kloförsedda fingrarna. Senare under krita utvecklades fåglar som var mer lika de nu levande fåglarna. Fynd som gjordes i Kina och Spanien under slutet av 1990-talet och början av 2000-talet har kraftigt ökat antalet kända fågelarter från mesozoikum (för 250–65 miljoner år sedan). Under alla omständigheter har fåglarnas huvudsakliga utveckling och mångfaldsökning ägt rum under de senaste 65 årmiljonerna.

Parallellt med fåglarnas uppkomst, och under den tid som dessa fortfarande var en relativt liten grupp, dominerades många av de ekologiska nischer som idag nästan uteslutande används av fåglarna av flygödlor (Pterosauria). Flygödlorna tillhörde (till skillnad från fåglarna) inte dinosauriernas gren men var troligen deras närmaste släktingar (deras systergrupp), och de uppvisar en liknande utbredning i såväl tid som rum. Flygödlorna var de första ryggradsdjur som utvecklade en aktiv flygförmåga, och de kännetecknas av det ofta muskelstödda membran som sträcker sig från kroppen ut längs det förlängda fjärde fingret. Membranet kan bara urskiljas hos de bäst bevarade fossilen, men det förlängda fingret gör ändå att fossil av flygödlor är lätta att känna igen. De tidigaste flygödlorna hade lång svans, men hos många senare former saknades svans. De kunde vara små som sparvar eller stora som mindre flygplan; *Quetzalcoatlus* från södra Nordamerika kunde ha ett vingspann på



En av de mest berömda dinosaurierna är *Tyrannosaurus rex* (12 m, 6 ton), som levde i Nordamerika i slutet av krita. Här äter den på en noshörnsdinosaurie, *Pentaceratops* (6,4 m, 4,7 ton).

ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST

12 meter, och *Pteranodon* (som även fanns i Europa) kunde ha ett vingspann på 8 meter. Under jura var de flesta flygödlor sannolikt fiskätare. Tändernas form och placering i käkarna antyder att de var anpassade för att i flykten snappa upp fisk från ytan ungefär som moderna fregattfåglar. Under krita utvecklade de sina ekologiska roller, och man tror att det fanns bl.a. asätare (t.ex. *Quetzalcoatlus*) och arter som livnärde sig genom att filtrera smådjur från vattnet mellan sina ytterst talrika, långa och mycket smala tänder (*Pterodaustro*). De små arterna livnärde sig sannolikt av insekter och små ryggradsdjur. Även om flygödlorna på många sätt levde som dagens fåglar var de varken direkta föregångare till eller närmare släkt med dem. De första levde under slutet av trias för ca 210 miljoner år sedan och de sista dog ut för 65 miljoner år sedan.

Däggdjurens evolutionshistoria

I mitten av karbon, för ungefär 325 miljoner år sedan, hände något avgörande i amnioternas evolutionshistoria. Då skilde sig synapsidernas utvecklingsgren från sauropsidernas (dvs anapsidernas och diapsidernas).

Denna delning följdes under perm (för ungefär 300–250 miljoner år sedan) av en snabbt tillväxande mångfald av synapsider som var mer eller mindre däggdjurslika. Denna mångfaldsökning ligger sedan till grund för den gradvisa evolution som senare resulterade i vad vi idag känner igen som däggdjur. De tidigaste synapsiderna uppvisade väldigt få däggdjursdrag och liknade snarare tidiga sauropsider. Andra tidiga synapsider var mer specialiserade, ofta med ganska robust kroppsform och stort huvud. Bland dessa hade segelödlorna (som tillhörde gruppen Pelycosauria) extremt långa, hudöverdragna utskott på ryggskotorna. Dessa utskott spände tillsammans upp ett slags segel längs ryggraden, vilket kan ha varit att reglera kroppstemperaturen. Bland segelödlorna var *Dimetrodon* med sin robusta skalle och sina däggdjurslika hörntänder ett rovdjur, medan andra (t.ex. *Edaphosaurus*) var växtätare.

Nästa gradvisa men viktiga steg i evolutionen tas av de däggdjurslika reptiler som börjar sin dominans bland landryggradsdjuren för ungefär 220 miljoner



I mitten av kenozoikum levde några av de största landdäggdjur som funnits, bl.a. *Paraceratherium* (även kallad *Indricotherium* och *Baluchitherium*). Det var en noshörningssläkting som var lika hög som en giraff och vägde upp till 20 ton.

ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST

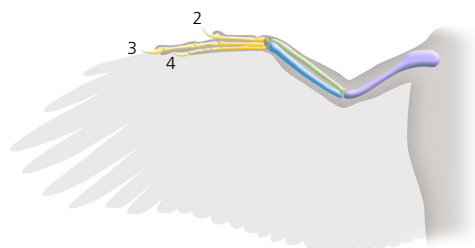
år sedan. Bland dessa synapsider blir skallens övre tinningfönster modifierat och gradvis större, vilket möjliggör utvecklingen av större käkmuskler och ett starkare bett. Dessutom differentieras tänderna till framtänder, hörntänder och olika typer av kindtänder som hos dagens däggdjur. Tack var detta kunde denna grupp av synapsider hantera sin föda mer effektivt.

De moderna däggdjuren karakteriseras av att de har hår, ytteröron (saknas hos en del vattenlevande grupper), tre hörselben i mellanörat och olikformiga, specialiserade tänder (utom hos tandvalar och några grupper som äter termiter och myror) samt av att de ger di till sina ungar med hjälp av mjölkkörtlar. Med utgångspunkt från dessa karaktärer omfattar däggdjuren idag de äggläggande kloakdjuren (Monotremata), pungdjuren (Marsupialia) och placentadäggdjuren (Eutheria) som har en väl utvecklad moderkaka (en enkel typ av moderkaka finns även hos pungdjur). Det är mycket svårt att från ett evolutionshistoriskt perspektiv avgöra vid vilken tidpunkt eller exakt position i släkträdets som de första synapsiderna blev till däggdjur, eftersom detta är en gradvis process där de typiska däggdjurskaraktärerna uppkommit i flera steg och en del av dem bevarats dåligt eller inte alls vid fossiliseringen. Att ursprunget till flera av de typiska däggdjurskaraktärerna ligger hos en grupp av djur

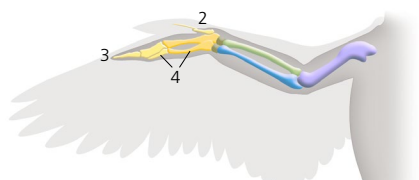


De första däggdjuren var små och nattaktiva. Här visas en *Megazostrodon*, som var 10–12 cm lång.

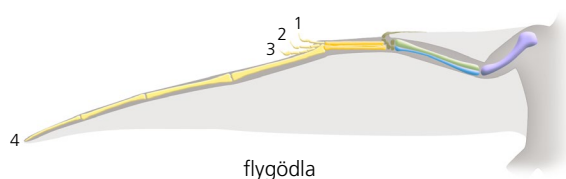
ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST



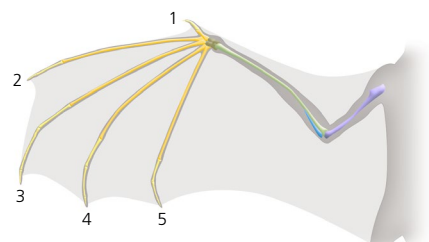
Archaeopteryx



modern fågel



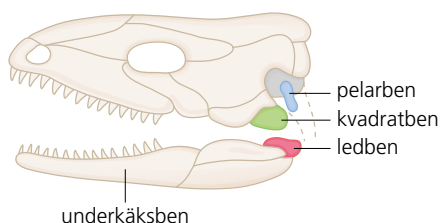
flygödla



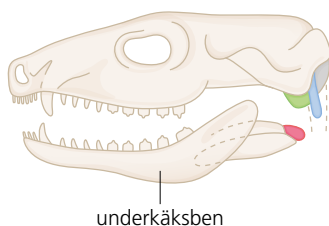
fladdermus

Aktiv flykt har utvecklats inom tre olika grupper av ryggradsdjur. De två vänstra bilderna visar vingen hos *Archaeopteryx* överst och en modern fågel nederst. De högra bilderna visar vingen av en flygödla och en fladdermus. Hos fladdermusen spänns vingen ut av alla fyra fingrarna, medan bara ett finger spänner ut vingen hos flygödlan.

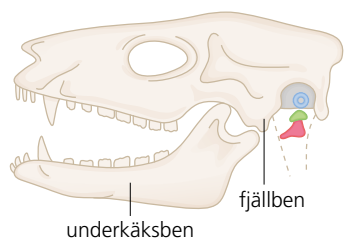
ILLUSTRATION: JAN-ÅKE WINQVIST



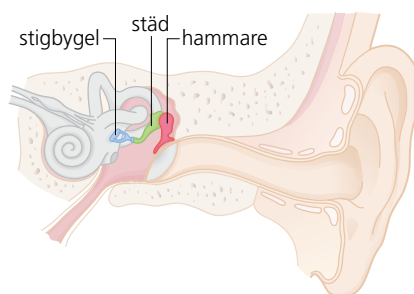
Hos fjällreptiler och tidiga synapsider bildas käkleden av ledbenet (articulare) och kvadratbenet (quadratum), medan det enda hörselben som finns är pelarbenet (columella). Underkäken består hos dessa grupper av flera ben.



Hos däggdjurslika reptiler kan man följa en förändring där underkäksbenet (dentale) blir allt större.



Hos sena däggdjurslika reptiler leder underkäken mot kraniet både vid ledbenet och kvadratbenet och vid underkäksbenet och fjällbenet (squamosum). Hos däggdjur är det bara underkäksbenet och fjällbenet som bildar käkled. Ledbenet och kvadratbenet har båda flyttats in i örat, där de bildar hammaren (malleus) respektive städet (incus).



Mellanörat och innerörat hos människa. Hammaren ligger an mot trumhinnan medan stigbygel (stapes) är fästad i det ovala fönstret mot innerörat. I innerörat ser man de tre båggångarna och hörselsnäckan.

ILLUSTRATION: ANNA NORDIN

som kallas cynodonter är de flesta överens om. Under den period av 30–40 miljoner år för omkring 200 miljoner år sedan då man brukar anta att denna övergång pågick, utvecklade cynodonterna ytterligare specialisering av tänderna (framför allt kindtänderna). Dessutom utvecklade de en ny käkled, där underkäksbenet (dentale) efterhand blev det dominerande och så småningom (liksom hos däggdjuren) det enda ben som fanns kvar och ledade mot skallen. Hos tidigare synapsider (och andra fyrfotadjur) bestod underkäken av flera ben förutom os dentale. Flera av de ben som tidigare varit involverade i käkleden flyttades istället både fysiskt och funktionellt till mellanörat, där de hos moderna däggdjur utgör de tre hörselbenen: hammaren, städet och stigbygel.

Även om vi inte vet i detalj hur och när däggdjuren uppstod visar de bevarade fossilen att mångfalden var liten under de första 160 miljoner åren av deras existens. Under de senaste årtiondena har dock antalet kända fossil ökat dramatiskt. Man har funnit en mängd arter som var anpassade till olika levnadssätt som man inte tidigare känt till från mesozoikum; t.ex. såväl halvkvatiska (delvis vattenlevande) som glidflygande däggdjur. Den riktigt stora mångfaldsökningen skedde emellertid under de första tio årmiljonerna efter det stora utdöendet i slutet av krita, då bl.a. dinosaurierna (utom fåglarna) dog ut. Däggdjurens mångfaldsökning i början av tertiär brukar beskrivas som ett av de bästa exemplen på en snabb diversifiering under en geologiskt sett kort tid. I stort sett alla nu levande däggdjursgrupper (samt ett antal andra, numera utdöda grupper) dök upp under denna period. Därefter har egentligen inga radikalt nya däggdjurskonstruktioner uppstått, men inom de olika ordningarna har evolutionen fortsatt. Inte minst bland valarna har stora förändringar skett. Bland annat har frambenen ombildats till fenor som inte längre kan användas till att gå med, och bakbenen har försvunnit.

