

# Klosaksdyrene (Chelicerata) og deres slektskapsforhold

*Klosaksdyrene er en gruppe leddyr som er kjennetegnet ved å ha seks par vedheng. Det første paret er utviklet til klosakser, som benyttes til å kutte opp og manipulere mat, det andre paret er primitivt utviklet som gangbein, men hos mer avanserte former er det mer spesialisert. De fire påfølgende parene er generelt gangbein, men hos enkelte grupper er noen av beina omdannet til å ha sensoriske funksjoner. Hos alle de andre nålevende leddyr-gruppene (krepssdyr, insekter, skolopendere) er det første beinparet omdannet til antenner. Her presenteres alle de 18 gruppene med levende og fossile klosaksdyr, og deres umiddelbare forfedre. Vi diskuterer hvordan klosaksdyrene er beslektet med andre leddyr-grupper, og også hvordan de ulike gruppene av klosaksdyr sannsynligvis er beslektet.*

## **Odd Erik Tetlie** (f. 1974)

er for tiden (2005–2008) postdoktor ved Department of Geology & Geophysics, Yale University, New Haven, USA, hvor han jobber med paleobiologi og fossiliseringsprosesser av sjøskorpioner og fossile skorpioner. Han tok hovedfag på norske sjøskorpioner ved Naturhistorisk Museum på Tøyen, Oslo i 2000. I 2004 fikk han sin doktorgrad fra University of Bristol på sjøskorpionenes slektskapsforhold.

## **Jan Ove Rein** (f. 1965)

er Cand. Scient. i zoologi fra NTNU (1990), og tok hovedfag på adferd hos afrikanske skorpioner. Rein jobber i dag som universitetsbibliotekar i medisin ved Universitetsbiblioteket i Trondheim (NTNU). Han har skrevet flere populærvitenskapelige artikler om tropiske insekter og edderkoppdyr. Han har også deltatt i to tv-serier om tropiske småkryp på NRK's Newton og Schrödingers katt. Presentasjon av forfatteren og hans arbeider finnes på [http://www.ub.ntnu.no/scorpion-files/me\\_norsk.php](http://www.ub.ntnu.no/scorpion-files/me_norsk.php).

## **Slektskap mellom leddyrgruppene**

Leddyrene (Arthropoda) er den mest dominerende dyregruppen på jorden, nesten uansett hvordan vi bestemmer oss for å måle dominans. Det er kun ca 4000 pattedyrarter og ca 10 000 fuglearter på planeten, mens det kan være opp til 30 millioner arter av leddyr. De aller fleste av disse er biller. Leddyrene er også totalt overlegne i forhold til andre dyregrupper når det gjelder antall individer eller total biomasse. I dag kan alle nålevende leddyr bli delt opp i fire store grupper: klosaksdyr (Chelicerata), tusenbein og skolopendere (Myriapoda), insekter (Hexapoda) og krepssdyr (Crustacea). I tillegg finnes en stor gruppe som kalles trilobitter (Trilobita) som døde ut for ca. 250 millioner år siden (MA).

Slektskap mellom høyere organismer er gjerne illustrert med en figur som likner et todimensjonalt tre. Dette er basert på antakelsen om at livet på jorda bare har oppstått en gang, og at alt liv derfor er beslektet. Siden

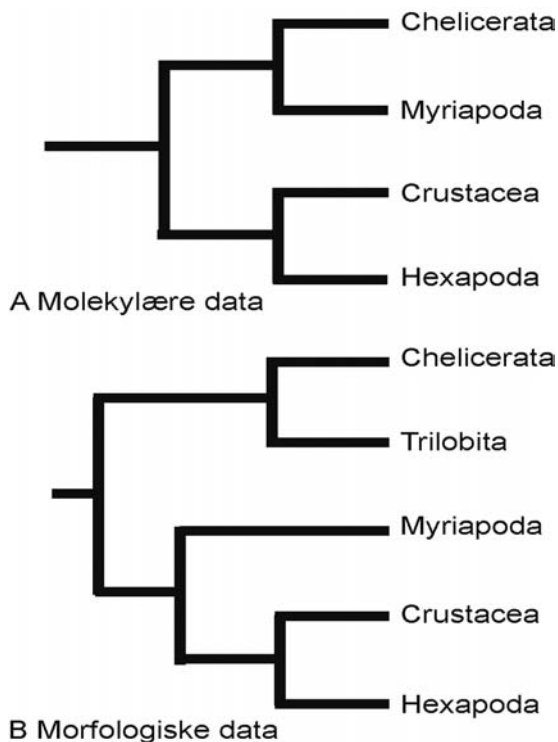
alt liv er basert på RNA/DNA, synes dette å være en rimelig antakelse. Et todimensjonalt tre er derfor en naturlig måte å framstille slektskap på, fordi en art nødvendigvis må utvikle seg fra en annen art, akkurat som en grein på et tre må være festet til en annen del av treet. Dette er ikke nødvendigvis sant for bakterier og virus som kan overføre genetisk materiale mellom ulike individer; et nett er et bedre bilde på hvordan disse gruppene kan være beslektet. Tidligere ble organismer gjerne klassifisert etter likhet – jo større likhet det var mellom arter, jo nærmere beslektet var de. Selv om dette er i hovedsak sant, blir et stamtre konstruert etter et annet prinsipp, nemlig ved å bruke synapomorfier. Disse er avanserte trekk som er delt mellom organismer/grupper. Hvis dette trekket har blitt utviklet bare en gang og aldri blitt mistet, må alle arter som stammer fra den felles stamfar som utviklet trekket, stadig ha dette trekket, mens alle som ikke stammer fra denne stamfaren ikke har trekket. Uheldigvis er ikke naturen så enkel, så liknende trekk kan utvikle seg uavhengig av hverandre (homoplasi) og trekk kan bli mistet. 'The tree of Life' er derfor et veldig vanskelig puslespill å sette sammen.

Stamtreet for dyr med ryggrad (Vertebrata), slik som mennesker, fugler, dinosaurer, frosker og fisk, er rimelig godt kjent nå. Derfor skulle man tro at slektskapet mellom de fem ulike gruppene med leddyr skulle være enkelt å finne ut av. Slik er det imidlertid ikke, og nesten alle mulige slektskapsforhold har blitt foreslått. En av hovedårsakene til dette er at de fem store gruppene med leddyr er *veldig* forskjellige. Fossiler kan gi viktig informasjon om hvordan de fem hovedgruppene er beslektet siden det er mange tidlige, utdøde leddyr som ikke passer inn i noen av gruppene. Mange av disse fossilene har derfor potensialet til å vise oss hvordan dagens grupper er beslektet, men uheldigvis lager disse

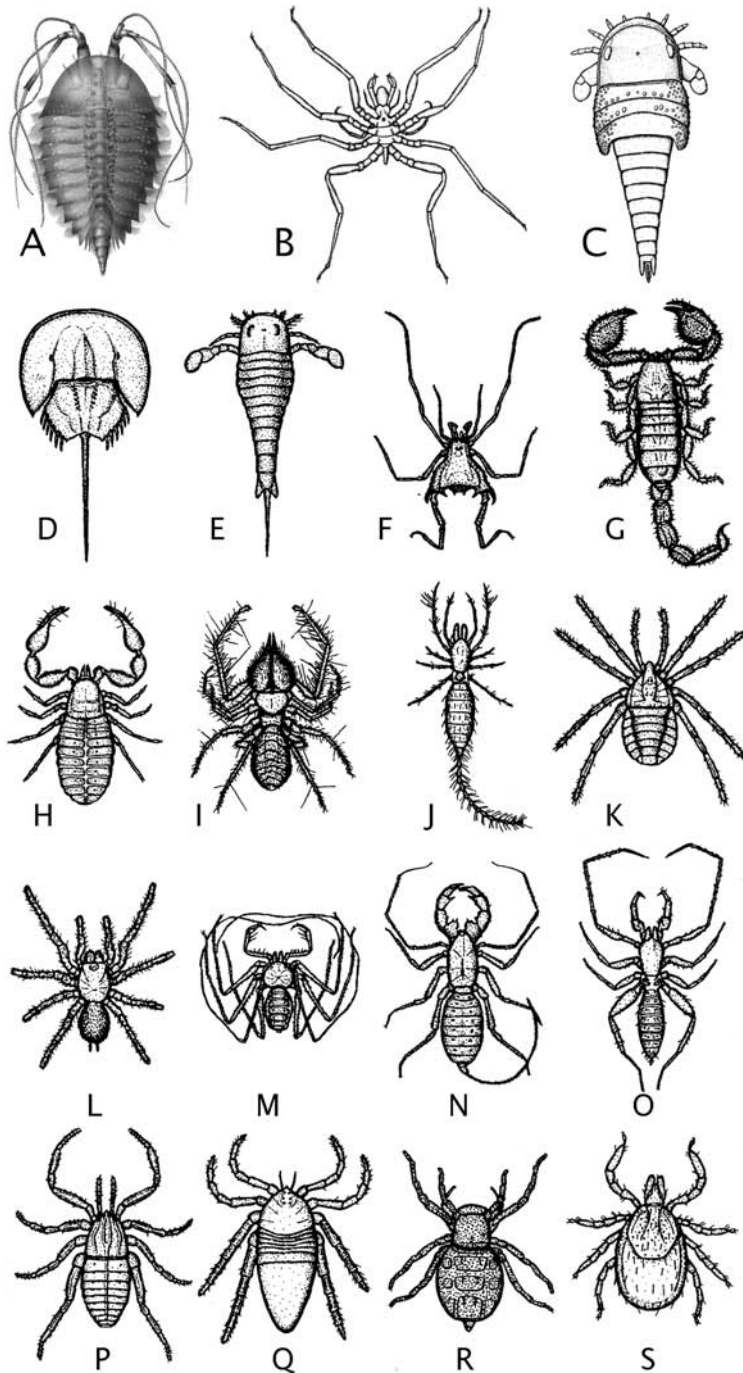
fossilene ofte like mange nye problemer som de løser. Det eneste som er *nesten* helt sikkert er at Hexapoda (insekter) er nært beslektet med Crustacea (krepssdyr). Ellers varierer resultatene mellom ulike publikasjoner og ulike metoder. Vi viser her to trær som er typiske resultater man får ved analyse av molekylære data (figur 1A) og morfologiske data (figur 1B).

### De ulike klosaksdyrene

Klosaksdyrene (Chelicerata) er en gruppe leddyr som kjennetegnes ved en kropp delt i to hoveddeler – 'hode' og 'kropp'. Hodedelen er gjerne sammensatt av seks segmenter som er fusjonert til et hode-skjold, og de seks



Figur 1. A) Slektskapsforhold mellom de ulike leddyr-gruppene noen ganger funnet ved å analysere molekylære data. B) Slektskapsforhold mellom de ulike leddyr-gruppene noen ganger funnet ved å analysere morfologiske data.



Figur 2. Alle de 18 gruppene klosaksdyr og Megacheira nevnt i denne artikkelen. A) Megacheira, B) Pycnogonida, C) Chasmataspidida, D) Xiphosura, E) Eurypterida, F) Opiliones, G) Scorpiones, H) Pseudoscorpiones, I) Solifugae, J) Palpigradi, K) Trigonotarbida, L) Araneae, M) Amblypygi, N) Thelyphonida, O) Schizomida, P) Haptopoda, Q) Phalangiotarbida, R) Ricinulei, S) Acari. Modifisert fra Selden & Dunlop (1998).

parene med lemmer eller vedheng som er assosiert med disse segmentene. Vedhengene på kroppen var opprinnelig gjeller, men er hos dagens landlevende former omvandlet til et vidt spekter av forskjellige organer. De fleste har en funksjon i reproduksjon eller pusting. Lemmene på hodet er i stor grad differensiert. Hos de mer primitive klosaksdyrene, og også deres forfedre, er det bare to typer. Det fremste paret er klosaksene (eller et par antenneliknende lemmer i forfedrene), mens de andre fem parene er gjerne udifferensierte gangbein som hos dolkhaler og sjøskorpioner. Hos de mer avanserte klosaksdyrene, nemlig edderkoppdyrene, separeres lemmene gjerne i tre grupper. Etter klosaksene kommer et par lemmer som kalles pedipalper eller palper, som ikke lenger brukes som gangbein. Å ha det andre beinparet utviklet som gangbein er et primitivt trekk, og mer differensierte lemmer er et avansert trekk. Klosaksenes funksjon i primitive, akvatiske former er å manipulere mat, og forhindre den i å flyte bort. Hos mer avanserte former på land, fungerer klosaksene mer som kjever, og de brukes aktivt i å bryte ned større partikler i mindre biter. Siden det er stor variasjon i hvordan klosaksene og de andre lemmene brukes hos de ulike gruppene, vil vi bruke en standard terminologi for alle gruppene. Det første paret vedheng er klosaksene (chelicerene), men siden dette aldri har vært brukt som gangbein hos noen former, regner vi ikke med dette når vi snakker om bein. Det andre paret vedheng er pedipalpene, eller første par gangbein hos dolkhaler og sjøskorpioner. Tredje til sjette par med vedheng er gangbeina hos de fleste edderkoppdyr (noen grupper går bare på tre par), og andre til femte par gangbein hos de fleste dolkhaler og sjøskorpioner. Siden det andre paret vedheng (pedipalpene) er primitivt brukt som gangbein, vil vi bruke terminologien første beinpar for disse vedhengene,

og tredje til sjette par vedheng vil derfor henholdsvis bli andre til femte beinpar.

Selv om skorpioner og edderkopper er de gruppene med klosaksdyr som er best kjent, finnes det 18 forskjellige grupper, og alle vil få en kort presentasjon her; 13 lever stadig og 5 er utdødd. Felles for nesten alle er at de er rovdyr, selv om det også finnes noen parasitter blant dem. Nesten 100 000 arter er kjent, 25 ganger så mange som pattedyr og 10 ganger så mange som fugler. De fleste artene klosaksdyr finner vi blant edderkopper og midd. Det er faktisk kun noen grupper insekter som kan overgå disse to gruppene i diversitet.

### **Pycnogonida (figur 2B)**

Denne bisarre gruppen, som nesten ikke har noen kropp, er kjent som havedderkopper på norsk. De små kroppene gjør at interne organer som hjerte og tarmer har fått delvis plass inni beina. Hodet har en unik 'proboscis', et snabel-liknende organ, klosakser (som kalles cheliforer i denne gruppen) og opp til tre beinpar (noen kan imidlertid være veldig modifisert). På den sterkt reduserte kroppen kan det være opp til tre beinpar. Noen fossile former har en større kropp, og noen har også en halepigg eller en 'pisk' bakerst. Det finnes også former som til og med har mistet ett eller flere av beinparene. Med varierende antall beinpar, viser havedderkoppene mer variasjon i kroppsplan enn alle de andre gruppene klosaksdyr. 1169 arter havedderkopper er kjent, også fra kysten utenfor Norge. De lever ofte på dypt vann som parasitter på svamper, og er derfor dårlig kjent blant folk flest. Den eldste fossile havedderkopp er fra kambrium (ca 500 MA).

### **Xiphosura (figur 2D)**

Denne gruppen går i Norge under navnet dolkhaler, og de lever i havet ved østkysten av

Nord Amerika og i sør-øst Asia. Det finnes kun fire arter i verden i dag, og denne gruppen er unik fordi den hadde mye større diversitet tidligere, spesielt i karbontiden (ca 300 MA). Selv om de ofte kalles 'levende fossiler', var de fossile dolkhalene ganske annerledes enn de som finnes i dag. De tidligste dolkhalene hadde 10 eller 11 segmenter som beveget seg fritt i forhold til hverandre i kroppen, mens de nålevende har alle disse fusjonert til ett sammenhengende skjold. Dolkhaler kjennetegnes av fem par horisontalt orienterte bokgjeller, en M formet rygg på hodeskjoldet, første til fjerde beinpar er gangbein men disse har også utviklet klosakser. I tillegg finnes et redustert beinpar på kroppen som kalles chilaria (i den devonske slekta *Weinbergina* er disse sannsynligvis fullt utviklet som gangbein). Dolkhalene er kjent fra tidlig silur (ca 430 MA)

### Chasmataspidida (figur 2C; utdødd)

Chasmataspidene er en veldig sjelden gruppe av små (som oftest rundt 10-20 mm), akvatiske klosaksdyr. Kun ni arter er kjent fra Nord Amerika og Europa i tidsperioden ordovicium (450 MA) til devon (390 MA). Skjoldsjøskorpioner, som de kanskje kan kalles på norsk, har 13 segmenter i kroppen, men de fire fremste er fusjonert til et skjold. De bakerste ni er frie. Skjoldsjøskorpionene deler noen karakterer med dolkhalene, slik som kinnpigge bakerst på hodet, og bein utviklet til klosakser. De deler også karakterer med sjøskorpionene, spesielt en plate som dekker den bakerste delen av munnhulen (metasoma) og kjønnsorganer på den fremste delen av kroppen. Som hos sjøskorpionene, har de primitive formene gangbein, mens de mer avanserte formene har svømmebein.

### Eurypterida (figur 2E, 3; utdødd)

Sjøskorpionene var akvatiske rovdyr som representerer de største leddyrene som noen



Figur 3. Sjøskorpionene er de største leddyrene som har eksistert, med lengder opp til 350 cm. Denne skorpionliknende formen ble funnet på Ringerike i 1910, og ble 100 cm lang, og er kanskje verdens flotteste sjøskorpion. Foto: Arild Hagen, NRK.

gang har eksistert, med maksimum lengder på rundt 350 cm. De var den mest diverse gruppen med klosaksdyr før de forsvant, representert med ca 300 arter. Sjøskorpioner har 12 frie segmenter og en halepigg som enten var rett (som hos dolkhalene), kurvet (som hos skorpionene), eller formet som haleroret på et fly. Sjøskorpionene kan deles i to grupper. Den ene har det bakerste beinparet utviklet som gangbein, mens den andre gruppen har dette beinet utviklet som en bred paddelåre som ble brukt til å svømme med. Sjøskorpionene hadde vertikalt orienterte, indre bokgjeller (sannsynligvis fire eller fem par, som er henholdsvis det samme som vi finner hos skorpioner eller dolkhaler). De tidligste sjøskorpionene levde i havet, men etter hvert ble de fortrent inn i elver og innsjøer hvor de levde i eksil de siste 100 millioner år før de siste forsvant for 250 millioner år siden. De forsvinner fra havet like etter at de første fiskene utviklet kjever, og det har blitt spekulert i om fiskene drev sjøskorpionene fra havet, og deretter gjorde dem utdødd. *Mixopterus* fra Ringerike (figur 3) er ganske skorpionlik, men det er ingen antydning til at den hadde gift i brodden.

### Scorpiones (figur 2G, 4)

Skorpioner er en gruppe som skulle være velkjent for de fleste, selv om de ikke finnes i Norge. Skorpionene er lette å kjenne igjen ved at de har godt utviklede klosakser på pedipalpene, fire par gangbein, og en hale med to giftkjertler som munn ut i en giftpigg.

Det er nå beskrevet mer enn 1600 arter, og de finnes på alle kontinenter unntatt New Zealand og Antarktis. Skorpioner er de tidligste kjente fossiler av edderkoppdyr, fra tidlig silur (ca 430 MA). De fossile skorpionene ligner mye på dagens skorpioner selv om de har vært gjenstand for en viss forandring



Figur 4. Skorpioner (*Scorpiones*) er en av de mest kjente klosaksdyrene på grunn av sitt giftstikk og astrologiske tilhørighet. Det mange ikke vet, er at skorpioner gløder som spøkelser i mørke når de blir belyst med ultrafiolett lys. Foto: Jan Ove Rein.

(Dunlop et al., innsendt manuskript). Det er ikke kjent om de tidligste skorpionene levde i vann eller på land. De er alltid funnet i havet, sammen med sjøskorpioner, men de kan ha blitt transportert dit. Skorpioner har et spesielt skall som fluoriserer når det blir belyst med ultrafiolett lys (de lyser opp med en neongrønn farge i mørket, figur 4). Så langt er det ikke funnet noen biologisk funksjon for denne spesielle egenskapen.

De fossile skorpionene vi har undersøkt har ikke lenger fluoriserende skall. Det er sannsynlig at proteinene som bidrar til denne effekten ikke overlever på en geologisk tidskala.

Skorpionenes kroppsform, med en forholdvis bred forkropp, en smal bakkropp og en bøyd halepigg har blitt utviklet minst tre ganger uavhengig av hverandre. I tillegg til skorpionene, finnes denne kroppsformen også hos to uavhengige grupper sjøskorpioner, representert av *Mixopterus* (figur 3) og *Rhenopterus*. Likhetene har fått noen til å foreslå at skorpionene utviklet seg direkte fra sjøskorpioner. Det er mer sannsynlig at lik-

hetene skyldes konvergent evolusjon, der formen på bakkroppen og halepiggen viser at denne formen er den mest effektive for å stikke (i forsvar eller angrep). Likheten i den bredere forkroppen er fysiologisk, og skyldes at begge gruppene har pusteorganer i de samme posisjonene. Det ville ikke være særlig smart å gjøre disse mindre, for da vil dyret få redusert oksygenopptak.

### **Opiliones (figur 2F)**

Denne gruppen kalles ofte for vevkjerringer eller langbein på norsk. Kroppen er mellom 1 og 22 mm lang, og er nesten rund; hodet og segmentene på bakkroppen er vokst sammen til en kroppsform nesten som en ert. Beina kan være ekstremt lange, spesielt det tredje beinparet som har en sensorfunksjon slik som antennene hos andre leddyr. Vevkjerringene er de eneste edderkoppdyrene som kan spise fast føde; alle andre kan bare 'drikke' flytende næring (maten oppløses først i munnhulen). Vevkjerringene er kjent som fossiler fra devon (ca 385 MA) og har forandret seg lite siden da. De har en forholdsvis 'primitiv' morfologi sammenliknet med de fleste andre edderkoppdyr, og deres slektskapsforhold har vært problematisk. Vevkjerringene lever på jordbunnen og kamuflert på trær i nesten hele verden, også i Norge.

### **Pseudoscorpiones (figur 2H)**

Mosskorpioner er små (1–7 mm lange) dyr som ofte lever i mose og løvfall på bakken, også i Norge. Som skorpioner har de klosaker på det første beinparet (pedipalpe), men mangler hale og giftbrodd. Mosskorpionene har en rund kropp og mangler det midtre øye-paret som andre klosaksdyr har. I tillegg har de silke-kjertler i klosaksene, noe som er unikt. Spinnet brukes til å lage små reir som brukes til hudskifte og overvintring. I forbin-

delse med chelicerene finner vi også en til to giftkjertler, som brukes til å overmanne byttedyr. Noen mosskorpioner er kjent for å haike ved å klype seg fast i beina på flygende insekter. En art kalles for bokskorpion fordi den ofte finnes i gamle bøker der den jakter på bl.a. støvlus. De er kjent som fossiler fra devon (ca 385 MA).

### **Solifugae (figur 2I, 5)**

Solifugene, med 900 kjente arter, er også kjent som soledderkopper, vindedderkopper eller kameledderkopper. De er imidlertid ikke nært beslektet med edderkoppene, men er i stedet beslektet med mosskorpioner. Klosaksene, som fungerer som kjever, er de største hos alle klosaksdyr, og utgjør over halvparten av hodelengden. De enorme kjevene gjør solifugene til et særdeles effektivt rovdyr som gjør sine byttedyr sjanseløse. Solifugene er fryktet mange steder (de finnes ikke i Norge), men kun en art i India har påvist giftkjertler. Bitt kan imidlertid gi infeksjoner på grunn av dårlig munnhygiene.

Solifugene er blant de raskeste av alle leddyr (53 cm/sek), bare slått av kakerlakene. De største artene kan bli opp mot 10 cm lange, og noen er svært hårete. Disse hårene er veldig effektive for å fange opp vibrasjoner i bakken. Solifugene er først kjent fra karbon (ca 310 MA).

### **Phalangiotarbida (figur 2Q; utdødd)**

Phalangiotarbider har ikke noe norsk navn, men de kan kanskje best kalles for falske vevkjerringer. De representerer en dårlig kjent gruppe som kun er kjent som fossiler fra devon (385 MA), karbon og perm (250 MA) fra Europa og Nord Amerika. De falske vevkjerringene er 10 til 25 mm lange, og har flate, ovale kropp. Gangbeina er korte og tykke, og de har seks øyne på en forhøyning

på hodet. De fremste seks segmentene av kroppen er korte og delt i to langs en midtlinje, mens de fire bakerste segmentene er fusjonert til en plate. En analåpning som er på oversiden av kroppen er også unik (og sannsynligvis ganske upraktisk!). Sternum er delt i fem små plater, noe som sannsynligvis representerer et primitivt trekk. På undersiden er det to par spirakler, noe som tyder på at de pustet med et nettverk av små rør som leverte oksygen til kroppens indre organer, slik som insektene gjør i dag.

### Palpigradi (figur 2J)

Palpigrader, eller mikrosvepeskorpioner, er små dyr som lever i humus. De blir sjelden lengre enn 3 mm og er ganske enkle i oppbygning. De har hode som er inndelt i segmenter, ingen øyne, ingen pusteorganer, og på grunn av det tynne, ytre skallet, er de nesten ukjente som fossiler. De har en pisk, som likner på den vi finner hos svepeskorpionene, men de er så langt vi vet, ikke nært beslektet med denne gruppen. Mikrosvepeskorpionene finnes i varmere strøk flere steder i verden. De finnes ikke i Norge, men flere arter finnes i det sørlige Europa.

### Acari (figur 2S)

Midd er den mest diverse gruppen klosaksdyr, med nesten 50 000 arter fra de fleste steder på jorda (og dette er sannsynligvis bare en liten del av den totale diversiteten). De er små (som regel mindre enn 1 mm) og finnes nesten overalt, inkludert i våre senger, hvor de lever av hudfragmenter vi mister hver natt. De finnes også i våre øyenbryn, der de kan forårsake betennelse. Mange midd er nedbrytere av organisk materiale, og disse ville bli sårt savnet hvis de plutselig forsvant. En type midd som vi ikke vil savne, er de parasittiske

middene som vi gjerne kaller for flått. Det største problemet med disse er at de kan overføre flere alvorlige sykdommer til mennesker (for eksempel Lyme Borreliose). Midd lever mer eller mindre overalt, og er blant et fåtall klosaksdyr som også har representanter i ferskvann (vannmidd). Midd er kjent fra devon (ca 385 MA), og er på tross av sin begrensede størrelse, forholdsvis godt representert som fossiler.

### Ricinulei (figur 2R)

Ricinulei, eller middedderkopper er en liten gruppe med små (5-10 mm), blinde klosaksdyr som gjenkjennes ved en hengslet 'maske' som kan åpnes og lukkes over munnen. De viser bare fire segmenter på kroppen, men hvert synlige segment representerer mer enn et kroppssegment. Det fjerde beinparet er modifisert hos hannene for å overføre sperm. Middedderkoppene er kjent fra karbontiden (310 MA), og hadde da øyne. Disse har de derfor mistet en eller annen gang de siste 310 millioner år. Vi finner denne gruppen kun på fuktige steder i tropiske områder.

### Trigonotarbida (figur 2K; utdødd)

Trigonotarbider, som på norsk kanskje best kan kalles for «panseredderkopper», var fra 2 til 50 mm lange. De er en liten gruppe med ca 50 arter, som var ganske vanlige i de store sumpene som dekket Europa og Nord Amerika i karbontiden (300-360 MA). De likner mye på edderkopper, men til forskjell fra edderkoppene kunne panseredderkoppene ikke spinne silke. De har en kropp som deles inn i tre deler med to skarpe linjer, ett hvelvet midtparti, og ett flatt parti på hver side. Primitive former har øyne, men senere former har mistet øynene og er blinde. De døde ut for ca 250 millioner år siden.





Figur 5. Hos solifugene (Solifugae) finner vi en av dyrerikets største kjever (i forhold til kroppsstørrelse). Eksemplaret på bildet, som hører til slekta *Galodes*, er over 8 cm lang, og er et utrolig effektivt rovdyr takket være de kraftige kjevene. Foto: Jan Ove Rein.

## Araneae (figur 2L, 6)

Edderkopper er sannsynligvis den gruppen av klosaksdyr som er best kjent blant folk. De kjennetegnes ved å ha klosakser (kjever) uten hår, kjertler som produserer silke i bakkroppen, spinneorganer, giftkjertler i klosaksene



Figur 6. Det finnes i dag en liten gruppe edderkopper (Araneae) som kan sies å være levende fossiler. Edderkoppene i familien *Liphistiidae* har en segmentert bakkropp og spinnvortene lokalisert på undersiden, primitive trekk som vi også finner hos de eldste fossile edderkoppene. Dagens moderne edderkopper har mistet segmenteringen og har spinnvortene i enden av bakkroppen. Foto: Jan Ove Rein.

og hos kjønnsmodne hanner er den ytterste delen av palpene omdannet til et organ som overfører sperm under parringen (en slags «penis»). Fossile edderkopper er kjent fra devon (ca 385 MA). Det finnes i dag en liten gruppe nålevende, primitive edderkopper i familien Liphistiidae (figur 6) som kan sies å være levende fossiler. Disse spesielle edderkoppene har en segmentert bakkropp og spinnvortene er lokalisert på undersiden av kroppen, mens flertallet av dagens edderkopper har en ikke-segmentert bakkropp og spinnvortene plassert i bakenden av kroppen. Den eldste fossile edderkopp likner mye på Liphistiidae, men noen detaljer på beina viser at fossilen er enda mer primitiv. Den viser også at Liphistiidene må ha vært på planeten i rundt 350 millioner år.

De primitive edderkoppene (der de kjente tarantellene hører hjemme) er ikke veldig tallrike, og den enorme mengden edderkopp arter (ca 40000 beskrevet til nå) skyldes nesten utelukkende utviklingen av piriform silke. Piriform silke er silke som kan festes enkelt til annen silke eller substrat. Taranteller må spinne en struktur mange centimeter i diameter for å holde silken fast (taranteller spinner hovedsakelig i forbindelse med hulen og i forbindelse med produksjon av eggsekk, og ikke for å fange byttedyr), mens et punkt med piriform silke kan holde en silketråd. Det er egenskapen til å produsere piriform silke som har gjort det mulig for de mer avanserte edderkoppene å lage nett, og som har gjort dem så suksessfulle. En annen interessant ting edderkopper kan bruke silken til,



Figur 7. Svepeedderkoppene (*Amblypygi*) ser ut som om de kommer fra en annen planet, men til tross for et skummelt utseende er de helt ufarlige da ikke kan bite eller stikke og har ingen former for gift. Foto: Jan Ove Rein.

er å sveve ved at silken brukes som en 'ballong'. Edderkoppen plasserer seg høyt oppe (for eksempel på en gren) og snur seg slik at hodet er orientert mot vinden. Deretter lages mange silkestråder inntil de er lange nok for vinden til å løfte edderkoppene opp i luften. Edderkoppene er avhengig av vindretning som avgjør hvor ferden går, men også vindstyrke. Hvis vinden løyer vil ikke oppdriften være sterk nok, og edderkopperen faller ned. Edderkopperen lever nesten over hele verden, og vi har mer enn 560 arter i Norge.

### Haptopoda (figur 2P; utdødd)

Haptopoda har ikke noe norsk navn, men på grunn av hvordan denne ordenen er beslektet med moderne grupper kaller vi den her proto svepeedderkopper. De er kjent fra kun en art fra karbon (ca 310 MA) i England. Vi vet derfor svært lite om denne gruppen, men den ser mest ut som en mellomting mellom svepeedderkopper (Amblypygi) og vanlige edderkopper (Araneae). Proto svepeedderkoppene ble kun 12 mm lange.

### Amblypygi (figur 2M, 7)

Denne gruppen, også kalt svepeedderkopper, ser virkelig ut som de kommer fra en annen planet! Det er ikke rart at en representant for denne gruppen ble brukt i en viktig scene i den siste Harry Potter filmen. Svepeedderkoppene har imidlertid ingen former for gift, og er helt harmløse. Navnet svepeedderkopper er egentlig et rart navn siden de ikke har noen halepisk (se Thelyphonida). Svepeedderkoppenes andre beinpar er imidlertid omdannet til svært lange, tynne, piskelignende «antennene» (hos en art er beinspennt på 60 cm!), og det er sannsynligvis dette som har gitt gruppen navnet. «Piskebeina» brukes til å føle foran dyret slik en blind mann bruker sin hvite stokk. Synssansen ikke er veldig godt utviklet, og de omdannede beina er derfor svært viktig

for svepeedderkoppens sansing av omgivelsene. Svepeedderkopper er gode jegere, og flytter seg ganske raskt – ofte sidelengs som en krabbe. Pedipalpene har lange, spisse pigger som de bruker til å spidde byttedyr. De kan bli 45 mm lange og lever under steiner og trevirke i subtropiske og tropiske områder. Som de andre avanserte edderkoppdyrene er de kjent først fra karbon (ca 310 MA).

### Thelyphonida (figur 2N, 8)

Svepeskorpioner er nært beslektet med svepeedderkopper. De to gruppene har begge et piskelignende andre beinpar med en sensorisk funksjon. Pedipalpene er omdannet til en lite funksjonell klosaks, som brukes i forbindelse med jakt og parring. Det som er spesielt med denne gruppen er at de har en 'pisk' også på bakenden av kroppen. Mye tyder på at halepiskken har sensoriske funksjoner på lignende måte som en insektantenne. I tillegg brukes piskken til å effektivt styre utskytingen av en forsvarsvæske fra kjertler som ligger ved basis av piskken. Forsvarsvæsken inneholder en sterk syre, og brukes som forsvar mot angripere (og ikke til byttedyrsfangst). Hos en amerikansk art består forsvarsvæsken av 70% eddiksyre, og dette har gitt opphav til det engelske populærnavnet «vinegaroons» (vinegar = eddik). De tidligste svepeskorpionene stammer fra karbon (ca 310 MA) fra Europa og Nord Amerika, men disse hadde ikke klosaker på pedipalpene. I stedet hadde de pigger, slik som svepeedderkoppene, men piggene var mye kortere (Tetlie & Dunlop, innsendt manuskript). Svepeskorpioner er fra 15 til 80 mm lange, og lever i subtropiske og tropiske strøk.

### Schizomida (figur 2O)

Schizomider, eller mikrosvepeskorpioner, er en gruppe små, blinde svepeskorpioner (8-15

mm), som har en mye kortere pisk på kroppen enn de egentlige svepeskorpionene (Thelyphonida). Som Thelyphonida har de primitive klosakser på pedipalpene og det andre beinparet har en piskeliknende form. Det er ingen tvil om at schizomidene representerer krympede svepeskorpioner, og statusen som en separat gruppe er derfor tvilsom. Den tidligste fossile schizomid er fra karbon tiden (ca 310 MA) i England, og denne har noen karakterer som antyder at de ble utviklet fra innen Thelyphonida. Dette støtter at de to gruppene i virkeligheten er en gruppe, som ofte kalles Uropygi. Schizomidene lever som svepe-edderkopper og svepeskorpioner i subtropiske og tropiske regioner.

## Klosaksdyrene oppstår

Mange ulike hypoteser har vært foreslått for hvordan de ulike klosaksdyrene er beslektet. Alle vettuge forslag er enige om at klosaksdyrene oppstod i havet, og senere invaderte land. I 2004 foreslo to uavhengige grupper at klosaksdyrene stammer fra en gruppe dyr fra kambrium, som har fått navnet Megacheira (også kalt 'great-appendage', eller 'stor-vedheng' leddyre). Blant disse 'great-appendage' leddyrene er *Leancoilia* (figur 2A), som ble beskrevet av David Bruton (Bruton & Whittington 1983) fra Paleontologisk Museum på Tøyen i Oslo. Disse forhistoriske leddyrene har tre piskeliknende forlengelser på dette vedhengt som hos klosaksdyrene er utviklet til klosakser (see figur 2A). At denne gruppen er stamformer til klosaksdyrene virker som en sannsynlig hypotese, siden ingen 'great-appendage' leddyre har antenner (et trekk som ellers er karakteristisk for klosaksdyrene). Noen av de siste oppdagede 'great-appendage' leddyrene har første vedheng hvor vi ser begynnelsen av en utvikling mot skikkelige klosakser.

## Klosaksdyr slektskap

Havedderkoppene er den mest problematiske av alle gruppene klosaksdyr, og vi antar at de er de mest primitive innen denne gruppen (se figur 9). Havedderkoppene kan ha opptil fem segmenter i klosaksene, noe de deler med noen av 'great-appendage' leddyrene. De andre klosaksdyrene har kun to eller tre segmenter. Noen fossile havedderkopper har en betydelig større kropp enn dagens former og en halepigg, begge primitive trekk.

Ett skritt opp i treet finner vi dolkhalene. Disse er stadig akvatiske, og noen av fossilene har primitive trekk, slik som gangbein på det fremste kroppsleddet, noe de deler med noen havedderkopper.

Så kommer chasmataspidene (skjold sjøskorpionene) som deler karakterer med både dolkhaler og sjøskorpioner. Enda ett skritt opp finner vi sjøskorpionene, som er den siste definitive akvatiske gruppen.

Resten av treet kalles gjerne edderkoppdyr, og er i dag alle landlevende (med unntak av en gruppe midd). Den mest primitive gruppen av edderkoppdyr er skorpionene. De deler en rekke trekk med sjøskorpionene, men siden de fleste stamtrær ikke inkluderer fossiler, har ikke denne posisjonen for skorpioner alltid blitt akseptert. Opp fra skorpionene finner vi en gruppe som består av moskorpioner og solifuger. I tillegg er vevkjerringer plassert i nærheten her et eller annet sted, men Tetlie (2004) klarte ikke å plassere denne gruppen nøyaktig.

Deretter kommer den utdødde ordenen Phalangiotarbida (falske vevkjerringer), som deler noen karakterer med vevkjerringer og noen med midd. Den mest primitive av de resterende er den svært mystiske ordenen Palpigradi, som igjen følges av en gruppe som består av midd og middedderkopper (Ricinulei) (dette selv om Ricinulei også deler en rekke trekk med panseredderkopper (Trigonotarbida: Dunlop, 1999)). Deretter kommer

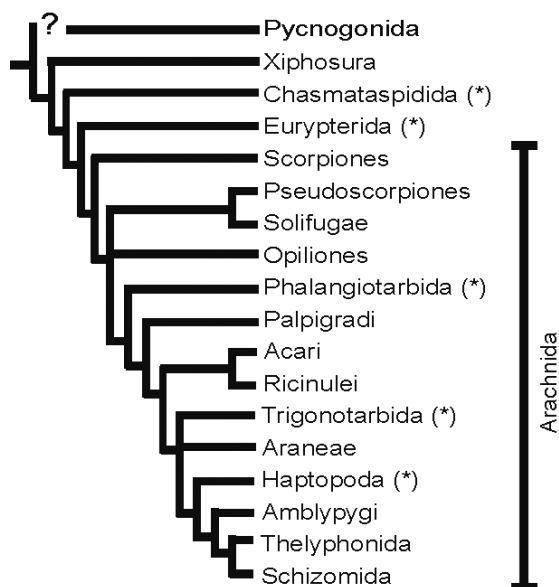


Figur 8. Svepeskorpionene (*Thelyphonida*) kan sprøyte ut sterk syre opp mot en meter fra kjertler som ligger ved basis av halepiskken når de blir truet. Halepiskken brukes til å styre sprayen, men har også sensoriske funksjoner. Det samme har svepeskorpionenes antennebein, som brukes til å føle seg frem, lukte og smake. Foto: Jan Ove Rein.

panseredderkopper og edderkopper. Det er en mengde trekk som støtter at panseredderkopper er mer primitive enn edderkopper, men dessverre klarte ikke analysen til Tetlie (2004) å vise dette uten tvil. Vi har så kommet til den fossile ordenen proto svepeedderkopper (*Haptopoda*), som deler trekk med både edderkopper og de tre gjenværende gruppene. For de tre gjenværende gruppene viser det seg at svepeedderkopper er de mest primitive, mens toppen av treet utgjøres av svepeskorpioner og mikrosvepeskorpioner.

## Konklusjon

Klosaksdyrene representerer en forholdsvis stor gruppe av hovedsakelig rovdyr og parasitter. Selv om de oppstod i havet, har de hatt en mye større suksess etter at de invaderte land i ordovicium eller silur (ca 450–420 millioner år siden). Det er de mer avanserte klosaksdyrene, spesielt edderkopper og midd, som står for storparten av diversiteten i gruppen. Den første analyse av klosaksdyrenes stamtre som inkluderer alle fossile grupper viser at klosaksdyrene sannsynligvis kun kolo-



Figur 9. Slektskapsforhold mellom de ulike gruppene klosaksdyr funnet av Tetlie (2004; upublisert doktorgradsarbeid).

nisert land en eller to ganger. Problemet er at noen primitive skorpioner har tidligere blitt tolket til å være akvatiske. Hvis primitive skorpioner er akvatiske, må skorpioner ha invadert land uavhengig av den grenen som leder til de andre edderkoppdyrene. Det kan klare seg med en kolonisering hvis en stamfar av alle edderkoppdyrene koloniserte land før gruppen diversifiserte.

### Videre lesning

- Bruton, D.L. & Whittington, H.B. 1983. *Emeraldella* and *Leancoilia*, two arthropods from the Burgess Shale, Middle Cambrian, British Columbia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 300:553-585.
- Dunlop, J.A. 1999. A review of chelicerate evolution. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26:255-272.
- Dunlop, J.A., Tetlie, O.E. & Prendini, L. (innsendt manuskript). Reinterpreting the Silurian scorpion, *Proscorpius osborni* (Whitfield, 1885): integrating data from Palaeozoic and Recent scorpions. *Palaeontology*.

Selden, P.A. & Dunlop, J.A. 1998. Fossil taxa and relationships of chelicerates. Pages 303-331 in *Arthropod fossils and phylogeny*. Edgecombe, G.D. (ed.). New York, Columbia University Press.

Tetlie, O.E. & Dunlop, J.A. (innsendt manuskript). *Geralinura gigantea* (Uropygi; Arachnida) and the origin of chelate pedipalps. *Journal of Paleontology*.

Tetlie, O.E. 2004. Eurypterid phylogeny with remarks on the origin of Arachnida: Bristol, U.K., Upublisert doktorgradsarbeid. University of Bristol. 320 sider.

God informasjon finnes også på internettsiden <http://no.wikipedia.org/wiki/Edderkoppdyr>