# BLYTTIA

4/1994 • ÅRGANG 52 • UNIVERSITETSFORLAGET • ISSN 0006-5269

# BLYTTIA

Tidsskrift for Norsk Botanisk Forening

**Redaktør:** Klaus Høiland, Botanisk hage og museum, Trondheimsvn. 23 B, 0562 Oslo. **Redaksjonssekretær:** Einar Timdal. Manuskripter sendes redaktøren. **Redaksjonskomité:** Eli Fremstad, Per Sunding, Reidar Elven, Jan Rueness, Trond Schumacher, Tor Tønsberg og Finn Wischmann.


**Abonnement**

Medlemmer av Norsk Forening får tilsendt tidsskriftet. Abonnementspris i Norden er for ikke-medlemmer kr 305,- for private og kr 430,- for institusjoner. Enkelthefter og eldre komplette årganger kan bare skaffes i den utstrekning de er på lager når ordre innkommer. Priser, som kan endres uten varsel, oppgis på forlangende.

Abonnement anses løpende til oppsigelse skjer hvis ikke opphørsdato er uttrykkelig fastsatt i bestillingen. - Ved adresseforandring vennligst husk å oppgi gammel adresse! Alle henvendelser om abonnement **(gjelder ikke medlemmer av NBF)** og annonser sendes:

**UNIVERSITETSFORLAGET**
Postboks 2959 Tøyen, 0608 Oslo
tlf. 22 57 53 00, fax. 22 57 53 53

Subscription price outside the Nordic countries, per volume (four issues) postage included: Institutions NOK 490,- (approx USD 75.00) individuals NOK 365,- (approx USD 56.00). Single issues and complete volumes can only be obtained according to stock in hand when order is received. Prices, which are subject to change without notice, are available upon request. Correspondence concerning subscription and advertising should be addressed to:

**UNIVERSITETSFORLAGET**
P.O. Box 2959 Tøyen, N-0608 Oslo, Norway
tel. +47 22 57 53 00, fax. +47 22 57 53 53


Utgitt med støtte fra Norges forskningsråd


**Norsk Botanisk Forening,**
Postboks 625 Stridsklev, 3903 PORSGRUNN.

Nye medlemmer tegner seg i en av Norsk Botanisk Forenings 8 regionalavdelinger. Regionalavdelingene gir nærmere opplysninger om kontingent. Adressene nedenfor bes benyttet ved henvendelse til regionalavdelingene.

*Nord-Norsk avdeling:* Postboks 1179, 9001 Tromsø. Postgirokonto 0803 3 58 46 53. - *Rogalandsavdelingen:* Styrk Lote, Vinkelvn. 1, 4340 Bryne. Postgirokonto 0803 3 14 59 35. - *Sørlandsavdelingen:* Agder naturmuseum og botaniske hage, Postboks 1018 Lundsiden, 4602 Kristiansand S, Postboks 1018, Lundsiden, 4602 Kristiansand S. Postgirokonto 0803 5 61 79 31. - *Telemarksavdelingen:* Postboks 625, Stridsklev, 3903 Porsgrunn. Postgirokonto 0806 3 27 27 88. - *Trøndelagsavdelingen:* Museet, Botanisk Avdeling, Erl. Skakkesgt. 47 A, 7013 Trondheim. Postgirokonto 0809 5 88 36 65 - *Vestlandsavdelingen:* v/sekretæren, Botanisk institutt, Allégt. 41, 5007 Bergen. Postgirokonto 0808 5 70 74 35. - *Østfoldavdelingen:* Postboks 886, Bergersborg, 1517 Moss. Postgirokonto: 0823 0 99 51 42. - *Østlandsavdelingen:* Botanisk museum, 0562 Oslo. Postgirokonto: 0813 5 13 12 89. All korrespondanse om medlemskap sendes regionalavdelingene.

*Hovedforeningsstyre:* Roger Halvorsen (formann), Anne Borander (sekretær), Arvid Werner (kasserer), Karl Sigurd Eriksen og Thor Wiersdalen (styremedlemmer), Anne Vinorum og Charlotte Bakke (vararepresentanter). Postgirokonto: 0807 2 10 46 85.

Artikler i Blyttia er indeksert/abstrahert i Bibliography of Agriculture, Biological Abstracts, Life Sciences Collection, Norske Tidsskriftartikler og Selected Water Resources Abstracts.


© Universitetsforlaget 1994



ISSN 0006-6269

Sats: DL Grafisk AS

Trykk og ferdiggjøring: HS-Trykk AS



"Det må ikke kopieres fra dette tidsskriftet i strid med åndsverkloven og fotografiloven eller i strid med avtaler om kopiering inngått med Kopinor, interesseorgan for rettighetshaver til åndsverk."

Blyttia nr. 4 1994

# Ballastplanter og mølleplanter som spirte etter graving i jorden

**Tore Ouren**

Ouren, T. 1994. Ballastplanter og mølleplanter som spirte etter graving i jorden. *Blyttia 52:* 149-153

Ballast plants and grain mill plants which appeared after soil was dug out.
- The ballast plants Scarlet Pimpernel, *Anagallis arvensis*, Lesser Swinecress, *Coronopus didymus*, Petty Spurge, *Euphorbia peplus*, and Annual Mercury, *Mercurialis annua* are recorded from Norwegian habitats where soil was dug out. The grain mill plants Lesser Swinecress, *Coronopus didymus*, Hairy Rocket, *Erucastrum gallicum*, Whorled Clary, *Salvia verticillata*, False London-Rocket, *Sisymbrium loeselii*, Slender Birdsfoottrefoil, *Lotus angustissimus*, Nightflowering Campion, *Silene noctiflora*, and Henbane, *Hyoscyamus niger*, are recorded from Norwegian grain mill areas where soil was dug out.

*Tore Ouren, Institutt for geografi, NHH og Universitetet i Bergen, Breiviken 2, N-5035 Bergen-Sandviken.*

---

I seilskipstiden fulgte frø av fremmede arter med seilskipsballasten fra utlandet til våre havner, hvor noen av plantene spirte opp på ballastplassene. Mot slutten av seilskipstiden, da ballastplassene ikke lenger var i bruk, grodde ballasthaugene til med naturlig vegetasjon, eller ballasten ble kjørt bort og spredt for andre formål. De innførte ballastplantene forsvant etter hvert, men frø fra endel av disse overlevet i rester av ballastjorden som frøreserver.

På tilsvarende måte fulgte frø av fremmede arter med som forurensninger i kornlaster fra utlandet til våre kornmøller, hvor noen av artene spirte på mølletomtene. Mens fremmede frø som fulgte med seilskipsballast hadde gode muligheter til å spire, da de selv bragte med seg substrat til å vokse i, kunne mølleplantenes frø risikere å "falle på steingrunn", men kanskje spire etter at det ble gravet i jorden.

## Ballastplanter som spirte etter graving i jorden

### Tvedestrand 1962

Nonsblom, *Anagallis arvensis*, ble funnet i Tvedestrand: Lyngør: Steinsøyas gamle ballastplass i 1962 (Danielsen 1970: 208): "Planten forekom i rikelig mengde på noen få m$^2$ av ballasthaugen, hvor det året før var gravd like ved et båthus. Forekomsten må forklares ved at gravingen har "mobilisert" frøene fra ballasten".

Det foreligger opplysninger om funn av *Anagallis arvensis* fra seilskipstiden i Tvedestrand: Lyngør, påfylt ballastjord 1901 (B. Lynge, BG), Risøen ved Lyngør 1904 (O. Dahl, O), Lyngør 1904 (B. Lynge, O) og Askerøya 1907 (D. Danielsen, O).

Alle disse funnene skyldes nok ballast. Lynge (1912: 68) skriver at "planten skal være indkommet med ballast i en have i Lyngør; den holder sig." Det eldste kjente finnestedet for *Anagallis arvensis* i Norge, Mandal, var karakterisert av Blytt (mskr. 1826: 176) som "en Tomt hvor ogsaa uden Tvivl var kastet Ballast". Senere i seilskipstiden var det tallrike funn av planten på ballast i kystbyene. Også i senere år kan enkelte funn muligens forklares ved rester av ballast som frøspreder: I Risør ble planten funnet i 1985 (T. Ouren, KMN) og senere år i en kirkegård, hvor det i eldre tid skal være benyttet ballast som fyllmasse.

I Flekkefjord ble planten funnet i en skipperhave i 1979 og senere i 1986 (T. Ouren, KMN) etter at det var gravd i bedet tre år tidligere.

Ramkarse, *Coronopus didymus* ble funnet samtidig med ovenfor omtalte *Anagallis arvensis* på den gamle ballastplassen på Steinsøya i Lyngør i 1962 (Danielsen 1970: 215).

Det foreligger ingen opplysninger om funn av ramkarse fra seilskipstiden i Tvedestrand, og heller ikke fra senere år, bortsett fra et par forekomster på Risøya i 1980- og 1990-årene. Den gamle ballastplanten er i senere år slept inn i landet med korn og på annen måte, men den er nå nokså sjelden. Det er litt påfallende at den nå ble funnet på Risøya, som i sin tid hadde den største av alle ballasthaugene i Tvedestrand. Selv om ballasthaugen forsvant da Risøya folkehøyskole for sjømenn ble anlagt i 1936, og senere ombygd i 1947-49, ble nok endel ballast og fremmede frø liggende på Risøya. Her ble det også i senere år funnet endel typiske ballastplanter (Ouren 1972: 85-86).

## Kristiansund 1971

Byvortemelk, *Euphorbia peplus* er en ballastplante som fremdeles opptrer rikelig i haver nær de gamle ballastplassene, særlig på Sørlandet.

Planten ble funnet på ballastjord i Kristiansund i 1860-årene (Larsen og Greve 1870: 82). I det barske klimaet der forsvant den raskt, men i 1971 fant jeg den igjen i en have, hvor det nylig var gravet en grøft. Det var kommet inn ballastjord med "klippfisk-skuter" til eiendommen i 1840- og 1850-årene.

Fig. 1. Ugrasbingel, *Mercurialis annua*. Tegnet av Dagny Tande Lid.

Annual mercury, *Mercurialis annua*.

## Tvedestrand 1986 og Kragerø 1987/88

Ugrasbingel, *Mercurialis annua* er en typisk ballastplante som ankom til Norge nesten utelukkende med seilskipsballast. Planten holder på å dø ut, og utbredelseskart (Ouren 1968: 247) viser at den i Oslofjordområdet ikke er funnet etter 1915. Nå synes Mandal å bli det eneste sted hvor den klarer seg. Her skulle klimaet være det aller beste og det ligger store frøreserver i jorden.

I senere år er planten gjenfunnet på et par steder hvor det ble gravet i jorden. I Tvedestrand, hvor den sist ble funnet på Risøya og Lyngør i 1965, fant jeg den igjen ved en oppkastet grøft på Lyngør i 1986. I Kragerø, hvor den sist ble funnet i en have i byområdet i 1974, dukket den opp igjen etter at en gammel sjøbod i havneområdet ble revet i 1984-85. Gammel ballastjord ble tatt ut fra tomta, og mengder av ugrasbingel spirte fram i 1987 og 1988 (Halvorsen 1989: 26).

## Mølleplanter som spirte etter graving i jorden

### Tou mølle 1967

Ifølge Jørgensen (1969: 218) ble det i 1967 gravd opp en stor jordhaug ved Tou mølle i Rogaland: Strand, som ga gode muligheter for spiring av frø innslept med kornet. Bulmeurt, *Hyoscyamus niger*, som tidligere ikke hadde vært samlet på Tou, spirte i store mengder. Ramkarse, *Coronopus didymus* og svinesennep, *Erucastrum gallicum*, som tidligere hadde opptrådt sparsomt gjennom endel år, ble plutselig meget vanlige. De har antagelig også hatt frøreserver i jorden.

### Bøle kornsilo 1970

Ifølge Bjørndalen (1971: 106) ble det i 1970 foretatt gravearbeide ved Bøle kornsilo i Telemark: Skien i forbindelse med kabelutlegging. Kranssalvie, *Salvia verticillata*, som første gang ble funnet ved siloen i 1909, og senere i et enkelt eksemplar i 1969, vokste opp i store mengder etter gravearbeidet. Frøreserver i jorden og den oppgravde jordhaugen har nok gitt denne mølleplanten bedre vekstvilkår.

### Hæggernæs mølle 1971

Jeg har siden 1960-årene besøkt mølletomten på Hæggernæs mølle i Bergen hvert år, med ett unntak. Møllefloraen ble etter hvert fattigere, og det fantes ikke mange fremmede mølleplanter utover noen etablerte arter som holdt seg gjennom mange år.

I 1971 opptrådte imidlertid uvanlig mange mølleplanter på Hæggernæs. Det hadde vært gravet ut masser i en have i mølleområdet, hvor det tidligere var en gammel avfallsplass. Alle de fremmede artene som opptrådte på Hæggernæs i 1971, hadde med et par unntak også vært funnet tidligere ved møllen. En tabell over innførte arter funnet i 1971 med opplysninger om tidligere funn av disse artene ved denne møllen, er publisert tidligere (Ouren 1977: 128).

Det er umulig å si hvor lenge frøene kan ha ligget i jorden for de enkelte arter. Strisennep, *Sisymbrium loeselii* og småtiriltunge, *Lotus angustissimus*, som spirte på Hæggernæs i 1971, hadde ikke vært funnet der siden 1908, men det betyr selvfølgelig ikke at frøene behøver å ha ligget så lenge i jorden.

Nattsmelle, *Silene noctiflora*, ble funnet på Hæggernæs allerede i 1877, gjenfunnet i 1922 og i 1971, altså med ca. 50 års mellomrom. Den kan kanskje være oversett mellom de tre funn-årene på Hæggernæs, "om dagen ser den halvvissen og pjusket ut" (Nordhagen 1952: 357).

Bulmeurt, *Hyoscyamus niger*, ble funnet på Hæggernes i 11 forskjellige år fra og med 1890 til og med 1971, men ikke i senere år. Det er velkjent at bulmeurtfrøene kan ligge meget lenge i jorden uten å miste sin spireevne, og at planten plutselig kan dukke opp hvor det har vært rotet i jorden. Arten er nå meget sjeldnere enn før, også i resten av Europa. Dette tyder på at forekomsten på Hæggernes i 1971 skyldes gamle frøreserver som er blitt aktivisert. Senere ble bulmeurtens voksesteder på Hæggernæs ødelagt av utbygging og asfaltering.

### Buvik mølle 1980

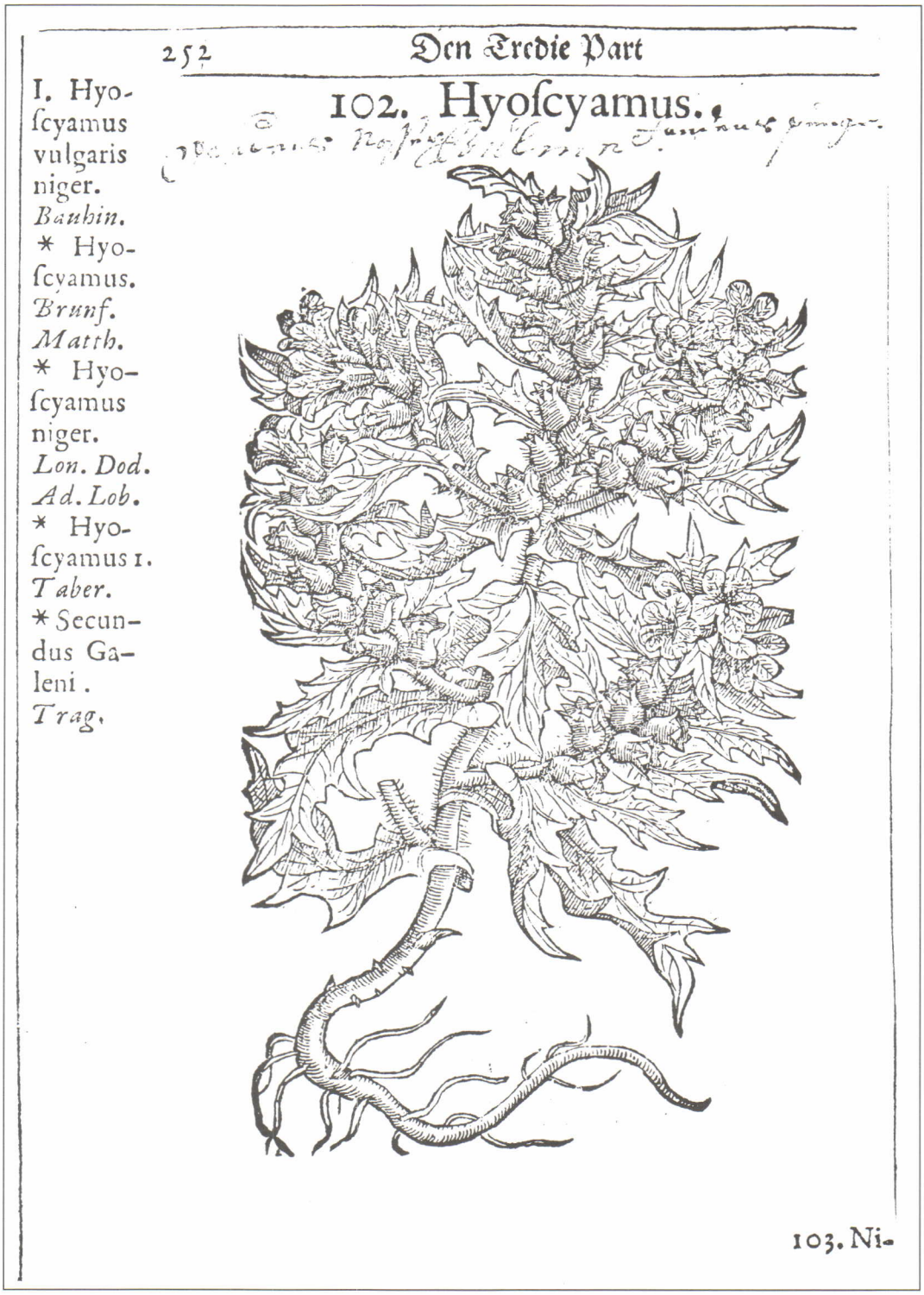
Jeg besøkte Buvik mølle i Sør-Trøndelag: Skaun i 1980, da det var kastet opp en grøft på mølletomten. Enkelte mølleplanter som hadde vært registrert her tidligere, men vist seg lite i etterkrigstiden, dukket opp igjen i 1980.

Rød hornvalmue, *Glaucium corniculatum* og møllebrunrot, *Scrophularia scopolii*, var begge funnet på mølletomten flere ganger i 1930-årene. Forekomsten ved møllen i 1980/81, henholdsvis 1980, må nok skyldes frøreserver i jorden.

Bulmeurt, *Hyoscyamus niger*, ble registrert mange ganger fra og med 1920 til og med 1942. Som omtalt tidligere, har bulmeurt svært levedyktige frø og forekomster i 1973 og i hvert fall i 1980/81 skyldes nok gamle frøreserver.

### Tou mølle 1989

Ifølge Roger Halvorsen (in litt. 1989), som besøkte Tou mølle i Rogaland: Strand i 1989, var det revet et gammelt bygg på mølleområdet, og rivingen kunne ha betydning for artsinventaret ved møllen. Et par mølleplanter, som hadde vært



252 Den Tredie Part

102. Hyoſcyamus.

I. Hyoſcyamus vulgaris niger. *Bauhin.*
* Hyoſcyamus. *Brunf. Matth.*
* Hyoſcyamus niger. *Lon. Dod. Ad. Lob.*
* Hyoſcyamus I. *Taber.*
* Secundus Galeni. *Trag.*

103. Ni-

Fig. 2. Bulmeurt, *Hyoscyamus niger*. Tegning fra Simon Paulli "Flora Danica" fra 1648.

Henbane. *Hyoscyamus niger.*

registrert på Tou for vel 60 år siden, dukket opp igjen i 1989. Kronvikke, *Coronilla varia* og gull-lusern, *Medicago falcata*, var begge funnet siste gang i 1927. Disse erteplantene er nokså "storvoksne" og ville neppe vært oversett av besøkende botanikere, og da leguminosfrø er særlig velegnet til lang lagring i jorden (Jørgensen 1969: 222), er det en mulighet for at oppkomsten av disse plantene skyldtes aktivisering av frøreserver på mølletomten.

## Sluttord

Enkelte ballastplanter holder på å dø ut, men levetiden for eventuelle frøreserver i jorden kan være så lang at graving i jorden fremdeles kan bringe frem rester av frøreserver.

Sjansen for at graving i jorden kan bringe frem mølleplanter som er innslept i tidligere år blir etter hvert liten, da flere av mølletomtene i mange år har vært svært "sterile" ved utbygging og asfaltering.

## Litteratur


Bjørndalen, J.E. 1971. Møllefloraen ved Skien. *Blyttia 29:* 99-108.

Blytt, M.N. 1826. *Geografiske Bemærkninger ved Norske Planter 1826.* Mskr. Botanisk Museum, Universitetet i Oslo.

Danielsen, A. 1970. Nye funn av norske karplanter (Bergens-herbariet). *Blyttia 28*: 205-228.

Fridtz, R.E. 1903. Undersøgelser over floraen paa kysten af Lister og Mandals amt. *Vidensk. Selsk.Skr.I Mat.Kl.1903, 3:* 1-219.

Halvorsen, R. 1989. En del ballastplanter i Telemark og deres skjebne. *Listera 1989:* 17-33.

Jørgensen, P.M. 1969. Møllefloraen i Rogaland 1966-68. *Blyttia 27*: 216-224.

Larsen, F.G. & Greve H. 1870. Fortegnelse over de i Kristiansund og nærmeste Omegn voxende Karplanter. *Indbydelsesskrift til Hovedexamen i Juli 1870 ved Kristiansunds lærde- og Realskole:* 71-84. Kristiansund.

Lynge, B. 1912. Vegetationsbilleder fra Sørlandets skjærgaard. *Nyt.Mag.Naturv. 50:* 53-87.

Nordhagen, R. 1952. Nattsmelle. I Lagerberg-Holmboe-Nordhagen: *Våre ville planter, Bind II:* 357-358. Oslo.

Ouren, T. 1968. The ballast plants, a moribund element in the Norwegian flora? *Norsk geogr. Tidsskr. 22:* 245-251.

Ouren, T. 1972. Ballastplasser og ballastplanter i Aust-Agder. *Blyttia 30:* 81-100.

Ouren, T. 1977. Bergensområdets kornimport og møllefloraen gjennom 100 år. *Blyttia 35:* 117-131.


# BOKANMELDELSER

## Register til "Den nordiska floran"

Jan Ole Westerhus (red.): *Register til "Den nordiska floran",* utgitt av Naturvernforbundet i Buskerud. Pris kr 60,- pr. sett, + porto kr 15,-. (Kan bestilles hos Naturvernforbundet i Buskerud, 3322 Darbu, tlf. 32 75 05 04).

Dette er et register til hjelp for norske brukere av floraen til Bo Mossberg, Lennart Stenberg og Stefan Ericsson (anmeldt i *Blyttia 51:* 21-22, 1993). (At register-redaktøren skriver "av Bo Mossberg" på forsida og "av Mossberg m.fl." på side 2, når floraen i virkeligheten er laget av tre personer, synes jeg er slurv. Det er utilgivelig å bli grepet til de grader av forkortings-basillen at man begår slike unøyaktigheter!)

Registeret består av to deler: (1) "Norsk navn med sidehenvisninger" og (2) "Sidenr. med henvisninger til norsk navn".

De fleste som har anvendt "Den nordiska floran" har nok følt behov for norske navn og henvisning til sider hvor en søkt art finnes. Registeret vil kunne hjelpe på dette, iallfall for dem som er mindre bevandret i latinske og svenske plantenavn. Den vil derfor fungere som en rettesnor for begynnende amatører. Viderekomne vil derimot ha lite bruk for registeret.

*Klaus Høiland*

## Anbefales til alle felt-mykologer

Régis Courtecuisse & Bernard Duhem: *Guide des champignons de France et d'Europe.* Delachaux et Niestlé, Lausanne, ISBN 2-603-00953-2, 480 sider, ill. farger + svart/hvitt.

La ikke språket skremme! Her er det i første rekke illustrasjonene som teller, selv om folk med franskkunnskaper i tillegg vil ha stor glede av nøklene og beskrivelsene.

Teksten og tilretteleggingen er gjort av den anerkjente franske soppforskeren, Régis Courtecuisse og illustrasjonene er laget av Bernard Duhem. De har jobbet sammen om hele prosjektet og reist rundt i Europa, samlet sopp, beskrevet og illustrert dem på bakgrunn av friskt, nyplukket materiale.

Boka tar sikte på å dekke hele Europa (minus de arktiske øyene). Det sier seg sjøl at dette i utgangspunktet er en umulig oppgave, men forfatter og illustratør har likevel kommet hederlig ut av oppgaven - langt bedre enn tidligere forsøk på å lage illustrerte soppfloraer som pretenderer å omfatte hele Europa. Det aller viktigste er imidlertid at alt er "klemt" sammen i ett eneste bind - ikke større enn at den med fordel kan puttes i ryggsekken - i motsetning til de bindsterke verkene som tidligere er blitt utgitt om Europas sopper. Riktignok er da bare ett eller noen få eksemplarer av hver art tegnet, og de enkelte sidene er ganske fullstappa. Til gjengjeld er tegningene av ypperlig kvalitet.

Spesielt hattsoppene, som det er lagt mest vekt på, er gjengitt meget naturtro. Og siden det er fagmykologer som står bak utvelgelse, beskrivelse og illustrering, er vi garantert at navnebruken er korrekt. - Jeg har i så måte funnet meget lite å sette fingeren på, og det jeg har funnet er bagateller.

Personlig hadde jeg foretrukket at boka bare hadde omfattet hattsoppene. De andre soppgruppene virker dessverre mer stemoderlig behandlet når det gjelder antall arter og tegningene. Illustrasjonene av sekksporesoppene og kjukene er til dels dårlige, og står langt tilbake for de lekre avbildningene av hattsoppene. Kapitlene om ikke-hattsoppene er derfor ufullstendige og burde ha gått ut, til fordel for flere hattsopper.

Systematikken i innledningskapitlene er foreldet hva storsystematikk angår, mens derimot ordens- og familiesystematikken til hattsoppene virker moderne og fornuftig.

Boka anbefales på det sterkeste til feltmykologer som jobber med å registrere hattsopper. Den er en ypperlig sjekk på om en art som er blitt nøklet ut fra ei bok uten illustrasjoner, virkelig stemmer, og den kan utmerket godt erstatte tyngre, bindsterke billedverk. Ikke minst fordi den kan tas med ut!

*Klaus Høiland*

## Tidsskrifter gis bort!

På grunn av plassproblemer er Botanisk museum i Oslo nødt til å kvitte seg med en del reserveopplag av diverse tidsskrifter. Det dreier seg om sammenhengende serier av Nytt Magasin for Naturvitenskapene, bindene 23 (1877) - 88 (1951) og Nytt Magasin for Botanikk, sammenhengende serier bindene 1 (1952) - 12 (1965) og mer spredt utover til bind 27 (1980). Av dette lageret kan medlemmer av Norsk Botanisk Forening forsyne seg gratis med det de måtte ønske, så langt lageret rekker, og mot å hente det selv på Botanisk museum. Kontakt Per Sunding, tlf. 22 85 16 33 for nærmere avtale om henting.

Blyttia nr. 4 1994

# Rustsoppen *Puccinia lagenophorae* funnet i Norge

**Halvor B. Gjærum**

Gjærum, H.B. 1994. Rustsoppen *Puccinia lagenophorae* funnet i Norge. *Blyttia 52:* 155-157.
The rust fungus *Puccinia lagenophorae* found in Norway.
- *Puccinia lagenophorae* Cooke was found on *Senecio vulgaris* L. on Citadelløya in Stavern (Vestfold Co.). Aecia were collected June 20 and aecia and telia July 13 1993. Attacked plants were severely damaged. The name of the type genus *Lagenifera* Cass. (1815) antedates *Lagenophora* Cass. (1818). The epithet of the type-host is dedicated the French botanist La Billardière, and the correct epithet will thus be *billardierei* (cf. the Code Art. 73.7).

*Halvor B. Gjærum, Statens plantevern, Fellesbygget, N-1432 Ås.*

---

På en ekskursjon til Larvik-området 18.-20. juni 1993, arrangert av Østlandsavdelingen i Norsk Botanisk Forening, fant jeg på Citadelløya i Stavern en skålrust på blad av åkersvineblom (*Senecio vulgaris* L.). Den stemte ikke med noe av det som fra før var kjent på denne vertplanten her i landet, men det var en mulighet for at det kunne være den australske rustsoppen *Puccinia lagenophorae* Cooke som ble funnet i Vest-Europa i begynnelsen av 60-årene, og som enkelte steder har spredt seg sterkt.

Ved et nytt besøk på samme lokalitet 13. juli var plantene sterkt misdannet med angrep på stengler, blad og korgdekkblad. I tillegg til skålrusten var det nå også utviklet små, svarte teleutohoper nær skålrusten på stenglene. Dermed var det klart at det var den australske rustsoppen som for første gang var funnet i Norge.

Soppen mangler spermogonier. Aecidiene (fig. 1) er samlet i grupper i oransjfargete flekker på blad, stengler og korgdekkblad. De er runde eller ovale med kort vegg (peridium). På stenglene kan flekkene bli inntil 2 cm lange, på bladene er flekkene runde, 6-8 mm i diameter, ofte litt fortykket. Aecidiesporene er 12-15×11-13 µm, rundaktige, veggen mindre enn 1 µm tykk, fint vortet med flere runde, lysbrytende dannelser ("plugs"). Uredostadiet mangler. Teleutohopene (fig. 1) er lenge dekket av epidermis, faste, puteformete, mørkebrune, som regel nær aecidiene. Teleutosporene (fig. 2) er 21-48×18-20 µm, kølleformete eller bredt, ellipsoide, øvre celle oftest litt kortere enn nedre, toppen avrundet eller noe utdratt, av og til litt skjev. Veggen er glatt, 1-2 µm tykk, i toppen fortykket inntil 9 µm, veggen i nedre celle ofte litt tynnere enn i den øvre. Stilken er vedvarende, tynnvegget, svakt brunlig nær sporen, ellers fargeløs, inntil 45 µm lang. Encellete teleutosporer er vanlige, 21-30×15-17 (-25) µm. *Puccinia lagenophorae* ble beskrevet i 1884 på *Lagenifera billardierei* Cass. fra Victoria i Australia, en plante som hører

Fig. 1. *Puccinia lagenophorae,* aecidier og teleutohoper på åkersvineblom. (Foto R. Langnes).

Fig. 1. *Puccinia lagenophorae*, aecia and telia on groundsel.

til korgplantene (Asteraceae). Den er også funnet på flere andre arter. En rekke rustsopper er beskrevet på arter av andre korgplanteslekter, f.eks. *P. erechtitis* McAlp. på *Erechtites quadridentata* (La Bill.) DC., også fra Victoria (1895), *P. allanii,* G.H. Cunn. på *Senecio lagopus* Raoul fra New Zealand (1923), *P. tasmanica* Diet. på *S. vulgaris* fra Tasmania (1903) og *P. terrieriana* Mayor, også på *S. vulgaris,* fra Frankrike og Sveits (1962). Wilson et al. (1965) fant imidlertid at de ovenfor nevnte artene, og flere til, ikke kunne skilles morfologisk fra *P. lagenophorae* og førte dem opp som synonymer.

Fra Australia og New Zealand har soppen spredt seg, særlig på *Senecio*-arter, først og fremst åkersvineblom. I Frankrike ble den funnet på denne verten i 1960 (Viennot-Bourgin 1964), i England i 1961 (Wilson et al. 1965), i Sveits 1962 (Mayor 1962). Soppen er ellers kjent fra flere mellom- og sør-europeiske land, fra Tunis og Egypt, og den er også funnet i Argentina. I Tanzania er den funnet på *Cineraria hybrida* Hort. (= *C. hybrida* Willd. = *C. cruenta* L'Hér. = *Senecio cruentus* (L'Hér.) DC. = *Pericallis cruenta* (L'Her.) Bolle) - soppen har vært beskrevet under navnet *P. cinerariae* McAlp. fra Australia (1906). I løpet av tre år spredte den seg over hele England, Wales og nordover til Argyllshire i Skottland, dessuten over hele Irland. I England er den også funnet på sineraria og på tusenfryd (*Bellis perennis* L.). Hvordan soppen er kommet til Norge er urråd å si med sikkerhet, men man må kunne anta at det kan ha skjedd med vindbårne aecidiesporer, enten løse sådanne eller at de kan ha vært festet til frø eller fnokk.

*Puccinia lagenophorae* er en såkalt demi-syklisk art (også kalt en opsis-form) idet den mangler uredostadiet (den mangler også spermogonier). Når basidiesporene som dannes når teleutosporene spirer, infiserer vertplantene, dannes det direkte aecidier. Aecidiesporene sprer soppen videre både innen samme plante og til nye planter, men i stedet for å danne uredosporer, dannes det en ny generasjon aecidiesporer. Dette kalles dels for "repeterende aecidier", dels også for "uredinoide aecidier", da aecidiesporene erstatter uredosporene som er den sporeformen som vanligvis sprer mange av rustsoppene i vekstperioden. Mens aecidiene dannes i store mengder, dannes det lite teleutohoper. De dannes i nær forbindelse med aecidiene på stenglene, sjelden på bladene, og jeg har også funnet dem på korgdekkbladene.

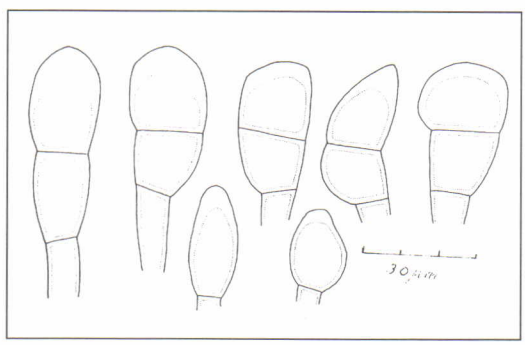



Fig. 2. *Puccinia lagenophorae,* teleutosporer.

Fig. 2. *Puccinia lagenophorae*, teliospores.

I Vest-Europa er åkersvineblom den viktigste vertplanten. I mildere strøk, f.eks. langs kysten, kan planten holde seg i live vinteren igjennom og sikrer dermed lett overvintringen for soppen.

Denne rustsoppen kan også angripe andre vertplanter. I England har Wilson et al. (1965) i forsøk med aecidiesporer fra åkersvineblom fått utviklet aecidier og teleutohoper på ringblomst (*Calendula officinalis* L.), på tusenfryd og på sineraria. De forsøkte også med andre svineblom-arter, men fikk ikke positive utslag på landøyda (*S. jacobaea* L.) og bergsvineblom (*S. sylvaticus* L.). Av svineblom-arter som også finnes i Norge, er det i Europa funnet angrep på vårsvineblom (*S. vernalis* Waldst. & Kit.) og klistersvineblom (*S. viscosus* L.). Angrepne åkersvineblom-planter blir ofte sterkt deformerte ved at stenglene vrir seg og bladene blir krøllete (Fig. 1). Pantidou (1969) skriver at angrepne planter ble nesten ødelagt av soppen, og fra Argentina sier Delhey & Kiehr-Delhey (1988) at soppen kan være en viktig faktor ved naturlig bekjempelse av svineblom. På sineraria er soppen sterkt skjemmende (Brooks 1972), og det kan være grunn til å være oppmerksom på denne soppen om den skulle bli vanlig her i landet. Sporene vil lett kunne bli spredt med vind fra angrepne svineblom-planter utenfor veksthusene til sineraria-plantene inne i husene.

Slektsnavnet *Lagenifera* Cass. (1815) er eldre enn *Lagenophora* Cass. (1818) og har derfor prioritet. Typevertens artsnavn er tilegnet den franske botaniker La Billardière og skal derfor være *billardierei*, ikke *billardierii* som oftest er brukt (se Art. 73 i nomenklaturreglene).

## Litteratur

Brooks, A.V. 1972. Cineraria rusts. *J.R. Hort.sci.97:* 193-194.

Delhey, R. & Kiehr-Delhey, M. 1988. Puccinia lagenophorae como agente causal de la roya en Senecio madagascariensis y S. vulgaris, en la zona pampeana. XI. Réunion Argentina sobre la maleza y su control. Villa Carlos Paz (Córdoba) - 7, 8, 9 de junio de 1988.

Mayor, E. 1962. A propos d´un Peronospora sur Myagrum perfoliatum et d´un Puccinia sur Senecio vulgaris L. *Bull. Soc. Bot. Suisse 72*: 262-271.

Pantidou, M.A. 1969. Fungi of Greece. I. Species of rust fungi on Compositae. *Ann. Inst. Phytopath. Benaki, N.* Ser. 9: 1-17.

Viennot-Bourgin, G. 1964. La rouille australienne de Seneçon. *Rev. Mycol. 29*: 241-258.

Wilson, I.M., Walshaw, D.F. & Walker, J. 1965. The new groundsel rust in Britain and its relationship to certain Australasian rusts. *Trans. Brit. Mycol. Soc. 48*: 501-511.

# BOKANMELDELSE

## Tilegnet bøndene som hegner om det svenske jordbrukslandskapet

Torleif Ingelög, Göran Thor, Thomas Hallingbäck, Roger Andersson & Mora Aronsson (red.): *Floravård i jordbrukslandskapet. Skyddsvärda växter.* Databanken för hotade arter, SBT-förlaget, Ö. Vallgatan 18, S-223 61 Lund, 559 sider, 260 fargebilder, uten trykkeår, pris. S Kr 290.

Så har svenskene greid det igjen! Laget et nytt vitenskapelig fundert praktverk over sjeldne planter beregnet både på fagbotanikere, naturforvaltere og den opplyste allmennhet. Vi nordmenn er fortsatt nødt til å bøye oss i støvet. Når vil våre bevilgende myndigheter skjønne betydningen av slike bøker, framfor blodfattige lister over sjeldne planter - og med begrenset spredning?

Denne gangen gjelder det artene som er knyttet til kulturlandskapet. Følgende naturtyper er behandlet: Åkrer, slåttemark, beitemark, beitet sandig mark, lynghei, skog som har kolonisert gammel svedjemark, gårdsmiljø, parker, vegkanter, skogbryn, våtmarker og vann.

Boka er bygd opp i to hoveddeler. Den første delen omfatter generelle aspekter ved kulturlandskapet, beskrivelse av ulike miljøtyper og lister over sjeldne eller truete arter etter plantegruppe og truethetskategori. Den andre og viktigste delen er faktaark over de viktigste eller mest iøynefallende artene av karplanter, moser, lav og sopp.

Fakta-arkene for karplantene består av to oppslagssider: Til venstre tekst med utbredelse og status, beskrivelse, økologi, trusselfaktor, forslag til vernetiltak og referanser. Til høyre fargebilde og kart over utbredelse i Sverige og verden for øvrig. For kryptogamene er oppslagene forenklet til én side, blant annet ved at kartet over verdensutbredelsen er sløyfet. Omtalene er meget utfyllende og inneholder et vell av informasjon som også en nordmann vil ha stor glede av. Flertallet av de omtalte kulturbetingete artene er utbredt på begge sider av Kjølen, og det som gjelder for artene i Sverige, gjelder stort sett også i Norge.

Dersom vi sammenlikner status til de mest truete kulturbetingete artene i Sverige og Norge, er det ikke store forskjeller: Linugrasene *Camelina sativa* ssp. *alyssum, Cuscuta epilinum, Spergula arvensis* ssp. *maxima* og *Lolium remotum* er regnet som utgått i begge land. Dette gjelder også *Lolium temulentum* og *Avena strigosa*. Andre arter har noe bedre status i Sverige enn i Norge: *Agrostemma githago, Bromus secalinus* og *Nepeta cataria* er regnet som akutt truet i Sverige, men utgått i Norge; *Leonurus cardiaca* og *Onopordum acanthium* er regnet som hensynskrevende i Sverige, men akutt truet i Norge; og *Chrysanthemum segetum* og *Conium maculatum* som hensynskrevende i Sverige, men sårbare i Norge. Overraskende er det å finne *Dracocephalum ruyschiana* og *Leucorchis albida* ssp. *albida* som henholdsvis sårbar og akutt truet i Sverige. *Gentianella amarella* og *G. campestris* er begge oppfattet som hensynskrevende. Det er også arter som *Centunculus minimus, Asperugo procumbens, Catabrosa aquatica, Deschampsia setacea, Cuscuta europaea* ssp. *europaea, Euphrasia micrantha, Geranium dissectum, Neslia paniculata, Saxifraga osloënsis, Sherardia arvensis* og *Thymus pulegioides*. Kanskje på tide å se nøyere på disse i Norge også?

Av moser skal vi merke oss *Aloina aloides, Brachythecium ryanii, Orthotrichum scanicum, O. tenellum, Phascum curvicolle, Pleuridium palustre, Pottia davalliana, Pseudocrossidium hornschuchianum, Riccia ciliata, Tortula viridis, Weissia rostellata* og *W. squarrosa* som også er regnet som truet i Norge.

De omtalte lavene omfatter mest skorpelav som vi ennå har begrensete kunnskaper om i Norge. Av makrolavene merker vi oss at *Punctelia subrudecta* er utgått, mens *Parmelina tiliacea* er hensynskrevende i Sverige.

Av sopp er det omtalt mange *Boletus*-arter i åpen, beita lauvskog, og arter knyttet til ugjødslet beitemark (i slektene *Geoglossum, Clavaria, Entoloma* og *Hygrocybe*) eller tørr, åpen grasmark (i slektene *Disciseda, Geastrum* og *Tulostoma*).

Jeg har funnet meget få feil: *Botrychium multifidum* og *B. matricariifolium* har byttet plass. Fotografiet av *Bromus arvensis* er galt, det er heller *B. inermis*.

Boka anbefales på det varmeste for alle som er interessert i vern og forvaltning av sjeldne planter, og den er et *absolutt* must for dem som arbeider med kulturlandskapet.

*Klaus Høiland*

Blyttia nr. 4 1994

# Sopp og lav - indikatororganismer for gammelskog med stort artsmangfold

**Egil Bendiksen**

Bendiksen, E. 1994. Sopp og lav - indikatororganismer for gammelskog med stort artsmangfold. *Blyttia 52:* 159-166.
Fungi and lichens - indicator organisms for old forests with high species diversity.
- Wood-inhabiting fungi, with their specialized ecological demands, may function as good indicator species for the evaluation of continuity of decaying wood in coniferous forest. Lichens may indicate a tree layer continuity. Fungi and lichens may be important tools in the evaluation of old forest localities in Fennoscandia. In order to save and protect the more specialized forest species of the Norwegian mycoflora, the planned and existing reserve areas for Norway so far, are insufficient. A denser net of protected habitats is required to secure some threatened and vulnerable species against isolation and the casual events of extinction.

*Egil Bendiksen, Norsk Institutt for naturforskning, Postboks 1037 Blindern, N-0315 Oslo*

"Biodiversitet" og "biologisk mangfold" er begreper som i løpet av kort tid er blitt allemannseie, og som står sentralt både i den biologiske diskusjon og i den politiske debatt. To milepæler i aksjonen for bevaring av biologisk mangfold er den FN-oppnevnte Verdenskommisjonen for miljø og utvikling ("Brundtland-kommisjonen") med rapporten "Vår felles framtid", som utkom i 1987, og FN-konferansen om miljø og utvikling (UNCED) i Rio de Janeiro, Brasil, juni 1992, med påfølgende traktattilslutning av over 35 nasjoner i 1993.

Direktoratet for naturforvaltning har i forbindelse med den nasjonale verneplanen for barskog (jf Korsmo 1987, 1991a, 1991b) listet opp sju verneverdier for urørt eller lite påvirket skog (DN 1988); 1) Urørt skog er genbanker, 2) Urørt skog er referanseområder, 3) Urørt skog er "økologiske laboratorier" for forskning og undervisning, 4) Urørt skog inneholder sjeldne og truete plante- og dyrearter, 5) Urørt skog gir verdifull naturopplevelse, 6) Urørt skog er en del av vår kulturarv, og 7) Urørt skog har en egenverdi.

Disse punktene har vært gjengangere i en allerede mangeårig og konfliktfylt samfunnsdebatt. Debatten har særlig vært preget av punktene 1 og 4.

Stortinget vedtok i 1990 et samlet verneareal av produktiv skog på 250 km$^2$, senere justert til 295 km$^2$. Forskerne tilrådde ca 700 km$^2$ som et minimum for å ivareta de ulike verneverdier (Korsmo 1991a). Et forslag fra Regjeringen om en utvidelse av verneplanen på 100 km$^2$ vil bli politisk behandlet i 1995.

Forskerne har utarbeidet røde lister for truete sopp og lav (DN 1992). Her er mange arter knyttet til gammel barskog oppført. Det viser seg i ettertid at mange av artsforekomstene befinner seg i hogstutsatte naturskoger utenfor de opprettede eller foreslåtte reservater. Årsaken til dette er bl.a. ny kunnskap om områder og truete og sårbare arter de siste åra, som delvis kom for sent til å influere på den nasjonale verneplanen.

Konflikter til tross - det er neppe noen tvil om at det er argumentene om bevaring av det biologiske mangfoldet som tas mest seriøst og som gjør at flere skogeiere etter hvert er villige til å avsette viktige kjerneområder som skjermes mot hogst. Biologene har her ansvar om å bidra med informasjon.

## Hvorfor sopp og lav?

Når vi studerer rapporten om truete arter i Norge (DN 1992), finner vi at av karplanter er det bare to egentlige skogarter som er oppført som sårbare (ingen oppført som direkte truet), nemlig rød skogfrue (*Cephalanthera rubra*) og bittergrønn (*Chimaphila umbellata*). Begge er sjeldne, sørøstlige arter.

For sopp og lav derimot, er det et stort antall skogarter innenfor de ulike truethetskategoriene (listene foreløpig ufullstendige). Mange er heldigvis fortsatt vidt utbredt, og finnes i de minst påvirkete, gjenstående naturskogene. Utvalget av sopp- og lavarter vil derfor være godt egnet som et redskap til å evaluere ulike lokaliteter med hensyn til urørthet. Økologiske kontinuitetsindekser basert på forekomst av urskogslaver ble utviklet i England av Rose (1976).

Mange sopp- og lavarter er store og lett kjennelige og derfor effektive i registreringer av relativt store arealer. Slike arter fungerer som *indikatorarter* - de forteller noe om de økologiske forholdene der de vokser. Ut fra økologisk kunnskap kan vi ofte slutte at truete arter av andre grupper også bør finnes de samme stedene. Dette gjelder bl.a. insekter og moser, som kan være vanskelige å finne og bestemme.

Man bør også holde øye med visse karplantearter som fortsatt er lokalt vanlige, f. eks. olavsstake (*Moneses uniflora*) og knerot (*Goodyera repens*). Det kan synes som om disse tolererer moderne skogsdrift dårlig (jf Ingelög et al. 1984).

Gjør vi en oppsummering av hva vi vet om sopp og lav i Norge, vil vi finne at

Fig. 1. Gammelskog med kontinuitet i død ved, tre- og marksjikt. Rinilhaugen skogreservat, Lunner. (Foto: E. Bendiksen.)

Old forest with continuity in dead wood, tree and ground layers. (Photo: E. Bendiksen.)

både den taksonomiske og den økologiske kunnskapen for flere grupper er svært dårlig. Skorpelav er tallrike (idag ca 1400 kjente arter) og er under utredning. Av sopp er det ca 6000 arter i Norge (Jon-Otto Aarnæs, in prep.). Selv for de store iøynefallende skivesoppene er det slekter slik som slørsopp (*Cortinarius*), rødskivesopp (*Entoloma*) og sprøsopp (*Psathyrella*) hvor vi i lang tid ennå forventer å finne nye arter for landet.

I den røde lista for Norge finner vi at til sammen 833 arter (av alle organismegrupper) er oppført som utryddet, direkte truet, sårbare eller hensynskrevende. For sopp er det hele 348 arter i disse gruppene. En betydelig andel av disse er barskogsarter. Skorpelav er ennå ikke kommet med. Selv om noen av artene opplagt vil bli funnet også andre steder i framtida, vil listene trolig snarere øke enn minke. Idag er mange arter og grupper av organismer utelatt fordi kunnskapen om dem og deres eksistens er mangelfull.

## Urskogsartenes livskrav

Urskog, naturskog og kulturskog representerer en jevn overgang (Hågvar 1991). Skogbruk i ulike former har vært drevet over storparten av vårt skogsareal, iallfall i de siste 400 år, i mange strøk også atskillig lenger tilbake (jf Solbraa 1991). Idag er det derfor mest aktuelt å skille mellom natur- og kulturskog. Det er grunn til å tro at de minst påvirkete naturskogene innehar storparten av den opprinnelige urskogens kvaliteter (fig.1). Urskogskvaliteter med særlig innflytelse på forekomsten av truete og sårbare arter er tilstedeværelse av de sene suksesjonsstadiene i skogens naturlige utvikling, og at det er rikelig med død ved i alle nedbrytningsstadier, ofte store dimensjoner. Pionertrær som bjørk og osp får utvikle seg, eldes og dø i bestandet. Disse faktorer gir mange økologiske nisjer (jf DN 1988).

For arter med svak spredningsevne er det ikke nok at de fysiske urskogskvalitetene er til stede. En viktig nøkkelfaktor er kontinuitet (Karström 1992), som vi kan definere ved at det er jevn tilgang på et økologisk element over lang tid (jf Bredesen et al. 1993), og vi snakker her om tre ulike typer: kronekontinuitet, dødvedkontinuitet (lægerkontinuitet) og markkontinuitet.

Kronekontinuitet vil si at et sted har hatt et sluttet tre- og busksjikt langt bakover i tid. Dette er viktig både med hensyn til gamle trær som substrat for langsomtvoksende lavarter og med hensyn til høy luftfuktighet for fuktighetskrevende arter av ulike grupper. Huldrestry (*Usnea longissima*) er et av de klassiske eksempler på en art med økologi som fordrer kontinuitet av denne typen (jf Esseen et al. 1981, Ingelög et al. 1984, Olsen & Gauslaa 1991, Gauslaa et al. 1992).

Kontinuitet i dødved med alle råtestadier representert er viktig både for råtevedmoser, vedboende sopp og insekter.

Markkontinuitet, som innebærer et stabilt jordsmonn og et uforstyrret urte- og bunnsjikt langt bakover i tid, er av betydning for mange karplanter, jordboende sopp, lav og moser.

Mykorrhizasoppenes mycelkappe på røttene kan leve ei kort tid etter at trær-

Fig. 2. Lungenever (*Lobaria pulmonaria*). (Foto: L. Ryvarden.)

*Lobaria pulmonaria*. (Photo: L. Ryvarden.)

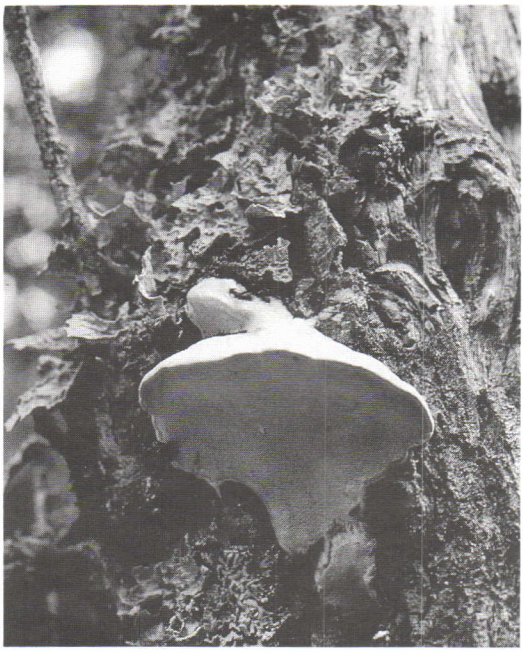


Fig. 3. Nordlig aniskjuke (*Haploporus odorus*). (Foto: E. Bendiksen.)

*Haploporus odorus*. (Photo: E. Bendiksen.)

ne er hogd, men dør i løpet av det første halve året (Harvey et al. 1980). De fleste artene ser imidlertid ut til å ha kommet tilbake igjen når planteskogen har nådd 30-års alderen, men vi vet også at en del arter kun er funnet i gammel naturskog. En fortsatt ubeskrevet slørsoppart er f.eks. utgått etter flatehogst av skogen der den vokste i 1985 (Bendiksen in prep). Det er imidlertid vanskelig å benytte arter i denne soppgruppen med sine kortlivete fruktlegemer som indikatorarter på gammel naturskog, siden deres forekomst er så uberegnelig. Derimot kan nedgang av enkelte vanlige mykorrhizasopparter være god indikasjon på forurensningseffekter av skogbunnen (bl.a. Arnolds 1991, Gulden et al. 1992). I Sverige benyttes storsopper som signalarter (se nedenfor).

Mangel på gamle lauvtrær i kulturskogen har negativ innvirkning på arter som er spesialisert til denne type substrat, bl.a. lungenever og skrukkenever (*Lobaria pulmonaria*, fig.2, og *L. scrobiculata*) (jf Hallingbäck 1986) og nordlig aniskjuke (*Haploporus odorus*, fig.3) (Niemelä 1971).

Skogbrann var en svært viktig foryngelsesfaktor i fortidas urskog, og jo tørrere skogtype, jo høyere brannfrekvens. Fuktige og urterike skogtyper, særlig knyttet til konkave landskapsformer, var imidlertid svært sjelden utsatt for brann og må delvis betraktes som brannsikre refugier (Zackrisson 1977, Zackrisson & Östlund 1981). Også på de arealene som brant, overlevde store furuer, og det kunne være rikelig igjen av døde stående og liggende trær (jf Schimmel & Granström 1991). Arter med strenge kontinuitetskrav synes å være særlig konsentrert til de arealer som har hatt lav brannfrekvens eller er brannrefugier.

Størrelseskrav og behov for buffersoner vil avhenge av de enkelte arters økologi. Vindeffekt og uttørring kan influere langt inn i en bestand (Esseen & Ericson 1982, Olsen 1988) og er særlig skadelig for lav. Små bestander vil også være utsatt for "naturkatastrofer" som stormfelling av hele øylandskap. En annen fare der arealet blir for lite er genetisk innavl.

## Registreringsarbeid og forskning

Det foregår idag, dels på idealistisk basis, registreringsarbeider i bl.a. Sverige, Norge og Finland. I tillegg til en vurdering av skogstruktur og økologiske kvali-

Fig. 4. Registrering av indikatorarter, gruppen "Siste sjanse". (Foto: E. Bendiksen.)

Registration of indicator species, the group "Last chance". (Photo: E. Bendiksen.)

teter brukes et utvalg indikatorarter av først og fremst sopp og lav som et viktig redskap til å karakterisere skogen. Et viktig arbeid startet i 1987 med den svenske gruppen "Steget före". De har undersøkt store arealer i Jokkmokk, Nord-Sverige (Karström 1992). Den norske gruppen "Siste sjanse", som benytter samme type metodikk, hadde sin første feltsesong i 1992 i Øst-Norge (fig.4), og et sett indikatorarter spesielt tilpasset denne regionen ble utprøvd (Bredesen et al. 1993). En liste over de mest benyttede arter av vedboende sopp og makrolav (Bredesen et al. 1994) er gjengitt i tab. 1.

Domänverket har tatt i bruk samme registreringsmetodikk i fjellskog i Sverige. I Norge i 1992 ble indikatorarter av sopp, moser og lav benyttet i Oslo kommunes skogers flerbruksregistreringer (Håpnes et al. 1993, Bendiksen 1994a). Målet var bl.a. å kartlegge de gammelskogsbestandene som innehar så store kvaliteter, inkludert truete arter, at de ikke bør hogges. Et parallelt prosjekt i Sverige, men på landsdekkende skala, er kartleggingen av nøkkelbiotoper - miljøer for truete og sårbare arter (f.eks. en sjelden, lite påvirket naturtype), ved hjelp av nøkkelelementer (f.eks. høgstubbe eller moserik steinblokk) og signalarter (ofte vanligere enn rødlistearter). De avgrensete områdene kalles nøkkelobjekter (Nitare & Norén 1982, Karlsson et al. 1993, Cederberg et al. 1993, Skogsstyrelsen 1994a, 1994b). Flere mer lokale inventeringer med bruk av indikatorarter er referert av bl.a. Bredesen et al. (1993, 1994).

Problematikken omkring vern av vårt artsmangfold har også initiert økologiske forskningsprosjekter for å belyse urskogskryptogamenes biologi (jf Andersson 1987, Renwall et al. 1991, Prestø 1994 m. refs.). I Norge nærmer vi oss slutten av femårsperioden for "Program for skogøkologi" hvor et av delprosjektene har omhandlet effektene på kryptogamer av fragmentering og kvalitetsendring i barskog (Framstad et al. 1992, Prestø 1994). En av hypotesene har vært at mange av soppene har dårlig spredningsevne og dermed kan få problemer i et moderne hogstlandskap med små gammelskogsøyer med stor innbyrdes avstand. Det har ofte vært antatt at soppene med sin enorme sporeproduksjon kan spres overalt til lokaliteter som oppfyller deres økologiske krav. Kallios (1970) undersøkelse på rotkjuke (*Heterobasidion annosum*) kan

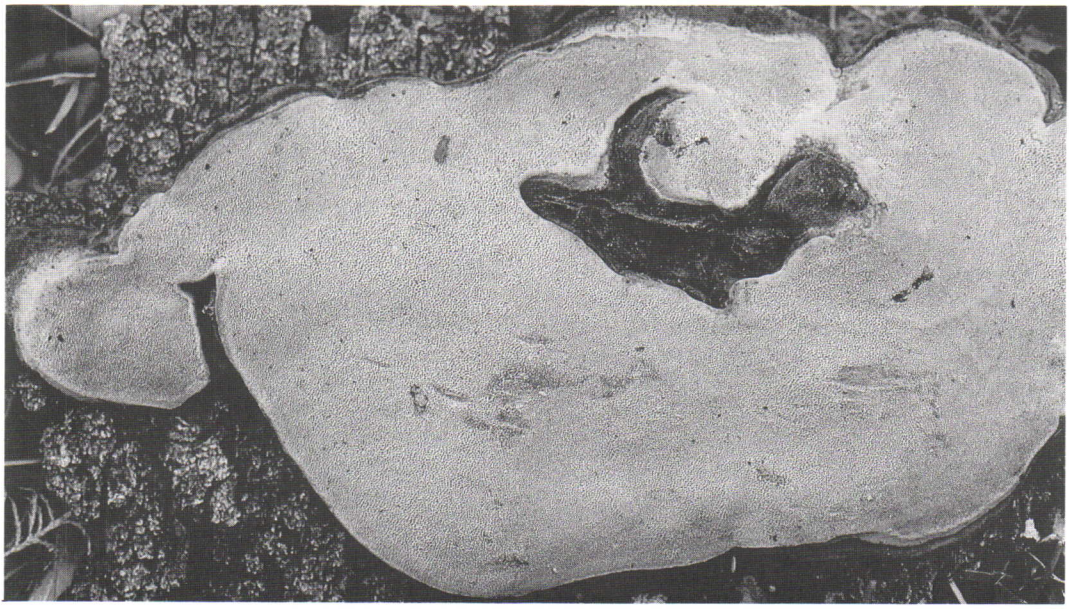


Fig. 5. Rosenkjuke (*Fomitopsis rosea*). (Foto: K. Høiland.)

*Fomitopsis rosea.* (Photo: K. Høiland.)

imidlertid tyde på at sporespredningen er atskillig mer beskjeden enn tidligere antatt. Han fanget opp sporer i agarskåler plassert i ulike avstander fra en sentral kilde av fruktlegemer. Det viste seg å være en dramatisk nedgang i antall sporer fra 1 til 50 m.

## Konklusjon og tilråding

En stor andel av våre truete og sårbare arter fanges ikke opp i våre barskogsreservater. For flere arters vedkommende kan også avstanden mellom reservatene vise seg å være for stor til å sikre forekomstene. Ikke-hogst som flerbrukselement vil være av vesentlig betydning for å ta vare på vårt artsmangfold (jf Stokland 1991, Bendiksen 1994a, 1994b). Noen skogeiere har vært forut for sin tid og har frivillig avsatt arealer for lang tid siden. Noen har sett det som verdifullt å skaffe seg oversikt over biologiske verdier på egne eiendommer. Det er viktig at større bedrifter knytter til seg biologisk ekspertise. Stora Skog i Bergslagen, Sverige, har lagt ut et stort testområde hvor vern av gammelskogskjerner, "restaurering" i form av å skape buffersoner omkring, og ikke minst viktig; korridorer imellom, står sentralt. Indikatorartmetoden åpner også for opplæring av skogbrukets egne representanter.

Forhåndsplanlegging av hogst der artsbevaring inngår som et element vil være konfliktdempende ved at diskusjonene ikke lenger starter foran skogsmaskinen. I de nye forskriftene for Oslomarka (Landbruksdepartementet 1994) inngår meldeplikt for hogstplaner og plikt til å opprettholde livsvilkårene for sårbare eller truete arter der slike er kjent. Dette burde tilsi et behov for biologiske registreringer. (Se også Stokland & Framstad 1991.)

I denne type diskusjon er det også viktig å være klar over at ulike arter krever ulike grader av hensyn. Arter med en svært spesialisert, urskogstilpasset økologi bør få være helt uforstyrret overfor tekniske inngrep. Enhver hogst vil utgjøre en trussel mot slike arter som krever lang økologisk kontinuitet. En rekke arter har imidlertid større toleranse mot inngrep og kan klare seg ved skånsomme hogstformer som plukkhogst (jf Verdens Naturfond et al. 1991).

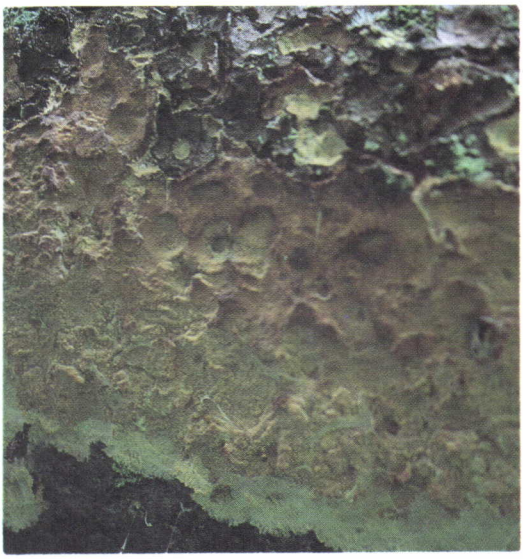


Fig. 6. Barksoppen rynkebarksopp/rynkeskinn (*Phlebia centrifuga*). På undersida sporefangingsnett av en soppmyggart som trolig er spesialisert til denne sopparten. (Ref. F. Midtgaard, pers. medd. Foto: E. Bendiksen.)

*Phlebia centrifuga.* Underneath the basidiocarp is seen a spore-trapping net of an insect species of Mycetophilidae, which probably is specialized to this fungal species. (Ref. F. Midtgaard, pers. comm., Photo E. Bendiksen.)

Også skogbruket må følge opp kravet om å "gjøre alle ledd i statlige og private institusjoner, organisasjoner og næringsliv direkte ansvarlig for miljøkonsekvensene av virksomheten" (sitat St.meld. 46, (1988-89) s.17). Ved restriksjoner eller hensyntaking vil man som regel ikke kunne oppnå det som er maksimalt økonomisk oppnåelig ved fullkommen frihet. Det skal imidlertid ikke glemmes at norsk skogbruk er regulert av betydelige statstilskudd og at Staten har styrt skogbruket til å levere tømmer som tilsvarer industriens behov, på bekostning av nødvendige naturhensyn. Staten subsidierer faktisk hogst i marginale områder med store biologiske verneverdier, områder det normalt ikke ville vært lønnsomt å drive. Det er derfor viktig at også skogbruket selv presser på overfor myndighe-

tene slik at tilskuddene dreies i mer miljøvennlig retning.

## Litteratur


Andersson, P. 1987. *An ecological approach to Polyporaceae species decomposing Norway spruce and Scotch pine in Norra Kvills National Park and neighbouring areas.* Oppgave i ekologisk botanik, avd. för syst. bot., Bot. Inst., Göteborgs Univ.

Arnolds, E. 1991. Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agriculture, Ecosystems and Environment 35:* 209-244.

Bendiksen, E. 1994a. Registrering av biologiske verdier i naturskog basert på en pilotundersøkelse i Oslo kommunes skoger. *NINA Oppdragsmelding 294:* 1-23.

Bendiksen, E. 1994b. Fennoscandian forestry and its effects on the fungus flora, especially with regard to threatened species. *Agarica 12* (I trykk).

Bredesen, B., Gaarder, G. & Haugan, R. 1993. Siste sjanse. Om indikatorarter for skoglig kontinuitet i barskog, Øst-Norge. *Naturvernforbundet i Oslo og Akershus. Rapp. 1/93:* 1-79.

Bredesen, B., Røsok, Ø., Aanderaa, Gaarder, G., Økland, B., R. & Haugan, R. 1994. Vurdering av indikatorarter for kontinuitet, granskog i Øst-Norge. - *Naturvernforbundet i Oslo og Akershus. Rapp. 1994-1:*1-123.

Cederberg, B., Hermansson, J. & Lundqvist, R. (red.) 1993. Nyckelbiotoper i skogarna vid våra sydligaste fjäll. *Skogsstyrelsen Rapp. 1993-5:* 1-54.

DN 1988. Forslag til retningslinjer for barskogsvern. *Direktoratet for naturforvaltning. DN-Rapp. 1988-3:* 1-96.

DN 1992. Truete arter i Norge. Red data list. *Direktoratet for naturforvaltning. DN-Rapp. 1992-6:* 1-96.

Esseen, P.A., Ericson, L., Lindström, H. & Zackrisson, O. 1981. Occurrence and ecology of *Usnea longissima* in Central Sweden. *Lichenologist 13:* 177-190.

Esseen, P.A. & Ericson, L. 1982. Granskogar med långskägglav i Sverige. *Rapp. Statens naturvårdsverk, PM 1513.*

Framstad, E., Bendiksen, E., Flatberg, K.I., Frisvoll, A., Holien, H., Høiland, K., Prestø, T. & Svalastog, D. 1992. Effektene av fragmentering og kvalitetsendring i barskog på kryptogamer. I Solbraa, K. & Grønvold, S. (red.). "Skogøkologi og flersidig skogbruk III. Del A. Truete og sårbare arter". *Skogforsk Rapp. 13/92,* s. 4-15.

Gauslaa, Y., Anonby, J., Gaarder. G., & Tønsberg, T. 1992. Huldrestry, *Usnea longissima,* en sjelden urskogslav på Vestlandet. *Blyttia 50:* 105-114.

Gulden, G., Høiland, K., Bendiksen, E., Brandrud, T.E., Foss, B.S., Jenssen, H.B. & Laber, D. 1992. Macromycetes and air pollution. Mycological studies in three oligotrophic spruce forests in Europe. *Bibl. Mycol. 144:* 1-81.

Hallingbäck, T. 1986. Lunglavarna, *Lobaria,* på retrett i Sverige. *Svensk bot. Tidskr. 80:* 373-381.

Harvey, A.E., Jurgensen, M.F. & Larsen, M.J. 1980. Clearcut harvesting and ectomycorrhizae: survival of activity on residual roots and influence on a bordering forest stand in western Montana. *Can. J. For. Res. 10:* 300-303.

Håpnes, A., Bendiksen, E., Whist, C. & Aanderaa, R. 1993. *Naturregistreringer i skogbestand i Oslo kommunes skoger.* Oslo kommune. Skogvesenet.

Hågvar, S. 1991. Hva er urskog? I Berntsen, B. & Hågvar (red.). *Norsk urskog.* Verdier - trusler - vern. s. 15-28. Universitetsforlaget, Oslo.

Ingelög, T., Thor, G. & Gustafsson, L. 1984 (red.). *Floravård i skogsbruket. Del 2 - Artdel.* Skogsstyrelsen, Jönköping.

Kallio, T. 1970. Aerial distribution of the root-rot fungus *Fomes annosus* (Fr.) Cooke in Finland. *Acta for. fenn. 107:* 1-55.

Karlsson, J., Norén, M. & Wester, J. (red.) 1993. *Nyckelbiotoper i skogen.* Skogsstyrelsen, Jönköping.

Karström, M. 1992. Steget före - en presentasjon. *Svensk bot. Tidskr. 86:* 103-114.

Korsmo, H. 1987. Status over vernet barskog i Norge. *Økoforsk Utredning 1987*:5: 1-41.

Korsmo, H. 1991a. Problems related to conservation of coniferous forest in Norway. *Envir. Conserv. 18:* 255-259.

Korsmo; H. 1991b. Conserving coniferous forest in Norway - a critical time for international environmental obligations. *Ambio 20:* 238-243.

Landbruksdepartementet 1994. *Forskrift om skogbehandling og skogsdrift for skogområder i Oslo og nærliggende kommuner (Marka).* Skogavdelingen.

Niemelä, T. 1971. On Fennoscandian polypores I. *Haploporus odorus* (Sommerf.) Bond. & Sing. *Annls bot. fenn. 8:* 237-244.

Nitare, J. & Norén, M. 1992. Nyckelbiotoper kartläggs i nytt projekt vid Skogsstyrelsen. *Svensk bot. Tidskr. 86:* 219-226.

Olsen, S.R. 1988. *Arealkrav og behov for buffersoner ved vern av urørt barskog.* Dr. scient-avhandl. Norsk inst. for skogforskning, Ås.

Olsen, S.R. & Gauslaa, Y. 1991. Långskägg, *Usnea longissima*, hotad även i södra Norge. *Svensk bot. Tidskr. 85:* 342-346.

Prestø, T. 1994. *Bryophytes on decaying wood in the Urvatnet area, Central Norway, with reviews of population, landscape, and conservation biology.* Cand. scient. Thesis, Univ. Trondheim, unpubl.

Renwall, P., Renwall, T. & Niemelä, T. 1991. Basidiomycetes at the timberline in Lapland 1. *Karstenia 31:* 1-12.

Rose, F. 1976. Lichenological indicators of age and environment continuity in woodlands. I Brown, D.H., Hawksworth, D.L. & Bailey, R.H. (red.) *Lichenology: Progress and problems.* s. 279-307. Academic Press, London.

Schimmel, J. & Granström, A. 1991. Skogsbränderna och vegetationen. *Skog & Forskning 4/91:* 39-46.

Skogsstyrelsen 1994a. *Signalarter i projekt Nyckelbiotoper.* Jönköping (stensiltrykk).

Skogsstyrelsen 1994b. *Instruktion för datainsamling vid inventering av nyckelbiotoper.* Jönköping (stensiltrykk).

Solbraa, K. 1991. Skogøkologi og flersidig skogbruk I. *Skogforsk Rapp. 10/91:* 1-29.
Stokland, J.N. 1991. Barskogsvern: Bevaring av biologisk mangfold i Norge. *Biolog 1991-3/4:* 94-102.
Stokland, J.N. & Framstad, E. 1991. Forvaltningsstrategier for naturvern i barskog. *Fauna 44:* 113-125.
Verdens Naturfond, Oslo og Omland Friluftsråd, Naturvernforbundet i Oslo og Akershus. 1991. *Alternative metoder i skogbruket. Referat fra seminar, Disen gård, 9. oktober 1991.* Stensil.
Zackrisson, O. 1977. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest. *Oikos 29:* 22-32.
Zackrisson, O. & Östlund, L. 1991. Branden formade skogslandskapets mosaik. *Skog & Forskning 4/91:* 13-21.

Tab. 1. Liste over indikatorarter (sopp og makrolav) benyttet i "Siste sjanse"-prosjektet på Østlandet (Bredesen et al. 1994). Kontinuitetsverdi øker fra en til tre stjerner.

List of indicator species (fungi and macrolichens) used in the project "Last Chance" in South-East Norway. Continuity value increases from one to four asterisks.

| | |
|---|---|
| **Vedlevende sopp** | |
| Lappkjuke (*Amylocystis lapponica*) | *** |
| "Taigaskinn" (*Laurilia sulcata*) | *** (?) (voker i fjellskog) |
| "Rynkeskinn" (*Phlebia centrifuga*) (fig.5) | ** |
| Rosenkjuke (*Fomitopsis rosea*) (fig.6) | ** (indre deler, Østl. : *) |
| Harekjuke (*Onnia leporina*) | ** (?) |
| Sprekk-kjuke (*Diplomotiporus crustulinus*) | ** (?) |
| Svartsonekjuke (*Phellinus nigrolimitatus*) | ** |
| Lamellfiolkjuke (*Trichaptum laricinum*) | *-** (?) |
| "Duftskinn" (*Cystostereum murraii*) | ** |
| Granrustkjuke (*Phellinus ferrugineofuscus*) | * |
| Granstokk-kjuke (*Phellinus chrysoloma*) | * |
| Piggbroddsopp (*Asterodon ferruginosus*) | * |
| Kjøttkjuke (*Leptoporus mollis*) | * |
| **Makrolav** | |
| Trådragg (*Ramalina thrausta*) | ** |
| Mjuktjafs (*Evernia divaricata*) | ** |
| Huldrestry (*Usnea longissima*) | ** |
| Skrukkelav (*Platismatia norvegica*) | ** |
| Langt trollskjegg (*Bryoria tenuis*) | ** |
| Kort trollskjegg (*Bryoria bicolor*) | ** (trær), * (berg) |
| Randkvistlav (*Hypogymnia vittata*) | * |
| Granseterlav (*Hypogymnia bitteri*) | * |
| Blæreglye (*Collema nigrescens* coll.) | * |
| Lungenever (*Lobaria pulmonaria*) | * |
| Skrubbenever (*Lobaria scrobiculata*) | * |
| Sprikeskjegg (*Bryoria nadvornikiana*) | * |
| Gubbeskjegg (*Alectoria sarmentosa*) | *(rikelig) |

Blyttia nr. 4 1994

# Algenes opprinnelse og tidlige evolusjon

**Dag Klaveness**

Klaveness, D. 1994. Algenes opprinnelse og tidlige evolusjon. *Blyttia 52*:167-179.

– The origin and early evolution of algae.
The origin and early evolution of algae is briefly reviewed. A phylogenetic tree is constructed and a timescale is tentatively proposed based upon the on-going discussions in the contemporary literature.

*Dag Klaveness, Biologisk Institutt, Universitetet i Oslo. Postboks 1027 Blindern, N-0316 Oslo*

Etter at Goksøyr (1967) og Margulis (Sagan 1967, Margulis 1970, 1981) gjenintroduserte endosymbioseteorien (fig. 1) og vekket interessen for evolusjonære prosesser på cellulært nivå, har framveksten av eksperimentelle, biokjemiske og molekylærbiologiske teknikker gjort det lettere å utføre forskning omkring de primitive organismenes evolusjon. Tidligere var det hovedsakelig komparative morfologiske undersøkelser som lå til grunn for evolusjonsmessige slutninger. Det er spesielt vanskelig å foreta sammenligninger mellom organismer og organismegrupper som har få karakterer og stor variasjon i karakterene, slik tilfellet er hos de euka-

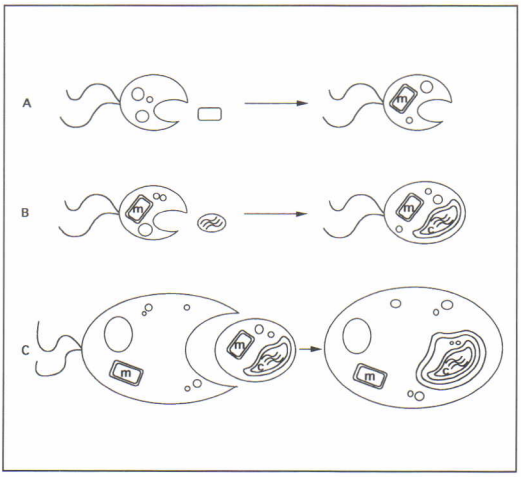



Fig. 1. Endosymbioseteorien i sin enkleste form. Etablering av mitokondrier m (A) og kloroplaster c (B) kan ha skjedd ved at bakterier og blågrønnalger har etablert seg som endosymbionter i opprinnelig fargeløse protozoer. I mange tilfelle har en fargeløs protozo tilegnet seg kloroplaster ved å etablere symbioseforhold med en eukaryot alge (C). Membranforholdene omkring organellene er relikter av disse begivenhetene.

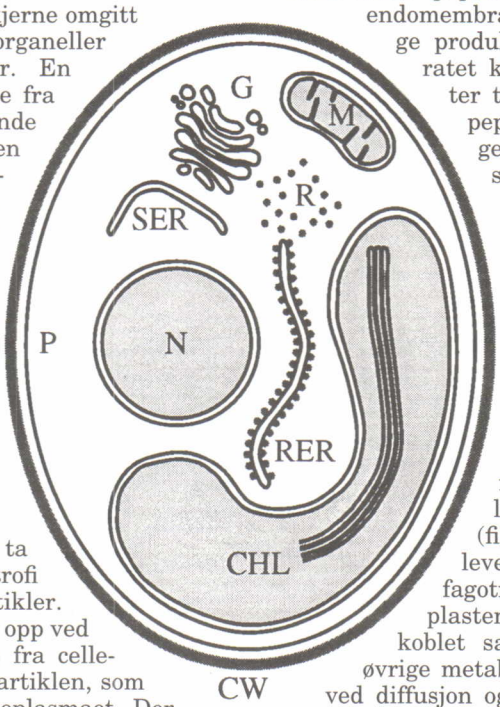
Fig. 1. The serial endosymbiosis theory simply explained. Mitochondria m and chloroplasts c may be successors of procaryote endosymbionts (A,B). In some algae, the chloroplast is a successor of an eukaryote alga (C). The organelle membranes are relics of these very old endosymbioses.

**Noen begreper benyttet i teksten.**

**Endomembransystemet** i cellene omfatter det endoplasmatiske retikulum ("ER") og organeller som er nært knyttet til dette, som Golgi-apparatet. I elektronmikroskop synes det endoplasmatiske retikulum som par av membraner, eller som tubulære strukturer, som bukter seg i cellens cytoplasma. Ribosomer kan være knyttet til membranenes utside ("rough ER"). Endomembransystemet i cellene står for biosyntese av viktige komponenter som proteiner, glycoproteiner og komplekse polysaccharider.

**Endosymbiont** er en betegnelse på en organisme som lever i symbiose med en annen organisme, inne i denne. I én-cellede organismer lever endosymbionten inne i cellen.

**Eukaryot celle** har cellekjerne omgitt av kjernemembran, og organeller avgrenset av membraner. En skjematisert eukaryot celle fra en hypotetisk plante-lignende organisme er vist på figuren til høyre, for å vise de viktigste organellene i cellen. N = cellekjerne, G = Golgi-apparatet, M = mitokondrium, R = ribosomer, SER = endoplasmatisk retikulum uten ribosomer, RER = endoplasmatisk retikulum med ribosomer, CHL = kloroplast, P = plasmalemma, CW = ekstracellulær cellevegg.




**Fagotrofi** er en måte å ta opp næring på. Ved fagotrofi tas næringen opp som partikler. Hos protister tas næringen opp ved at det dannes en vakuole fra celleoverflaten rundt næringspartiklen, som så transporteres inn i cytoplasmaet. Der foregår fordøyelsen ved at enzymer transporteres til nærings-vakuolen. Eventuelle rester støtes ut igjen til celleoverflaten.

**Fermentering** er omdanning av organiske forbindelser til andre organiske produkter, samtidig som små mengder energi frigjøres for biosyntetiske prosesser (som vekst og reproduksjon). Fermenteringsprosessene foregår i cytoplasmaet hos eukaryote celler, prosessene forbruker ikke oksygen (de er anaerobe).

**Fotosyntese** er de biokjemiske prosessene som omdanner karbondioksyd og vann til organisk materiale, med lyset som energikilde. Til dette trengs blant annet pigmenter som kan fange inn lys-energien – klorofyller og hjelpe-pigmenter. Hos eukaryote alger og planter foregår fotosyntesen i kloroplastene.

**Fototrof** er en betegnelse som brukes om organismer som lever av fotosyntese. Ordet betyr "lys-spisende".

**Golgi-apparatet** (dictyosomet) er et organell som finnes i de fleste eukaryote celler og er lett gjenkjennelig i elektronmikroskop. I Golgi-apparatet syntetiseres forskjellige polysaccharider, disse kan kobles sammen med f.eks. peptider som tilføres fra endomembransystemet. De ferdige produkter fra Golgi-apparatet kan være komponenter til celleveggen (f.eks. peptidoglycaner) eller gelé (polysaccharider) som binder celler sammen.

**Kloroplastene** er organeller der fotosyntesen foregår hos eukaryote celler. I følge endosymbioseteorien kan kloroplastene ha oppstått fra primitive blågrønnalgelignende organismer (fig. 1 B) som begynte å leve i symbiose med fagotrofe protister. Kloroplastenes metabolisme er koblet sammen med cellens øvrige metabolisme - dette skjer ved diffusjon og aktiv transport av byggestoffer og produkter gjennom kloroplastmembranene.

**Mitokondriene** er organeller der åndingen (respirasjonen) foregår hos eukaryote celler. Ved denne prosessen forbrukes oksygen (prosessen er aerob) til omsetting av organiske stoffer, og det dannes store mengder kjemisk bundet energi som kan utnyttes til vekst og reproduksjon. Mitokondrienes metabolisme er koblet sammen med cellens øvrige metabolisme som for kloroplastene.

**Prokaryot og eukaryot** – betegnelser for enkle organismer med en primitiv og en mer avansert form for organisasjon. Hos de prokaryote organismene er arvestoffene knyttet til fibriller av DNA som kan gjenkjennes enkeltvis (i elektronmikroskop) nær sentrum av cellen. Fotosyntese og respirasjon er gjerne knyttet til membraner perifert i cellen. Hos de eukaryote organismene er arvestoffet knyttet til DNA organisert i kromosomer, som igjen er organisert innenfor kjernemembranen i en cellekjerne. Fotosyntese og respirasjon er knyttet til særskilte organeller som mitokondrier og kloroplaster.

**Protister** er den felles betegnelsen på primitive planter og dyr som ikke har utviklet seg til flercellede organismer (jfr. "protozoa" som i sin opprinnelige mening bare omfattet encellede dyr, og betegnelsen "protophyta" som tidligere ble brukt om primitive plantelignende organismer). Betegnelsen "Protista" ble tidlig brukt av Margulis (1970, 1981) gjennom hennes modifikasjon av Whittaker's "Five-kingdom System" for alle levende organismer, men ble senere avløst av "Protoctista". Betegnelsene faller nå igjen bort ettersom gruppen deles opp i flere riker (se tekst).

**Respirasjon** er de cellulære prosessene som omdanner organisk materiale til karbondioksyd og vann, samtidig som energi frigjøres. Til dette forbrukes oksygen, prosessen er aerob. Respirasjonsprosessene foregår i mitokondriene hos eukaryote celler.

**Ribosomene** er de organeller i cellen som er ansvarlige for oversettelse av den genetiske informasjonen i "messenger RNA" til aminosyre-sekvenser i proteiner. Ribosomene består av protein og RNA. Størrelsen av ribosomene karakteriseres best ved deres sedimentasjonshastighet i ultrasentrifuge ("Svedberg–enheter", S). De fleste eukaryote organismer har store ribosomer i sitt cytoplasma, 80 S, mens ribosomene hos typiske prokaryoter er mindre, 70 S. Ribosomene kan deles opp i mindre fragmenter som f.eks. 5 S, 16 S og 28 S. Ribonuklein-syrene i hver av disse fragmentene kan sekvenseres.

**Sekvensering** av RNA eller DNA er blitt et viktig hjelpemiddel i genetikk og evolusjonsforskning. Dette betyr at rekkefølgen av nukleotider bestemmes med forskjellige metoder. En mutasjon kan gi seg til kjenne ved at et nukleotide eller et nukleotide-par er byttet ut med et annet – antallet slike forskjeller innenfor et bestemt område (f.eks. i 5S-fragmentet av ribosomene) gir et mål for genetisk avstand når to organismer sammenlignes.

**Vesikler** er en felles betegnelse på membran-avgrensede blærer i cytoplasmaet hos eukaryote celler. Vesiklene kan være runde, vandre i cellen og transportere produkter fra f.eks. Golgi-apparatet, eller de kan være avflatede, permanent plassert i cellens periferi og huse vegg-elementer, f.eks. kiselskjell eller celluloseplater, innenfor plasmalemma.

ryote mikroorganismene – herunder de fleste algene. Med nye teknikker er det nå mulig å foreta sammenligninger av organismer som har svært få homologe morfologiske karakterer, og man kan òg studere slektskap mellom organeller (som kloroplaster) og frittlevende organismer (f. eks. blågrønnalger). Framskritt innenfor geokjemien og paleontologien, som f.eks. gjenkjenning av fossile bakterier og kjemiske spor av deres metabolisme (se Schopf 1983, 1992), har bidratt til å tidfeste evolusjonsprosessene. Idag kan man derfor, med forskjellig grad av sannsynlighet, uttale seg sikrere om den eukaryote (se boks 1) celles opprinnelse, hvordan mer kompliserte celler har oppstått, og i hvilke tidsrom i jordens historie de forskjellige prosessene har pågått. Det er imidlertid store huller i vår kunnskap – et vesentlig resultat av de framskritt som har vært gjort, er å påpeke hvor de sentrale problemstillingene foreligger, og hvilke metoder som må tas i bruk for å komme videre.

I denne behandlingen av de eukaryote algenes opprinnelse følges algenavnkomitéens anbefalinger med hensyn til norske navn på de forskjellige algeklassene (Rueness 1990). Således betegnes også blågrønnalgene og urgrønnalgene konsekvent som "alger", selv om de er prokaryoter og hører til under bakteriene (Eubacteria).

## Begynnelsen

Livets opprinnelse tidfestes til omkring

for 4000 millioner år siden (Woese 1983, Schopf 1992). Da hadde jordkloden stabilisert seg etter akresjonen (kollisjonene imellom større og mindre meteoritter som gikk i bane omkring solen), og overflatetemperaturen var sunket slik at vann kunne kondenseres på jordoverflaten. Allerede på dette meget tidlige tidspunkt i jordens historie var de større vannansamlinger – havene – salte, med en saltholdighet henimot det vi kan måle idag. Daglengden var betydelig kortere enn nå, tidevanns-variasjonene noe større enn idag. Landmassene var granittiske og eksponert for erosjon av nedbør og korroderende vulkanske gasser som kunne løses i regnvannet. Den viktigste forskjellen var allikevel knyttet til fraværet av oksygen, og derfor også mangelen på et atmosfærisk ozonlag som beskyttet jord-

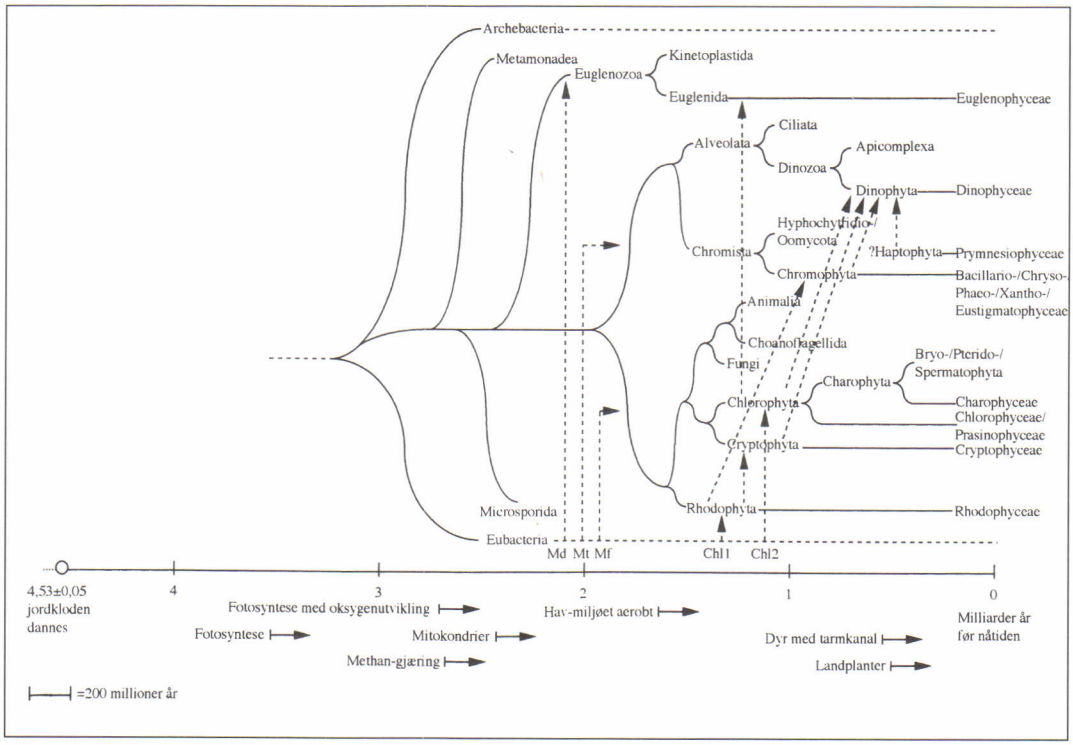



Fig. 2. Et forsøk på å vise de forskjellige alge-klassers opprinnelse i et forenklet fylogenetisk tre der det er lagt særlig vekt på algene og deres forfedre. Navnene er ment som generelle betegnelser uten hensyn til rang, med unntak av de nålevende alger som er betegnet med klassens navn (til høyre i figuren). Md, Mt og Mf betegner forskjellige endosymbiontiske begivenheter som har ført til mitokondrier med discoide (Md), tubulære (Mt) eller flate (Mf) cristae. Chl1 og Chl2 betegner to endosymbiontiske begivenheter der blågrønnalge-lignende organismer i symbiose med forfedre til rødalgene (Rhodophyta) eller grønnalgene (Chlorophyta) har gitt opphav til kloroplaster. Kloroplaster hos de øvrige alger har oppstått ved symbiose mellom eukaryote alger og fargeløse vertsceller (markert med piler). Tidsskalaen er svært omtrentlig og av foreløbig natur fordi det hersker stor uenighet om når forskjellige viktige begivenheter i evolusjonen har funnet sted. Noen grupper av slimsopper og amøber er utelatt for oversiktens skyld (se f.eks. Hinkle & Sogin 1993). Figuren er inspirert av Knoll (1992), Margulis (1992) m.fl.

Fig. 2. A simplified phylogenetic tree illustrating the origin of the extant algal classes. Md, Mt and Mf indicate different symbiotic events leading to mitochondria with discoid, tubular or flat cristae. Chl1 and Chl2 indicate events where blue-green algae may have given rise to chloroplasts, in red or green algae. All other extant algal classes may have aquired their chloroplasts by sequestering eucaryote algae. Some early colourless groups have been omitted for simplicity (see f.ex. Hinkle & Sogin 1993).

overflaten mot ultrafiolett stråling. Livet var derfor kun mulig på beskyttede steder eller i sublittoralsonen under noen meter av et beskyttende vannlag (Schopf et al. 1983).

På et meget tidlig tidspunkt skilte de første prokaryoter seg i to grupper: forfedrene til de to typer av prokaryoter som idag betegnes Archebacteria og Eubacteria. Disse to grenene er fundamentalt forskjellige ut fra genetiske kriterier (Woese 1987). Fra førstnevnte gruppe oppsto en gren hvorfra de eukaryote cellene kan ha utviklet seg. Det er vanskelig å tidfeste de første forgreningene, anslagene varierer fra rundt 3000 millioner (Woese 1983, Vossbrinck et al. 1987, Knoll 1992) til 2000-1500 millioner år før nåtiden (Doolittle et al. 1989, Cavalier-Smith 1991). Hvordan og i hvilke miljøer dette har foregått, er fortsatt vanskelig å diskutere – til det er kunnskapene for fragmentariske. Noen antar at forløperene til de primitive eukaryote organismer har levet under helt spesielle betingelser i varme kilder (Lake 1988). Andre mener at mycoplasma-lignende organismer (Margulis 1970) eller archebakterien *Thermoplasma* (Searcy et al. 1981, Margulis 1992) er brukbare modeller for de eukaryote cellers forfedre.

De tidligste eukaryote organismene antas å ha hatt en avgrenset cellekjerne og et primitivt endomembransystem. Dessuten fantes kontraktile elementer i cytoplasmaet som kunne sørge for kjernedeling, næringsopptak (fagocytose) og muligens også bevegelighet, enten ved amøboid bevegelse eller ved primitive flageller. Opprinnelsen til slike kontraktile polymerer (mikrofilamenter, – fibriller eller mikrotubuli) er sterkt omdiskutert. Endomembransystemet var ikke særlig differensiert (f.eks. intet Golgi-apparat), og de tidlige eukaryoter hadde ikke mitokondrier eller kloroplaster og følgelig heller ikke respirasjon eller fotosyntese. Disse prosessene ble senere introdusert i de eukaryote cellene gjennom endosymbionter (se boks 1) som selv først måtte nå et visst utviklingstrinn.

I fig. 2 er vist en tidsskala som strekker seg fra jordklodens dannelse, for ca. 4530 ± 50 millioner år siden (Hartman et al. 1987) fram til idag. Ovenfor skalaen er tegnet "utviklingens tre" liggende med "roten" til venstre og forgreninger og treets krone imot høyre. Under tidsskalaen er markert endel viktige begivenheter i jordens historie. Alle tidsangivelser og forgreningspunkter er omtrentlige og beheftet med store usikkerheter, men treet gir et visuelt, forenklet bilde av de tidlige utviklingsprosessene på jorden. Bildet vil sikkert kunne modifiseres etterhvert som nye resultater og mindre marginer i tidsangivelsene blir tilgjengelige.

## De tidligste eukaryoter

Nyere molekylærbiologiske data viser at blant de nålevende flagellatene som hører til mikrosporidene (fig. 3) og blant de parasittiske metamonadene (fig. 4) finnes

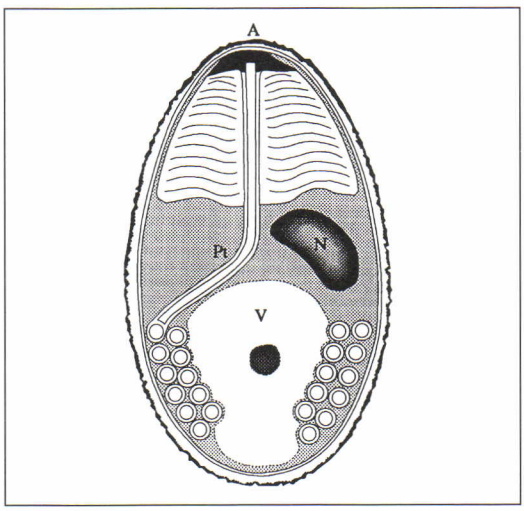



Fig. 3. Microsporida. Skjematisk tegning av det mest karakteristiske stadiet i mikrosporidenes livssyklus, "sporen", etter Lom & Dyková (1992). Øverst (A) er sporen forsynt med et organell for å hefte seg fast i verts-cellen. Deretter kan parasitten trenge inn i verts-cellen ved hjelp av Pt, "polar tube", som skytes ut. V= vakuole. N=kjerne. Mikrosporidene har utviklet seg i meget spesialisert retning og står fylogenetisk sett svært langt fra algene.

Fig. 3. Microsporida. The most prominent part of the microsporidian life cycle, the spore. Anteriorly (A) is a anchoring disc (or polar sac). Pt: polar tube. V: posterior vacuole. N: nucleus. After Lom & Dyková 1992.

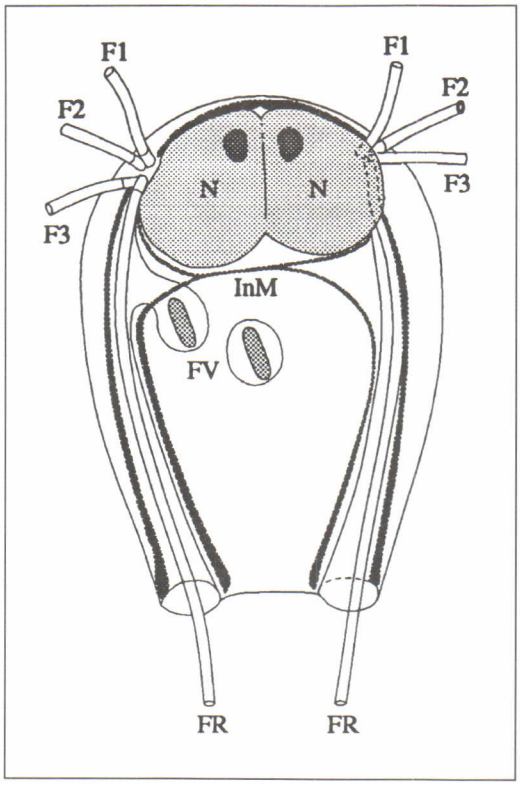



Fig. 4. Metamonadea. Skjematisk tegning av flagellaten *Hexamita inflata* Kudo, etter Brugerolle (1991). Arten er en dobbelorganisme med to kjerner (N) og tilsammen 8 flageller (F1-3, FR). Cellen er støttet opp av fibriller (InM), og tar opp næringspartikler, f.eks. bakterier, i næringsvakuoler (FV). Mange metamonader har også utviklet seg i svært spesialisert retning, men har noen generelle bygningstrekk og flagellene til felles med primitive algeflagellater. Det er intet som tyder på at metamonader har tatt opp endosymbionter og utviklet seg i retning av alger.

Fig. 4. Metamonadea. *Hexamita inflata* Kudo, after Brugerolle (1990). N - nuclei, InM - "infranuclear fibre", bundles of microtubuli proximal to the nucleus; other principal microtubular bundles are indicated. FV - food vacuoles, F1, F2 and F3 - lateral flagella, FR - recurrent flagella.

organismer med svært primitive trekk. Ribosomene hos disse eukaryote organismene står nærmere en prokaryot type (dvs. mer som hos bakterier) enn ribosomene hos de øvrige eukaryoter (Vossbrinck et al. 1987, Sogin et al. 1989). De to organismegruppene er også ellers regnet for primitive, de har et enkelt endomembransystem og mangler mitokondrier. Alle er anaerobe, men noen tåler spor av oksygen (uten å kunne gjøre seg nytte av dette). Idag mener man at begge grupper er etterkommere av de opprinnelige anaerobe former (Cavalier-Smith 1987, Leipe et al. 1993) som aldri har utviklet et komplisert endomembransystem eller respirasjon (ånding). Mikrosporidene og metamonadene stammer fra de tidligste grenene på det eukaryote tre (fig. 2), andre grener kan også ha utviklet seg samtidig, men har siden formodentlig dødd ut.

For omkring 2800–2400 millioner år siden (Knoll 1992) etablerte en gruppe bakterier seg som endosymbionter i noen av datidens eukaryote organismer. Disse bakteriene hadde et enzymapparat som lot seg modifisere for å kunne utføre respirasjon når et overskudd av oksygen ble tilgjengelig (Taylor 1987, Fenchel & Bernard 1993). Fotosyntese av en type

Fig. 5. *Eutreptiella braarudii* Throndsen (Euglenophyceae) – en planktonisk representant for klassen Euglenophyceae. En marin kaldtvannsform.

Fig. 5. *Eutreptiella braarudii* Throndsen, a marine cold-water representative of the class Euglenophyceae.

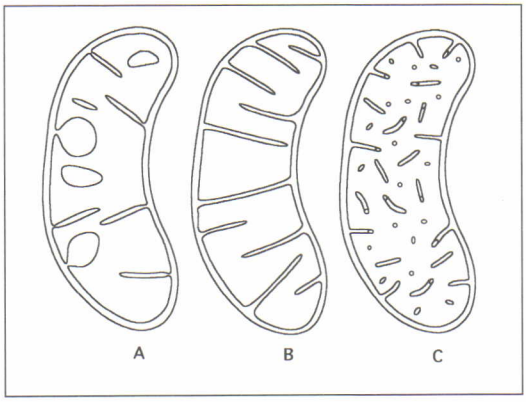



Fig. 6. De tre hovedtyper av mitokondrier slik de kan gjenkjennes i elektronmikroskop. Alle mitokondrier er omgitt av to membraner slik vist på figurene. Den ytterste membranen er glatt og uten foldinger, og er passivt gjennomtrengelig for små molekyler. Den indre membranen har foldinger eller utvekster inn i mitokondriet (kalles "cristae"), membranen er komplisert bygget opp og huser enzymer for respirasjon, ATP-syntese og aktiv transport. Første figur, type A, viser et mitokondrium med "discoide cristae". Merk konstriksjonen ved basis av cristae. Denne typen er karakteristisk for euglenozoa, men finnes også hos noen amøbeflagellater og enkelte slimsopper. Type B viser et mitokondrium med cristae organisert som "hyller" inne i mitokondriet – "platycristate mitochondrium". Denne typen av mitokondrium finnes hos rødalgene, alle grønnalger, planter og dyr, alle de mer avanserte soppene og noen primitive sopp, som Chytridiomycota. Denne typen av mitokondrier kan variere sterkt gjennom livssyklus hos noen organismer, eller i spesielle celler hos mennesket, og nærme seg sterkt til neste type. Type C er et mitokondrium med tubulære cristae – "tubulocristate mitochondrium". Denne typen av mitokondrier finnes hos Chromista og alle organismer avledet derfra, således alle de rent brune algene, de primitive soppene som antas avledet herfra (Oomycota og Hyphochytridiomycota), og hos dinoflagellatene. Noen få organismer har mitochondrier som avviker fra de tre nevnte, og det forventes at flere "familier" av mitokondrier kan gjenkjennes når deres genomer nå kartlegges.

Fig. 6 The three morphological types of mitochondria. Type A, with discoid cristae, is characteristic of the euglenozoa and certain amoeba. Type B, with flat (or "shelf-like) cristae is common in green algae and higher plants, animals and true fungi. Type C, with tubular cristae, is characteristic of the chromists, the dinoflagellates and many protozoa.

der vann ble spaltet i oksygen, hydrogenioner og elektroner oppsto hos blågrønnalge-lignende organismer for minst 2700 millioner år siden (Buick 1992). Det frigjorte oksygen førte til å begynne med til at reduserte forbindelser i jordskorpen ble oksydert. Følgelig ble det ingen markant økning av oksygen i atmosfæren før for omkring 2000 millioner år siden (Kasting 1993). Da kunne organismer med primitive mitokondrier utfolde seg. Siden energi-utbyttet ved aerob metabolisme (respirasjon) er langt større enn ved anaerob metabolisme (fermentering), fikk organismer som kunne respirere en betydelig fordel i kampen for tilværelsen. Organismer med mitokondrier har derfor siden fått vid utbredelse.

Den neste store grenen på de eukaryote organismenes stamme utviklet seg sannsynligvis noe senere (Sogin et al. 1989, Knoll 1992, O'Kelly 1993) og ga opphav til riket Euglenozoa. Denne grenen har siden spaltet seg i minst tre nye grener. Den ene av disse ledet siden fram til de fotosyntetiserende Euglenophyceae (fig. 5) og *Euglena,* men først etter at egnede kloroplast-endosymbionter hadde utviklet seg, i dette tilfellet primitive grønnalger (Gibbs 1978).

Både metamonadene og euglenozoene var antageligvis bevegelige organismer som levde av å spise partikler (bakterier og blågrønne alger). Mens metamonadene aldri har tilegnet seg mitokondrier og er forblitt anaerobe, var euglenozoene kanskje blant de tidligste organismer som hadde symbioseforhold med bakterier som senere utviklet seg til mitokondrier. Euglenozoene har flere særegne trekk som har vært tolket som primitive, og mitokondriene er også av en spesiell type – med "discoide cristae" (fig. 6).

Det forutsettes ofte at begivenheter i evolusjonen er sjeldne, eller kun har forekommet én gang. Opptak av bestemte bakterier og etablering av en endosymbiont som har utviklet seg til mitokondrier har nok vært en sjelden begivenhet, men må ha forekommet flere ganger. Årsaken til denne konklusjonen er de store forskjeller i mitokondrienes indre struktur (Taylor 1976). I tillegg til de særegne mitokondriene hos Euglenozoa nevnt

ovenfor, er det (minst) to hovedtyper til: mitokondrier med flate cristae, og mitokondrier med tubulære cristae (fig. 6). Senere er det blitt klart at det også finnes betydelige genetiske forskjeller blant disse mitokondriene (Woese 1977, 1983).

Lenger opp på treet (fig. 2), plutselig, over en periode på noen få hundre millioner år, skjer en meget rask artsdannelse og utvikling av en rekke nye organismegrupper. Rekkefølgen her er vanskelig å fastsette eksakt – de forskjellige metoder som er brukt gir forskjellige resultater. Imidlertid er det klart at vi har nådd evolusjons-treets krone: det grener seg i flere retninger omtrent samtidig (Perasso et al. 1989, Knoll 1992, Wainright et al. 1993).

Organismene som grenet seg fra evolusjons-treets krone kan først deles i to hovedgrupper: de som har mitokondrier med flate cristae, og de som har mitokondrier med tubulære cristae – disse to typer av mitokondrier kan antas å representere to forskjellige endosymbioseforhold. Kronen på treet kan derfor tenkes å ha delt seg først i to hovedgrener, som deretter begge forgrenet seg raskt. Innenfor den ene grenen fantes forfedrene til dagens rødalger (Rhodophyta), grønnalger (Chlorophyta) og landplanter (Bryo-/Pterido-/Spermatophyta), dyrene (Animalia) og soppene (Fungi). Innenfor den andre grenen fantes forfedrene til alle alger med brunaktige pigmenter (Chromophyta), noen algesopp (Hyphochytridio-/Oomycota – f.eks. tørråtesopp) og kanskje også fureflagellater (Dinozoa) og flimmerdyr (Ciliata).

## Algenes opprinnelse

Ifølge endosymbioseteorien (fig. 1) oppsto kloroplaster fra blågrønnalger. Det er kun rødalgene og de mange forskjellige grener av grønnalgene som kan ha fått sine kloroplaster direkte fra prokaryote organismer. Alle de øvrige algeklasser har antageligvis tatt opp i seg en eukaryot alge som i større ellere mindre grad har tilpasset seg som endosymbiont (Gibbs 1981, Whatley & Whatley 1981). Eksemplene er mange. Cryptophyceae (svelgflagellater) og chlorarachniophycéene (uten norsk navn) har ennå rester av den eukaryote endosymbiontens kjerne og ribosomer (Greenwood 1974, Gillott & Gibbs 1980, Hibberd & Norris 1984). Hos chromofyttene (f.eks. chrysophyceer – gullalger) er også disse blitt redusert: kun membranene er tilbake (Cavalier-Smith 1986).

Noen nålevende fargeløse protister representerer "søstergrupper" til alger – dette betyr at de har et felles opphav og at begge grener har overlevet fram til idag (fig. 7). Innenfor gullalgene (Chrysophyceae), fureflagellatene (Dinophyceae) og svelgflagellater (Cryptophyceae) er det mulig å identifisere sannsynlige søstergrupper. Mange algegrupper mangler slike fargeløse søstergrupper fordi de selv har utviklet seg fra alger. For noen algeklasser er det uklart om de har utviklet seg fra en fagotrof (se boks 1) protist som har tatt opp i seg en fototrof (se boks 1) endosymbiont, eller om de representerer en videreutvikling fra andre alger. Klassen Prymnesiophyceae

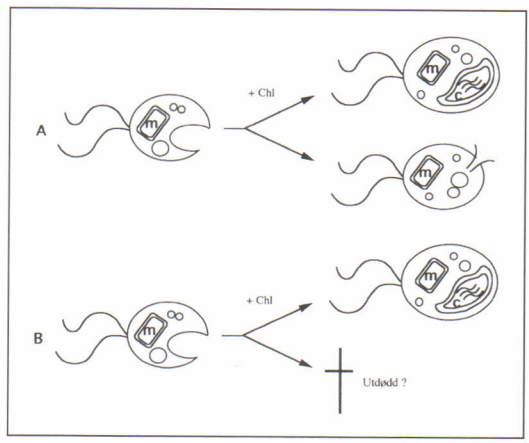



Fig. 7. Fargeløse søstergrupper til algene oppstår ved at fargeløse etterkommere etter den felles forgjenger utvikler seg videre (A, nederst), paralellt med alge-formen (den med kloroplast). Innenfor noen grupper er de fargeløse søstergrupper kanskje utdødd (B).

Fig. 7. Colourless sister groups of alga (A) may have developed in parallell from the common ancestor, and are easily seen when compared to extant algae. In other cases (B), a colourless sister group may have existed but has become extinct.

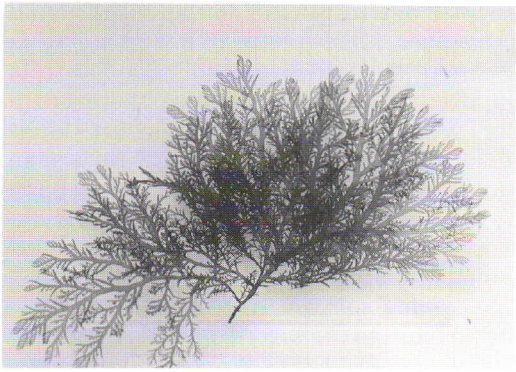


Fig. 8. *Plocamium cartilagineum* (L.) Dixon, en rødalge som hos oss forekommer i sjøen på 5–30 m dyp. Foto: J. Rueness.

Fig. 8. *Plocamium cartilagineum* (L.) Dixon, a marine red alga commonly found at 5–30 m depth.

(svepeflagellater) er en slik klasse med uklar opprinnelse (Bhattacharya et al. 1992).

Rødalgenes opprinnelse og plassering i et fylogenetisk system er fortsatt et av de vanskeligste problemer. Rødalgene (fig. 8) oppfattes tradisjonelt som en gammel gruppe: de mangler flageller og flagellrøtter, har helt særegne strukturer i sitt mitoseapparat, og kloroplaster som har store likheter med blågrønnalger. De har utviklet seg svært langt, både i thallusoppbygging og i reproduksjon. Det finnes idag ingen fagotrofe eller opprinnelig fargeløse organismer som kan identifiseres som søstergruppe til rødalgene. Følgelig mangler en av de sterkeste indikasjonene på at fagotrofe organismer kan ha gitt opphav til rødalger ved endosymbiose. Mens Hori & Ozawa (1987), basert på sekvensering av "verts"-cellens 5S rRNA, konkluderte med at rødalgene måtte være blant de tidligste organismene som hadde avgrenet seg fra eukaryotenes stamme, kom Perasso et al. (1989), basert på sekvensering av 28S rRNA, og Bhattacharya et al. (1990), basert på sekvensering av 16S rRNA, til en annen konklusjon: rødalgene må ha oppstått sent sammen med de øvrige algene i utviklings-treets krone. Disse teoretikere mener følgelig at flageller er tilbakedannet og forsvunnet hos rødalgene. Samtidig må de særegne trekk ved mitosen osv. ha utviklet seg. Så spesielle som rødalgene faktisk er, er det ikke underlig at en ny hypotese om direkte overgang fra blågrønnalger til rødalger (uten symbiose) igjen er lansert (Seckbach 1987) – dette er en ny variant av eldre hypoteser om gradvise forandringer fra prokaryoter til eukaryoter ("direct filiation"–hypoteser, f.eks. Chadefaud 1974, Cavalier-Smith 1975). Det er ingen selvfølge at rødalgene fortsatt regnes til planteriket sammen med grønnalgene –.

Det finnes heller ingen fagotrofe organismer som kan identifiseres som parallelt utviklede søstergrupper til grønnalgene. Selv om kloroplastene hos grønnalgene ikke har så store likhetstrekk med blågrønnalger som kloroplastene hos rødalger, synes allikevel grønnalge-kloroplastene å ha oppstått fra prokaryote endosymbionter, enten fra blågrønnalger eller fra de svært nærstående proklorofytter (Lewin 1981, Morden & Golden 1989). Grønnalgene er en meget stor og heterogen gruppe, og de nærmeste organismer som med sikkerhet har opprinnelige fagotrofe representanter, er svelgflagellatene (Cryptophyceae) – som har samme type mitokondrier men helt forskjellige kloroplaster (jfr. også Douglas et al. 1991, Sitte 1993, McFadden et al. 1994). Også de særegne glaucocystophyceene (Kies 1992) er slektninger til grønnalgene, men her er ingen representanter fagotrofe idag og det er et mysterium hvorfor de fototrofe endosymbiontene ("kloroplastene") har beholdt sin blågrønnalge-karaktér. De tidlige grønnalgene er selve grunnstammen i planteriket og har gitt opphav til flere grener hvorav én har ledet fram til landplantene (se Graham 1993 for detaljer).

Dinoflagellatenes opprinnelse er problematisk fordi denne gruppen har, som rødalger, mange spesielle trekk hvorav noen ansees som primitive (f.eks. kjernematerialets oppbygning). I analyser av genetisk materiale grupperer dinoflagellatene seg nær flimmerdyrene (ciliatene) og Apicomplexa (Gajadhar et al. 1991, Wainright et al. 1993) som er obligate parasitter (malariaparasitten hører hjemme her). Disse gruppene har morfologiske karakterer felles, nemlig avflatede vesi-

kler (se boks 1) under plasmamembranen ("corticale alveoli"). Cavalier-Smith (1991, 1993) har derfor foreslått et eget "under-rike" ("infrakingdom", "parvkingdom") for disse gruppene, Alveolata. Gruppen grener seg fra eukaryotenes stamme nær opptil kronen på treet, men kommer i mange analyser tidlig ut. Det kan derfor tenkes at Alveolata bør få en egen gren og ikke inkluderes blant de øvrige chromistene (se nedenfor – dette forutsetter imidlertid at de tubulochristate mitochondriene (fig. 6) er polyfyletiske). Fotosyntetiserende dinoflagellater har hentet kloroplaster fra vidt forskjellige eukaryote algeklasser, således finnes svelgflagellater, gullalger, grønnalger og svepeflagellater som kloroplaster hos dinoflagellater. Hos noen fototrofe dinoflagellater har reduksjonen av endosymbionten gått svært langt og selv antallet membraner rundt kloroplasten er redusert til det minimale for en funksjonell kloroplast, nemlig bare to hos *Dinophysis* (Schnepf & Elbrächter 1988). De fototrofe dinoflagellater har fargeløse søstergrupper som har utviklet seg svært langt (f.eks. *Noctiluca* – kjent for å forårsake morild). Dinoflagellatene er den gruppen av alger som best kan illustrere endosymbioseteoriens mangfoldige muligheter. Dinoflagellatene regnes å tilhøre riket "Protozoa", som nå har fått en snevrere avgrensning (Cavalier-Smith 1991, 1993, Corliss 1994).

Euglenophyceene er den andre klassen av alger som nå regnes til riket "Protozoa" i henhold til Cavalier-Smith (1991, 1993) og Corliss (1994). Euglenophyceene skiller seg lite fra dinoflagellatene med hensyn til mangfoldighet i sine næringsstrategier el.l., men står fylogenetisk sett kanskje langt fra dinoflagellatene (fig. 2).

Tabell 1. Inndelingen av alle levende organismer i 7 riker, etter Whittaker (1969), Cavalier-Smith (1991) og Corliss (1994). De organismer vi kaller alger, finnes i 4 av rikene når blågrønnalger og urgrønnalger regnes med. Riket "Monera" omfatter Archebacteria og Eubacteria (herunder blågrønnalger) i fig. 2, riket "Archezoa" omfatter microsporidene og metamonadene. Jfr. for øvrig inndelingen i tabellen med forgreningene i fig. 2.

Table 1. A seven-kingdom classification of living organisms, after Whittaker (1969), Cavalier-Smith (1991) and Corliss (1994). Algae are found in four of the seven kingdoms.

| Rike | Norsk navn, evt. alternativ | Algeklasser i riket |
|---|---|---|
| Monera | (prokaryoter) | Cyanophyceae<br>Prochlorophyceae |
| Archezoa | ? | Ingen |
| Protozoa | Ur-dyrene | Euglenophyceae<br>Dinophyceae |
| Chromista | ? | Bacillariophyceae<br>Chrysophyceae<br>Phaeophyceae<br>Xanthophyceae<br>Eustigmatophyceae<br>Prymnesiophyceae<br>Cryptophyceae (!!) |
| Fungi | Sopp-riket (soppene) | Ingen |
| Plantae | Plante-riket (plantene) | Chlorophyceae<br>Prasinophyceae<br>Charophyceae<br>Rhodophyceae |
| Animalia | Dyre-riket (dyrene) | Ingen |

"Chromista" betegner her (på fig. 2) forfedrene til alle brune alger med særskilte ultrastrukturelle trekk (kloroplaster omgitt av 4 membraner, og flageller med tredelte hår). Ved analyse av RNA skiller de nålevende representanter for Chromista seg tydelig ut i stam-treets krone (Bhattacharya et al. 1992). Chromistene har utviklet seg svært langt som alger, men har aldri etablert seg på land på tross av svært avansert morfologi og formering (hos f.eks. tang- og tareartene blant brunalgene). Noen chromister har formodentlig mistet kloroplastene (eller aldri fått dem) og gitt opphav til soppgrupper (Oomycota og Hyphochytridiomycota) som tidligere ble gruppert sammen med andre primitive sopp som "algesopper". Disse er altså ikke særlig nær beslektet med de egentlige soppene ("Fungi" i Fig. 2). Cavalier-Smith (1991) har med god grunn foreslått Chromista som eget rike.

Algene er altså slett ikke en monofyletisk gruppe. Tabell 1 gir totalt 7 forskjellige riker hvori alle levende organismer kan klassifiseres. Alger finnes innenfor 4 av disse. De fotosyntetiserende organismer vi idag kaller alger (unntatt blågrønnalgene), er en heterogen samling av organismer som har oppstått fra 6-9 forskjellige heterotrofe organismer (Moestrup 1992, O'Kelly 1993) som har gått inn i symbiose med fototrofe prokaryoter eller eukaryoter. Symbiosen har vært nøkkelen til evolusjonær innovasjon og forutsetningen for alle eukaryote algers opprinnelse. Det er skrevet mange gode oversiktsartikler om temaet nylig, f.eks. Sitte (1993), Whatley (1993), O'Kelly (1993).

Det mest interessante blir nå å finne fram til de forskjellige verts-organismer gjennom deres heterotrofe etterkommere hvis slike fortsatt finnes, dvs. mulige fargeløse søstergrupper til noen av våre nålevende alger. Videre må det fastslåes hvilke algeklasser som har utviklet seg fra andre alger og ikke direkte fra fargeløse protister som har tatt inn i seg fototrofe endosymbionter.

## Takk

Takk til Jan Rueness, Klaus Høiland og Finn Wischmann for konstruktive kommentarer til manuskriptet, og til Grethe R. Hasle for tips om litteratur.

## Referanser

Bhattacharya, D., Elwood, H.J., Goff, L.J. & Sogin, M.L. 1990. Phylogeny of Gracilaria lemaneiformis (Rhodophyta) based on sequence analysis of its small subunit ribosomal RNA coding region. *J. Phycol. 26:*181-186.

Bhattacharya, D., Medlin, L., Wainwright, P.O., Ariztia, E.V., Bibeau, C., Stickel, S.K. & Sogin, M.L. 1992. Algae containing chlorophylls a+c are paraphyletic: molecular evolutionary analysis of the Chromophyta. *Evolution 46:* 1801-1817.

Brugerolle, G. 1991. Cell organization in free-living amitochondriate heterotrophic flagellates. In: Patterson, D.J. & Larsen, J. (red.); *The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates,* 133-148. The Systematics Association, Special Volume No. 45. Clarendon Press, Oxford. 505 pp.

Buick, R. 1992. The antiquity of oxygenic photosynthesis: evidence from stromatolites in sulphate-deficient Archaean lakes. *Science 255:* 74-77.

Cavalier-Smith, T. 1975. The origin of nuclei and of eucaryotic cells. *Nature 256:* 463-468.

Cavalier-Smith, T. 1986. The kingdom Chromista: Origin and systematics. *Progr. Phycol. Res. 4:* 309-347.

Cavalier-Smith, T. 1987. Eucaryotes without mitochondria. *Nature 326:* 332-333.

Cavalier-Smith, T. 1991. Cell diversification in heterotrophic flagellates. I: Patterson, D.J. & Larsen, J. (red.): *The biology of free-living heterotrophic flagellates,* 113-131. The Systematic Association, Special Vol. 45. Clarendon Press, Oxford. 505 s.

Cavalier-Smith, T. 1993. Kingdom Protozoa and its 18 phyla. *Microbiol. Rev. 57 (4):* 953-994.

Chadefaud, M. 1974. Possibilité d'une origine non symbiotique de la cellule des Eucaryotes. *C.R. Acad. Sci. Paris D 278:* 3079-3081.

Corliss, J.O. 1994. An interim utilitarian ("user-friendly") hierarchical classification and characterization of the protists. *Acta Protozool. 33:* 1-51.

Doolittle, R.F., Anderson, K.L. & Feng, D-F. 1989. Estimating the procaryote-eucaryote divergence time from protein sequences. In: Fernholm, B., Bremer, K. & Jörnvall, H. (red.): *The hierarchy of life. Molecules and morphology in phylogenetic analysis,* pp. 73-85. Exerpta Medica, Elsevier Science Publishers B.V. 499 s.

Douglas, S.E., Murphy, C.A., Spencer, D.F. & Gray, M.W. 1991. Cryptomonad algae are evolutionary chimaeras of two phylogenetically distinct unicellular eucaryotes. *Nature 350:* 148-151.

Fenchel, T. & Bernard, C. 1993. Endosymbiontic purple non-sulphur bacteria in an anaerobic cilia-

ted protozoon. *FEMS Microbiology Letters 110:* 21-25.

Gibbs, S.P. 1978. The chloroplasts of Euglena may have evolved from symbiotic green algae. *Can. J. Bot. 22:* 2883-2889.

Gibbs, S.P. 1981. The chloroplasts of some algal groups may have evolved from endosymbiotic eucaryotic algae. *Ann. N.Y. Acad. Sci. 361:* 193-208.

Gillott, M.A. & Gibbs, S.P. 1980. The cryptomonad nucleomorph: its ultrastructure and evolutionary significance. *J. Phycol. 16:* 558-568.

Goksøyr, J. 1967. Evolution of eucaryotic cells. *Nature 214:,* 1161.

Graham, L.E. 1993. *Origin of land plants.* John Wiley & Sons, Inc. 287 s.

Greenwood, A.D. 1974. The Cryptophyta in relation to phylogeny and photosynthesis. *Abs. no. 32, 8th Int. Congr. E.M. Canberra:* 566-567.

Hartman, H., Lawless, J.G. & Morrison, P. 1987. *Search for the universal ancestors. The origins of Life.* Blackwell Scientific Publications. 142 s.

Hibberd, D.J. & Norris, R.E. 1984. Cytology and ultrastructure of Chlorarachnion reptans (Chlorarachniophyta divisio nova, Chlorarachniophycea classis nova). *J. Phycol. 20:* 310-330.

Hinkle, G. & Sogin, M.L. 1993. The evolution of the Vahlkampfiidae as deduced from 16S-like ribosomal RNA analysis. *J. Euk. Microbiol. 40 (5):* 599-603.

Kasting, J.F. 1993. Earth's early atmosphere. *Science 259:* 920-926.

Kies, L. 1992. Glaucocystophyceae and other protists harbouring procaryotic endocytobionts. In: Reisser, W. (red): *Algae and symbioses: plants, animals, fungi, viruses, interactions explored,* 353-377. Biopress Ltd., Bristol. 746 pp.

Knoll, A.H. 1992. The early evolution of eucaryotes: a geological perspective. *Science 256:* 622-627.

Lake, J.A. 1988. Origin of the eucaryotic nucleus determined by rate-invariant analysis of rRNA sequences. *Nature 331:* 184-186.

Leedale, G.F. 1974. How many are the kingdoms of organisms? *Taxon 23:* 261-270.

Leipe, D.D., Gunderson, J.H., Nerad, T.A. & Sogin, M.L. 1993. Small subunit ribosomal RNA+ of Hexamita inflata and the quest for the first branch in the eucaryotic tree. *Molecular and Biochemical Parasitology 59:* 41-48.

Lewin, R.A. 1981. Prochloron and the theory of symbiosis. *Ann. N.Y. Acad. Sci. 361:* 325-329.

Lom, J. & Dyková, I. 1992. *Protozoan parasites of fishes.* Elsevier. 315 pp.

Margulis, L. 1970. *Origin of eucaryotic cells.* Yale University Press, New Haven. 349 s.

Margulis, L. 1981. *Symbiosis in cell evolution.* W.H. Freeman and Company, San Francisco. 419 pp.

Margulis, L. 1992. Biodiversity: molecular biological domains, symbiosis and kingdom origins. *BioSystems 27:* 39-51.

Margulis, L. 1993. *Symbiosis in cell evolution. Microbial communities in the Archean and Proterozoic Eons.* Second Edition. W.H. Freeman and Company, New York. 452 pp.

McFadden, G.I., Gilson, P.R. & Hill, D.R.A. 1994. Goniomonas: rRNA sequences indicate that this phagotrophic flagellate is a close relative of the host component of cryptomonads. *Eur. J. Phycol. 29:* 29-32.

Moestrup, Ø. 1992. The algal classes. In: Watanabe, M.M. (red.): *Proc. of the symposium on culture collection of algae,* Tsukuba, Japan, Feb. 15, 1991. National Institute for Environmental Studies, Japan. 75 s.

Morden, C.W. & Golden, S.S. 1989. psbA genes indicate common ancestry of prochlorophytes and chloroplasts. *Nature 337:* 382-385.

O'Kelly, C.J. 1993. Heterotrophic protists and the origins of photosynthetic eucaryotes: an updated summary. *The Korean J. Phycol. 8 (2):* 99-108.

Perasso, R., Baroin, A., Qu, L.H., Bachellerie, J.P. & Adoutte, A. 1989. Origin of the algae. *Nature 339:* 142-144.

Rueness, J. 1990. Norske algenavn. *Blyttia 48:* 57-63.

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

Schnepf, E. & Elbrächter, M. 1988. Cryptophyceanlike double membrane-bound chloroplast in the dinoflagellate, Dinophysis Ehrenb.: Evolutionary, phylogenetic and toxicological implications. *Botanica acta 101:* 196-203.

Schopf, J.W. 1983. *Earth's earliest biosphere. Its origin and evolution.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 543 pp.

Schopf, J.W. 1992. *Major events in the history of life.* Jones & Bartlett Publishers, Boston/London. 190 s.

Schopf, J.W., Hayes, J.M. & Walter, M.R. 1983. Evolution of earth's earliest ecosystems: recent progress and unsolved problems. In: Schopf, J.W. (red): *Earth's earliest biosphere. Its origin and evolution,* 361-384. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 543 pp.

Searcy, D.G., Stein, D.B. & Searcy, K.B. 1981. A mycoplasma-like Arcaebacterium possibly related to the nucleus and cytoplasm of eucaryotic cells. *Ann. N.Y. Acad. Sci. 361:* 312-321.

Seckbach, J. 1987. Evolution of eucaryotic cells via bridge algae. The Cyanidia connection. In: Lee, J.J. & Fredrick, J.F. (red.), *Endocytobiology III. Ann. N.Y. Acad. Sci. 503:* 424-437.

Sitte, P. 1993. Symbiogenetic evolution of complex cells and complex plastids. *Europ. J. Protistol. 29:* 131-143.

Sogin, M.L., Gunderson, J.H., Elwood, H.J., Alonso, R.A. & Peattie, D.A. 1989. Phylogenetic meaning of the kingdom concept: an unusual ribosomal RNA from Giardia lamblia. *Science 243:* 75-77.

Sogin, M.L., Edman, U. & Elwood, H. 1989 b. A single kingdom of eukaryotes. In: Fernholm, B., Bremer, K. & Jörnvall, H. (red.): *The hierarchy of life. Molecules and morphology in phylogenetic analysis,* pp. 133-143. Exerpta Medica, Elsevier Science Publishers B.V. 499 s.

Taylor, F.J.R. 1976. Flagellate phylogeny: a study in conflicts. J. *Protozool. 23:* 28-40.

Taylor, F.J.R. "Max" 1987. An overview of the status of evolutionary cell symbiosis theories. In: Lee, J.J. & Fredrick, J.F. (red.): Endocytobiology III. *Ann. N.Y. Acad. Sci. 503:*1-16.

Vossbrink, C.R., Maddox, J.V., Friedman, S., Debrunner-Vossbrinck, B.A. & Woese, C.R. 1987.

Ribosomal RNA sequence suggests microsporidia are extremely ancient eucaryotes. *Nature 326:* 411-414.
Wainright, P.O., Hinkle, G., Sogin, M.L. & Stickel, S.K. 1993. Monophyletic origin of the metazoa: an evolutionary link with fungi. *Science 260:* 340-342.
Whatley, J.M. 1993. The endosymbiotic origin of chloroplasts. *Int. Rev. Cytol. 144.*
Whatley, J.M. & Whatley, F.R. 1981. Chloroplast evolution. *New Phytol. 87:* 233-247.
Whittaker, R.H. 1969. New concepts of kingdoms of organisms. *Science 163:* 150-160.
Woese, C. 1977. Endosymbiosis and mitochondrial origins. *J. Mol. Evol. 10:* 93-96.
Woese, C.R. 1983. The primary lines of descent and the universal ancestor. In: Bendall, D.S. (red.): *Evolution from molecules to men,* 209-233. Cambridge University Press. 594 s.
Woese, C. 1987. Bacterial evolution. *Microbiol. Rev. 51:* 221-271.

# BOKANMELDELSE

## Baltisk flora

*Flora of the Baltic countries.* Bind 1. Red. av L. Laasimer, V. Kusk, L. Tabaka og A. Lekavicius. Tartu 1993. 362 s. + kart. Pris USD 40.

Denne trebindsfloraen utgis av vitenskapsakademiene i Estland, Latvia og Litauen. Esterne har hatt ansvaret for faglig fullføring og for teknisk produksjon av første bind, men mangel på både personell og trykkemidler gjør at de neste to bindene står i fare for ikke å bli avsluttet og publisert. Det er bl.a. av den grunn viktig at første bind blir solgt og får spredning, slik at støtte og midler tilføres de botaniske miljøene i de baltiske landene. Med det stadig tettere samkvemmet mellom Norden og Baltikum tror jeg både amatør- og fagbotanikere, og faginstitusjoner i nordiske land vil kunne ha glede og nytte av den baltiske floraen.

"Flora of the Baltic countries" har ingen bestemmelsesnøkler. Den er en annotert oversikt over karplantefloraen i de baltiske landene - hjemlige, efemære og naturaliserte - ordnet på samme måte som vår egen "Lid". Første bind omfatter kråkefotplanter til og med soldogg (*Drosera*). En full artsbeskrivelse omfatter vitenskapelig navn, synonymer, artens navn i de tre baltiske språkene, kort morfologisk karakteristikk (livsform, størrelse, blomstringstid), utbredelse og økologisk karakteristikk. All tekst gis på engelsk og russisk.

For nordiske botanikere som ønsker å bli kjent med Baltikum er det særlig verdifullt at floraen er utstyrt med ca 50 sider (100 sider inkludert den russiske teksten) som omfatter en fysisk-geografisk beskrivelse av Baltikum (geologi, geomorfologi, klima, jordsmonn), områdets plantedekke beskrevet regionvis og et avsnitt om naturvern, inklusive en liste over taksa som er vernet eller som står i landenes "røde lister". Innledningskapitlene avsluttes med en oversikt over habitattyper som anvendes i floraen; her får man en kjapp oversikt over viktige plantesamfunn. Bind 1 avsluttes med en artsindeks og med fem kart som viser hovedtrekkene i landenes geobotaniske distrikter, geologi, klima, jordsmonn og vegetasjon. Dette er til å bli klokere av.

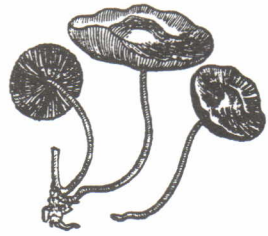
Innbindingen er svak; det lønner seg å straks sørge for forsterkning av den limte ryggen.

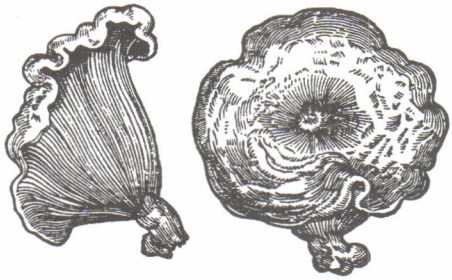
Første bind av "Flora of the Baltic countries" kan skaffes ved henvendelse til professor Jaanus Paal, Tartu University, Institute of Botany and Ecology, Lai 40, EE 2400 Tartu, Estland. Hvordan betaling best kan skje er foreløpig uavklart. Jeg kan også påta meg å formidle kjøp og betaling.

*Eli Fremstad*

**Finn-Egil Eckblad**

# *Sopp i Norge før i tiden*





Boken handler om hva sopp har vært brukt til i Norge.

Vi blar tilbake i tiden, til den første bruk av sopp: Berserkenes beruselse? Ballspill for middelalderens jomfruer og herremenn? Eller fantes det i forhistorisk tid en mystisk, forlengst glemt fluesoppdyrkelse også i Norge?

Finn-Egil Eckblads studier av tradisjon og bruk av sopp i gammel tid er samlet i denne boken.

127 sider, svart/hvitt ill., kr. 250,- + porto.

Bestilles fra:
**SOPPKONSULENTEN A/S**
Lyngveien 3, 1430 ÅS

# Tilbud til Nordiske Botanikere

Nordic Journal of Botany kan nu, fra vol. 14 1994, tilbydes i subskription til enkeltpersoner for 850 DKK.
(Prisen for institutioner er 1700 DKK).

Nye subskribenter kan samtidig vælge 3 årgange af Nordic Journal of Botany vols. 1-10 gratis og frit tilsendt.

Endvidere kan nye subskribenter købe alle tidligere årgange af Nordic Journal of Botany for 500 DKK pr. vol. (frit tilsendt). - Så hvorfor ikke bestille et komplet sæt?

❑ Jeg ønsker at subskribere fra vol. 14, 1994 til 850 DKK

❑ Jeg ønsker følgende 3 vols. gratis:

❑ Jeg ønsker at købe følgende vols. til en pris af 500 DKK per vol.

Navn:_____

Adresse:_____

Jeg ønsker at betale med kreditkort:
❑ American Express
❑ Visa
❑ Master
❑ Eurocard
❑ JCB

Kort no._____

Udløbsdato:_____ Beløp:_____

Underskrift:_____ Dato:_____

**Sendes til** Council for Nordic Publication in Botany
Botanisk Museum
Gothersgade 130
1123 København K
Danmark

BLAD

Returadresse:
Universitetsforlaget
Kundeservice Tidsskrift
Postboks 2959 Tøyen
0608 Oslo, Norge

BLYTTIA 4/94 ÅRGANG 52

**Tore Ouren**
Ballastplanter og mølleplanter som spirte etter graving i jorden **149**
Ballast plant and grain mill plants which appeared after soil was dug out

**Halvor B. Gjærum**
Rustsoppen *Puccinia lagenophorae* funnet i Norge **155**
The rust fungus *Puccinia lagenophorae* found in Norway

**Egil Bendiksen**
Sopp og lav - indikatororganismer for gammelskog med stort artsmangfold **159**
Fungi and lichens - indicator organisms for old forests with high species diversity

**Dag Klaveness**
Algenes opprinnelse og tidlige evolusjon**167**
The origin and early evolution of algae´

Bokanmeldelser **153, 154, 157, 179**

*Forsidebilde:*
*Sauetang (Pelvetia canaliculata) på strandberg (Vestvågøy i Lofoten) representerer de nærmeste cromist-riket er kommet landplantene. Les mer om algenes opprinnelse og evolusjon i Dag Klaveness´ artikkel inne i heftet.*
*Foto: Klaus Høiland*