

Det finns tillfällena i livet som Catarina Rydin aldrig glömmer. Som den där dagen, bland dammiga samlingar i Berlins naturhistoriska museum, när den första otvetydiga släktingen till *Welwitschia mirabilis* plötsligt låg där mitt framför ögonen. Eller den där kvällen på en grekisk taverna, när hon och hennes kollegor plötsligt insåg varför det inte verkade vara någon ordning på *Ephedra foemineas* pollinationsperiod. Den kopplar ju pollinationen till månens faser...

Gnetales – ett litet fönster mot en svunnen värld

CATARINA RYDIN

Livet som forskare är speciellt. Vardagen består av ett oräkneligt antal slit-samma och ibland riskfyllda timmar, i fält, i labbet och framför datorn.

Inte sällan med misslyckade experiment och fallerade hypoteser som resultat. Den består också av otaliga nervösa framträdanden där forskaren lägger fram sina teser muntligt eller skriftligt, inte sällan med stark kritik som följd. Så vad driver oss? För mig handlar det om en nyfikenhet som aldrig tar slut.

Varför då? Hur då? När då? Men också ett ständigt ifrågasättande. Är det verkligen så här? Skulle det kunna vara på något annat sätt? Kan den etablerade sanningen i själva verket vara fel? Belöningen är de där unika tillfällena när man plötsligt förstår hur det hänger ihop, eller inser att man är något nytt och spännande på spåren.

Ett svunnet ekosystem

Min forskning har främst kretsat kring gamla växtgrupper med lång evolutionär historia och intressanta fossil att studera. Den grupp jag främst arbetat med är växtordningen Gnetales (figur 1), ett slags gymnospermer med sin storhetstid bakom sig. Idag finns få arter inom gruppen och de anses ofta udda, konstiga och svåra att förstå

sig på. Anledningen är nog att de utgör en liten rest av levnadssätt och utseenden som annars inte finns kvar på jorden längre.

Mångfalden inom gruppen var betydligt större under dinosaurietiden krita och då, för ungefär 120 miljoner år sedan, fanns de också i fler miljöer än nu, miljöer som idag domineras av blomväxter. Det som är så spännande med Gnetales är att de utgör ett litet fönster genom vilket vi kan få en glimt av sedan länge svunna ekosystem.

Blomväxternas kusiner eller missförstådda barrträd?

Även om arterna i Gnetales är få och tämligen okända, i alla fall på våra breddgrader, så är de välkända bland forskare därför att de trots vara blomväxternas närmaste släktingar. Blomväxternas ganska plötsliga inträde i vegetationen tidigt under krita-tiden (för kanske cirka 135 miljoner år sedan), har länge förvånat och förbryllat. Var kom de ifrån? Vilka är deras närmaste släktingar?

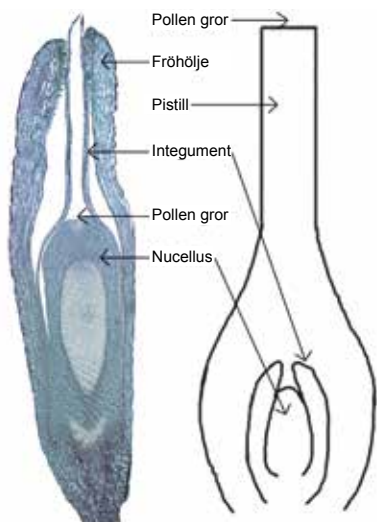
Gnetales diskuteras ofta i sammanhanget eftersom de verkar dela flera unika egenskaper med blomväxterna. Ett exempel är omslutande strukturer runt fröämnena, som finns både hos blomväxter i form av pistil-



FIGUR 1. Representanter för ordningen Gnetales. **a)** *Welwitschia mirabilis* finns bara i Namib-öknens i sydvästra Afrika. Den infällda bilden visar welwitschians hankottar. **b)** Efedrasläktet *Ephedra* lever i torra områden på norra halvklotet och i Sydamerika. Infällda bilder visar mogna honkottar av *E. likiangensis* och *E. frustillata*. **c)** Släktet *Gnetum* växer som lianer eller träd i regnskogar i tropiska områden.

FOTO: Frida Stångberg, Catarina Rydin, Ida Trift & Chen Hou.

Representatives of Gnetales. **a)** *Welwitschia mirabilis* is only found in the Namib Desert. **b)** *Ephedra* inhabit arid regions in the northern hemisphere and S. America. **c)** *Gnetum* are lianas or trees found in tropical rainforests.



FIGUR 2. Jämförelse mellan honliga reproduktionsorgan hos Gnetales (vänster) och blomväxter (höger). Gnetales har fröhöljen runt sina fröämnen. Dessa är öppna upptill och som hos alla gymnospermer ligger fröämnet öppet och oskyddat mot omgivningen. Gnetales fröhöljen har ibland jämförts med blomväxternas pistill men pistillen är en stängd struktur som bildar en fysisk barriär runt fröämnen. FOTO OCH TECKNING: Catarina Rydin. Fotot reproduceras med tillstånd från The Botanical Journal of the Linnean Society (Rydin m.fl. 2010). Comparison between the female reproductive organs in Gnetales (left) and in flowering plants (right).

ler och hos Gnetales i form av så kallade fröhöljen (figur 2). Ett annat exempel är ”äkta” kärl, vattenledade vävnad som är mer effektiv än den hos andra fröväxter.

Likheterna mellan Gnetales och blomväxterna är många och länge tog man för givet att det berodde på nära släktskap. Men är det verkligen så? Om man tittar noga och detaljerat så visar det sig ofta att likheterna inte är så särskilt stora (se exemplet i figur 2). Frågan har egentligen aldrig besvarats med säkerhet, men troligen beror likheterna mellan Gnetales och blomväxter på slumpen, eller på att likartade drivkrafter påverkat evolutionen i samma riktning parallellt hos båda grupperna. Vilken växt skulle inte ha fördel av effektivare vattenupptag? Eller ett

fysiskt skydd för de unga fröämnen? Baserat på analyser av DNA-data (t.ex. Rydin & Korall 2009, Xi m.fl. 2013) växer helt andra teorier fram, nämligen att Gnetales snarare är ett slags missförstådda barrträd.

På spaning efter de äldsta spåren

Länge visste man väldigt lite om Gnetales evolutionära historia, men på senare år har antalet beskrivna fossil fullkomligt exploderat. Fossila representanter av gruppen har nu hittats på i stort sett alla nuvarande kontinenter, men nästan bara i områden som då låg nära ekvatorn, och bara från ett med geologiska mått mätt mycket kort tidsintervall (Rydin & Hoorn 2016). Under något tiotal miljoner år under mellersta krita, för cirka 115–125 miljoner år sedan, fanns en omfattande variation och mångfald inom Gnetales som vida översteg den vi ser idag. Baserat på meso- och megafossil (fossiliserade frön och större växtdelar) verkar det som om Gnetales dyker upp plötsligt, och ungefär samtidigt som de äldsta blomväxterna man känner till. Fast det finns även äldre spår av Gnetales, främst i form av spridda pollen (mikrofossil).

De flesta Gnetales-arter har mycket speciella ribbade pollen (figur 3) som man lätt känner igen och sådana pollen finns dokumenterade från betydligt äldre bergarter än tidig krita. Dock vet man ingenting om hur de växter såg ut som producerade dessa pollen och Gnetales äldsta historia är okänd. Kanske har vi ännu inte hittat några rester av de växter som producerade ribbade pollen före tidig krita. Eller så känner vi inte igen dem som medlemmar av Gnetales, kanske för att de har bara vissa egenskaper gemensamma med nutida medlemmar av gruppen.

Det finns ett fossil som tyder på att så kan vara fallet, nämligen *Palaeognetaleana* (Wang 2004), en glest förgrenad kotte funnen i 270 miljoner år gamla sediment i Kina. Fossiliet är svårtolkat och har en egendomlig bland-



FIGUR 3. Pollenkorn hos Gnetales. *Welwitschia* (vänster) och *Ephedra* (mitten och höger) har ribbade pollenkorn men kan skiljas genom att *Welwitschia* har en tydlig svaghetszon, en apertur, i form av en långsgående fördjupning. *Ephedra*-pollen kan gro genom att vilken som helst av de många skårorna spricker upp.

Inom *Ephedra* finns två pollentyper, där den ena är ursprunglig och evolutionärt äldst (mitten). Insektspollinerade arter representerar de äldsta förgreningarna inom *Ephedra* och de har alltid den äldre pollentypen. De vindpollinerade arterna i den evolutionärt yngre huvudgruppen har ofta (men inte alltid) den evolutionärt yngre pollentypen (höger). FOTO: Catarina Rydin. Foton reproduceras med tillstånd från Grana (Rydin & Friis 2005) och *Annals of Botany* (Rydin m.fl. 2006a).

Pollen grains in Gnetales. Both *Welwitschia* (left) and *Ephedra* (middle and right) have polylicate pollen grains but *Welwitschia* also has a distinct sulcus. Insect-pollinated species in *Ephedra* always have the evolutionary older pollen type (middle).

ning av egenskaper. Hur man än försöker placera det släktskapsmässigt så blir resultatet motsägelsefullt. Till exempel har kotten spiralställda delar medan Gnetales alltid har en strikt motsatt eller kransställd förgrening. Men de ribbade pollenkornen som fanns i kotten går inte att ta miste på och fossilet utgör med all sannolikhet en viktig pusselbit i Gnetales äldsta historia, även om vi ännu inte förstår exakt hur.

Mångfaldsexplosion under krita

Gnetales som vi känner dem idag finns alltså dokumenterade som så kallade megafossil först under tidig krita. När det gäller dessa

fossil är det ingen tvekan om att de ingår i Gnetales, även om det ibland kan vara svårt att säga mer än så. Relationen till nutida arter i Gnetales förblir ibland oklar. Ett exempel är *Friedsellowia* (Löwe m.fl. 2012), en säv-liknande växt med flikiga basala blad och reproduktiva ax på de långa stjälkarna, funnen i cirka 115 miljoner år gamla sediment i nuvarande Brasilien.

Friedsellowia levde på ett sätt som ingen av dagens gnetaler gör, i vattenbrynet av en sjö, på ungefär samma sätt som vass och säv gör nu. Exakt hur den är släkt med övriga arter i Gnetales är okänt; den måste tillhört en del av Gnetales släkttrod som inte längre finns kvar.

Ett utseende som bara en forskare kan älska

Nutida medlemmar av Gnetales delas in i tre släkten: *Ephedra*, *Gnetum* och *Welwitschia*. *Ephedra* och *Welwitschia* är inga växter man odlar för deras skönhets skull. *Welwitschian* har faktiskt kallats världens fulaste växt med sin konstiga, låga cafébords- eller trattformiga stam och de två kontinuerligt växande bladen som med tiden blir både trasiga och gråbruna i de yttre delarna (figur 1a). Den enda arten i släktet växer enbart på en av de torraste och mest ogästvänliga platserna på jorden, Namiböknen i sydvästra Afrika.

Släktet *Ephedra*, som för övrigt utgör det botaniska ursprunget till det centralstimulerande ämnet efedrin, utgörs av spretiga buskar med mycket små blad som växer i torra områden på norra halvklotet och i Sydamerika (figur 1b). Fotosyntesen sker i de gröna grenarna. Det finns 50–60 arter som överlag är lika varandra. Artbestämning är därför mycket svårt, och omöjligt utan tillgång till kottarna och information om ursprungsland och växtsätt.

Vissa arter blir mycket stora buskar som ibland klänger i annan vegetation. Andra är låga med ett krypande, glest mattbildande

växtsätt. Ytterligare andra arter bildar mycket små solitära plantor i utsatta områden, till exempel på Asiens bergstoppar.

Många *Ephedra*-arter får köttiga kottar som blir vackert röda, gula eller vita vid frömodnaden (figur 1b). Trots det får nog släktet *Gnetum* stå för skönheten inom ordningen (figur 1c). De cirka 40 arterna lever oftast som lianer i tropiska regnskogar världen över. Att hitta dem i fält är svårt, dels för att det ibland kan kräva klättring upp i regnskogens trädtoppar, men också för att de i vegetativt tillstånd ser ut som vilka blomväxter som helst med sina stora vackra blad. På grund av den motsatta förgreningen misstas de ofta för blomväxter av familjen Rubiaceae. Men de karaktäristiska ax-likna kottarna är mycket speciella (figur 1c), och under pollinationsfasen förstår man genast att detta inte är någon blomväxt. Vid frömodnaden blir det svårare igen, i alla fall för ett otränat öga, för då blir det yttre fröhöljet köttigt rött eller gult, vilket får kottarna att likna vindruvsklasar eller plommon på ax.

Welwitschia – unik nu, mainstream under krita

Släktet *Welwitschia* består idag bara av en enda art, welwitschia *Welwitschia mirabilis*, en märklig och långlivad växt som alltså bara finns i Namiböknen. Den är förmodligen en av få växter i världen som har egen vägvisning (figur 4a). Den upptäcktes relativt sent i den botaniska historien och även om forskaren som beskrev welwitschian år 1863 (J. D. Hooker, föreståndare för Kew Gardens i London) genast insåg att den ingår i Gnetales och delar nyckelkaraktärer med släktena *Ephedra* och *Gnetum*, så är welwitschian mycket speciell och på många sätt botaniskt unik.

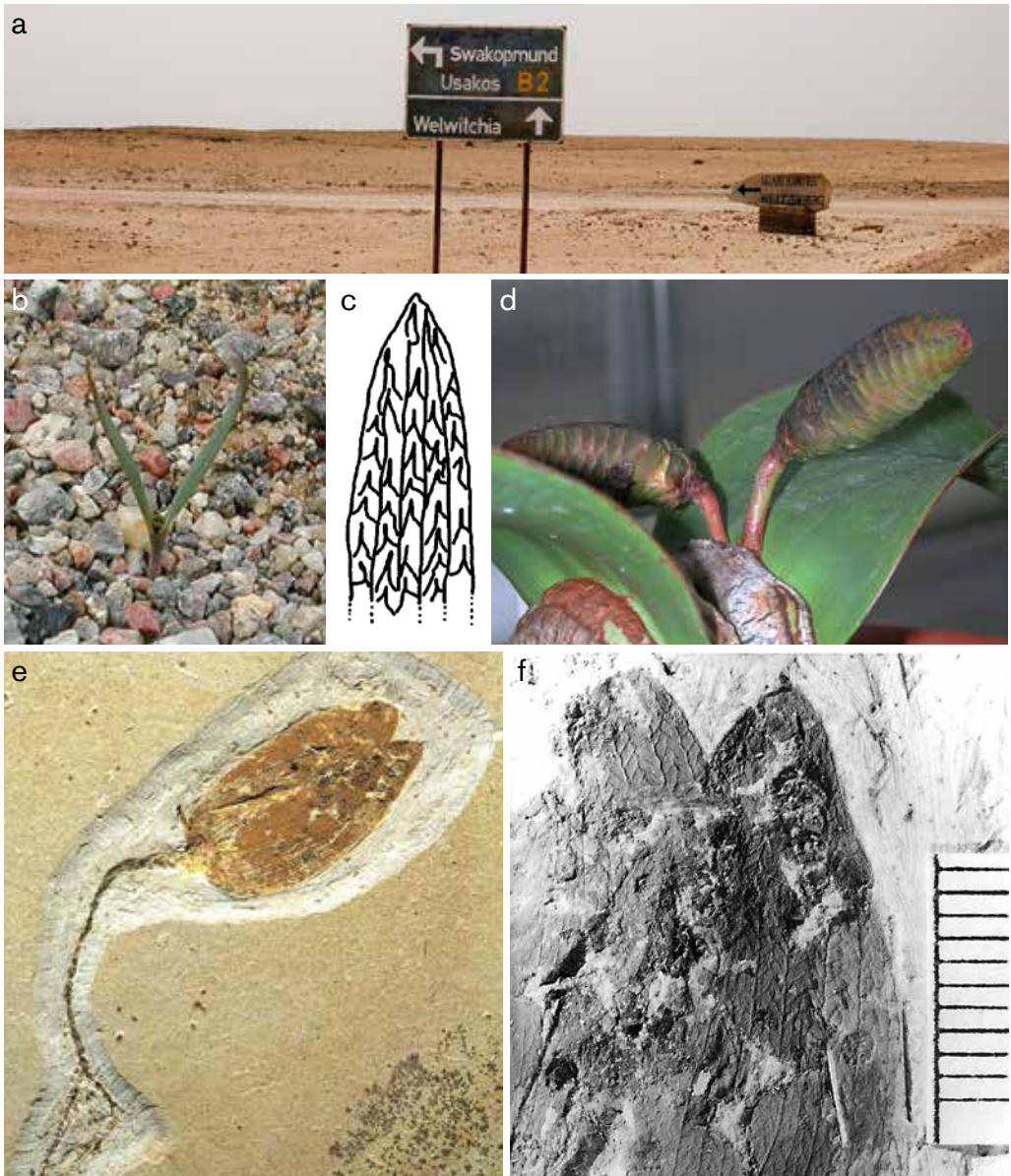
Det underliga utseendet beror på att toppskottet vissnar tidigt i växtens liv. På grund av detta bildas endast några få bladpar varav det sista alltså måste användas för

fotosyntesen under resten av växtens långa liv. Det åstadkoms genom att en ny tillväxtzon bildas vid bladbasen vilket gör att bladen kan fortsätta växa oupphörligt. Det finns också många andra egenskaper hos welwitschian. Bladen har till exempel ett Y-format nervatur-mönster som inte liknar någon annan växt (figur 4c), och den saknar de typiska ökenanpassningar man hittar hos torktåliga blomväxter. Hur den trots det klarar sig på en av världen torraste och hetaste platser kräver en egen artikel.

Länge kände man inte heller till några utdöda släktingar; även historiskt var welwitschian lite av en udda fågel. Men numera står det klart att welwitschian tillhör en växtgrupp som var betydligt större under krita, och det var den unika nervaturen som först ledde forskningen på området framåt. På 1980-talet upptäcktes till exempel ett fossil i Nordamerika som hade tendenser till Y-formad nervatur (Crane & Upchurch 1987).

Men *Cratonia cotyledon* (Rydin m.fl. 2003), en liten fossiliserad groddplanta från tidig krita med exakt samma konstiga Y-nervatur (figur 4e, f) som welwitschia, blev det första riktigt säkra beviset för att welwitschian inte alltid varit den enda arten i sin grupp. Senare har många fler släktingar upptäckts, många av dem från samma lokal i östra Brasilien. De flesta verkar ha haft ett helt normalt tillväxtmönster med toppstillväxt och sidogrenar, men vi kan ändå förstå att de tillhör welwitschians utvecklingslinje eftersom deras kottar delar unika egenskaper med welwitschian.

Dock har ett ännu obeskrivet fossil faktiskt samma bisarra utseende som vår nutida welwitschia, med cafébords-formad stam som verkar ha stannat i toppstillväxten, och med bara några få blad av samma avlånga form som welwitschians. Fossiliet visar att det unika tillväxtmönstret funnits hos fler arter, arter som levde för över hundra miljoner år sedan. Under krita var kanske



FIGUR 4. **a)** *Welwitschia mirabilis* är en av få växter med egen väghänvisning. **b)** *Welwitschia* som groddplanta med hjärtbladen kvar, **c)** rekonstruktion av dess unika bladnervatur, och **d)** en honplanta med två permanenta blad och kottar. På de två nedersta bilderna (**e, f**) ser vi *Cratonia cotyledon* (Gnetales), en fossil groddplanta från tidig krita (ungefär 115 miljoner år gammal). *Cratonia* uppvisar samma unika bladnervatur som dagens *welwitschia*.

FOTO: Per-Ola Karis, Ida Trift och Catarina Rydin. Foton på *Cratonia cotyledon* reproduceras med tillstånd från the Royal Society (Rydin m.fl. 2003). *Welwitschia*'s nervatur tecknad efter information i Rodin (1953).

a) *Welwitschia mirabilis* is one of few plant species with their own road sign. b) Seedling of *W. mirabilis* with its two cotyledons, c) a reconstruction of its unique venation, and d) a female plant with the two permanent leaves and cones. e, f) A 115 million-year-old seedling of *Cratonia cotyledon* showing the same venation as *Welwitschia*.

welwitschians utseende varken särskilt unikt eller konstigt.

Det finns också fossil som är svårare att förstå men som förmodligen är närmare släkt med welwitschia än med någon annan nutida växt. Welwitschian är uppenbarligen den enda överlevande representanten för en stor grupp växter som levde i det som idag är Afrika och Sydamerika innan Atlanten sprack upp. Om vi tittar på en världskarta från fossilens tid så ser vi att den sydamerikanska fossillokalen där bland annat *Cratonia* hittades ligger nästan sida vid sida med det som är welwitschians nuvarande växtplats i Afrika, centralt belägen i Gondwana, kritaperiodens stora sydliga kontinent.

Gnetum – det historiskt okända tropiska elementet

Släktet *Gnetum* omfattar ett fyrtiotal arter, varav de flesta finns i Sydostasiens låglandsregnskogar (figur 5). Ett antal gnetumarter finns också i tropiska Sydamerika och Afrika. Artavgränsningar och taxonomi är förvånansvärt dåligt utredda, säkerligen delvis på grund av att de lever i otillgängliga områden och ofta klänger högt upp i annan vegetation. Det är ett stort arbete att rätta till detta och vi har bara börjat.

Baserat på omfattande fältarbete och analys av molekylära data för kinesiska arter (Hou m.fl. 2016) har vi bland annat kommit fram till att av de elva lianbildande gnetumarter som är beskrivna från området är det bara relevant att erkänna sex. Övriga namn är synonymer till dessa. Liknande studier måste göras i fler delar av *Gnetums* utbredningsområde innan man kan säga om resultaten ska tolkas som att antalet arter i släktet är betydligt färre än rådande taxonomiska arbeten gör gällande.

Det finns mycket få fossila spår av *Gnetum*, om alls några, vilket försvårar studier av släktets evolutionära historia. En tänkbar kandidat är *Siphonospermum* (Rydin & Friis 2010) från tidig krita. Fossilerna delar flera

reproduktiva egenskaper med *Gnetum*, men de båda skiljer sig också åt på flera punkter. Mer fossilfynd från *Gnetums* utvecklingslinje skulle vara mycket intressant, och är något som paleobotanister håller utkik efter, både i fält och bland redan insamlade fossil.

Grupperns evolutionära historia kan dock även spåras via analyser av molekylära data och släktskapsträd. Historiska artbildnings- och utdöendeprocesser lämnar spår efter sig, spår som kan tolkas med hjälp av moderna analysmetoder. Våra analyser visar bland annat att den första förgreningen i de nutida gnetumarternas släktskapsträd skedde under sen krita, för cirka 80 miljoner år sedan (Hou m.fl. 2015), alltså innan det stora meteoritnedslaget vid kritaperiodens slut.

Baserat på släktskapsmönstren ser det ut som om artbildningar skedde som en följd av den stora Gondwana-kontinentens uppsplittring. Tidigare har man trott att *Gnetum* var betydligt yngre, och dess närvaro på tre stora kontinenter separerade av stora oceaner förklarades då med långdistansspridning, även om det var oklart exakt hur dessa spridningar kunde ske. De nya resultaten antyder istället att *Gnetum* redan fanns på alla dessa kontinenter innan arterna separerades från varandra vid mitten av krita.

Ephedra – överlevare med fantastisk historia

Längst har vi dock kommit med forskningen på släktet *Ephedra* (figur 6). Baserat på information från både pollen och större fossil står det klart att efedraliknande växter fanns i stor variation och omfattning under krita. Vissa fossil kan med säkerhet knytas till nutida *Ephedra* eftersom de delar unika egenskaper. Det gäller främst förkolade frön (figur 6f) som hittats både i nuvarande Europa och Nordamerika (*Ephedra portugallica* och *E. drewriensis*) (Rydin m.fl. 2006a).

Dessa frön är mycket små och måste undersökas i svepelektronmikroskop men de är så välbevarade att de ofta kan studeras



FIGUR 5. Släktet *Gnetum*. a) Unga honkottar av *Gnetum catasphaericum*; b) bladen hos *G. luofuense*; c) mognande frön hos *G. montanum*; d) unga hankottar hos *G. parvifolium*.

FOTO: Chen Hou.

a) Young female cones of *Gnetum catasphaericum*; b) leaves of *G. luofuense*; c) maturing seeds in *G. montanum*; d) young male cones of *G. parvifolium*.

på cellnivå. De visar att detaljer i nutida efedrors kottar och pollen också finns hos cirka 120 miljoner år gamla fossil. Liksom *Welwitschias* Y-formade nervatur har alltså dessa strukturer bevarats i princip oförändrade sedan tidig krita. Men många efedra-liknande fossil är inte bevarade på samma

detaljerade sätt och är därmed svåra att placera taxonomiskt, trots att vissa av dem har en slående övergripande likhet med nutida arter. Andra skiljer sig från nutida efedror på olika sätt. Åtminstone vissa av dessa fossil, till exempel de som beskrivits under namnet *Liaoxia* (Rydin m.fl. 2006b), är troligen nära



FIGUR 6. Släktet *Ephedra*. **Överst.** *Ephedra foeminea*, hankotte med sterila honliga strukturer (a), och honkotte (b). **Mitten.** *Ephedra distachya*, hankotte utan sterila honliga strukturer (c), och honkotte (d). **Nederst.** Nutida efedrafrö i genomskärning där fröhöljet syns som den yttersta strukturen (e), och fossilit efedrafrö (*E. portugallica*) från tidig krita med ribbmönstrade pollenkorn i pollenslangskanalen (mikropylen) (f). FOTO: Kristina Bolinder och Catarina Rydin. Reproducerade med tillstånd från Botanical Journal of the Linnean Society och Proceedings of the National Academy of Sciences, USA (Rydin m.fl. 2004, Bolinder m.fl. 2016). **Top.** *Ephedra foeminea*, male cone with sterile female structures (a), and female cone (b). **Middle.** *Ephedra distachya*, male cone without female structures (c), and female cone (d). **Bottom.** Recent *Ephedra* seed in cross-section (e), and fossilized *E. portugallica* seed with pollen grains visible in the micropyle (f).

släkt med *Ephedra*, men om de avgörande egenskaperna inte har bevarats så kan man inte vara helt säker. De skulle också kunna vara ett slags kusiner till *Ephedra*, arter som tillhör nu utdöda släktlinjer inom Gnetales.

Diversiteten kraschar – flaskhals i populationen

Mot mitten av krita minskar mångfalden inom *Ephedra* lika plötsligt och dramatiskt som den ökade några tiotals miljoner år tidigare. Detta visar sig tydligt både genom att mängden pollen i sedimenten minskar dramatiskt världen över (Crane & Lidgard 1989), men också via en fullständig avsaknad av megafossil från slutet av epoken tidig krita och fram till våra dagar (Rydin & Hoorn 2016). Konkurrens från blomväxter är en möjlig förklaring; nedgången sammanfaller tidsmässigt med en stark ökning av mångfalden inom blomväxterna, men frågan om varför mångfalden inom *Ephedra* verkar krascha vid mitten av krita är inte säkert besvarad.

I min forskargrupp har vi intresserat oss mer för en annan aspekt av saken, nämligen hur *Ephedra* kunde återhämta sig så pass att de ändå överlevde till våra dagar. Våra preliminära data visar att mångfalden inom *Ephedra* verkar nå botten efter gränsen mellan krita och paleogen, i efterdyningarna av meteoritnedslaget för 66 miljoner år sedan. Pollendata vi analyserar just nu antyder att *Ephedra* ökar igen med början först för cirka 45 miljoner år sedan och ökningen sker från mycket låga nivåer.

Analyserna är inte klara men det står redan helt klart att *Ephedra* genomgått en flaskhals-period då mångfalden var mycket begränsad. Flaskhalsteorin stöds inte bara av fossil utan också av molekyllära data och det faktum att den genetiska variationen inom nutida *Ephedra* är mycket liten. Så den stora frågan för oss är alltså hur de kunde överleva. Varför dog inte *Ephedra* ut som så många andra organismgrupper gjorde efter

den stora katastrofen vid krita-periodens slut? *Ephedra* var redan starkt tillbaka-trängda innan meteoritnedslaget och utifrån våra preliminära data ser det ut som om de länge stod på utrotningens brant.

Pollinationsbiologin – spännande och avgörande

Pollination är en förutsättning för växters förökning och är alltså oerhört viktigt, även för samhället. Processen finns både hos gymnospermer och angiospermer, och har troligen existerat under dryga 350 miljoner år. Ibland tänker vi kanske omedvetet på blomväxterna som ”avancerade och insektpollinerade”, och på gymnospermer som ”primitiva och vindpollinerade”. Men verkligheten passar inte in i sådana enkla generaliseringar. Pollinationen hos *Ephedra* har överraskande visat sig vara betydligt mer komplex och intressant än vi anade från början. Med tanke på att de är gymnospermer, inte blomväxter, att gruppen är liten, och att nutida arter ser snarlika ut, kunde man förväntat sig att alla arter pollineras på samma sätt, och kanske på ett ganska enkelt och ospecialiserat sätt med hjälp av vinden. Men så är det alltså inte.

Vi började intressera oss för *Ephedras* pollination därför att det finns en utseendemässig skillnad mellan arterna inom släktet som vi ansåg viktig och som förde tankarna till pollinationsbiologi. Kunde skillnaden i hankottarnas struktur (figur 6a, c) tyda på att olika pollinationsmekanismer förekommer inom *Ephedra*? Idén var egentligen osannolik (eftersom gruppen är så liten och alla arter överlag är så lika), men vi kunde inte släppa tanken på hankottarnas olika utseende och de funktionella konsekvenser detta borde få. Så trots att det var ett kostsamt riskprojekt beslöt vi oss för att undersöka saken och vi spenderade flera fältsäsonger i norra Grekland där två arter med olika sorters hankottar växer sida vid sida: *Ephedra distachya* och *Ephedra foeminea* (figur 6a–d).

Och vilka spännande saker vi upptäckte! Visst var det så att det finns flera olika pollinationsmekanismer inom *Ephedra* (Bolinder m.fl. 2016). *Ephedra distachya* är vindpollinerad, liksom de flesta arter i släktet, men *Ephedra foeminea* pollineras av insekter. Vi återkommer till det. De vindpollinerade arternas pollen kan flyga längre än den insektpollinerade artens pollen, och det visade sig bero på luftigare pollenvägar (Bolinder m.fl. 2015). Vindpollinerade arter skapar också en mycket specialiserad aerodynamisk miljö kring sina honkottar (Niklas & Buchmann 1987). Vindströmmar som bildas runt honkotten fångar upp pollenkornen och leder dem till den pollenmottagande ytan. Processen ökar chansen för lyckad vindpollination avsevärt och är så effektiv att arters eget pollen kan väljas ut medan främmande pollen sorteras bort. Sammantaget visar de här resultaten med all tydlighet att vindpollination kan vara både komplext och specialiserat. Att se vindpollination per definition som något passivt eller primitivt är helt fel.

Lika fel är det att tänka på insektpollination som något som bara finns hos blomväxter. Våra experiment visade tydligt att *Ephedra foeminea* är insektpollinerad. Dess pollenkorn har en kompakt vägg som gör dem tunga, och deras tendens att klumpa ihop sig gör dem ännu sämre på att flyga långt. Och när vi hindrade insekter tillträde till *Ephedra foemineas* honkottar upphörde reproduktionen nästan helt (Bolinder m.fl. 2016). I laboratoriet testade vi också om *Ephedra foemineas* honkottar ger upphov till pollen-fångande vindströmmar runt sig, som är fallet med de vindpollinerade arterna, men dessa aerodynamiska effekter saknas helt hos den insektpollinerade *Ephedra foeminea* (Bolinder m.fl. 2015). Istället har den en mängd specialiseringar som behövs för effektiv insektpollination, till exempel klibbiga pollenkorn, och attraktionsmedel att erbjuda hos både han- och honplantor.

En avgörande faktor för alla djurpollinerade växter är ju att ha något att locka och belöna pollinatörer med. För Gnetales kompliceras detta ytterligare av att växterna är dioika, det vill säga har skilda han- och honplantor (figur 6). Pollinatörerna måste alltså lockas till både hanplantor och honplantor. Det är här artskillnaderna vad gäller hankottens struktur kommer in i bilden. För att förklara det behöver vi gå till botten med vad gymnospermi egentligen betyder och vilka konsekvenser det får för växtens reproduktion.

Naken och sårbar

Gymnosperm betyder nakenfröig och speglar det faktum att gymnospermer saknar en fysisk barriär runt fröämnet (figur 2). Hos blomväxter är ju fröämnet inneslutet i en stängd pistill (figur 2) och pollenkornen gror utanför. Hos gymnospermer ligger fröämnet öppet. Även om Gnetales har omslutande strukturer (fröhöljen; figur 6e) är dessa inte helt stängda som en pistill är. Hos gymnospermer tar sig pollenkornen alltså hela vägen in i fröämnets inre och gror där.

Pollenkornen kommer vanligen in med hjälp av en vätska som utsöndras från fröämnet och bildar en så kallad pollinationsdroppe (figur 6a, b, d). Pollen fastnar på droppen och sjunker sedan in i fröämnet. Detta är en urgammal mekanism som finns hos både nutida och utdöda gymnospermer. Otroligt nog har den pågående pollinationsprocessen dokumenterats hos ett 300 miljoner år gammalt fossil; ett fossiliserat fröämne med en bevarad pollinationsdroppe som fångat upp pollen (Rothwell 1977). Fossiliet utgör en fantastisk forntida ögonblicksbild av gymnospermi som visar att huvuddragen i processen var desamma då som nu.

Systemet är elegant i sin enkelhet men har också en betydande svaghet. Öppenheten (se den öppna mikropyltuben i figur 2 vänster) som gör att pollenkornen kan komma ända in i fröämnet gör att även potentiella

hot som svampsporer och bakterier har fritt tillträde till fröämnet. Därför har gymnospermer försvarsmekanismer i pollinationsdropparna. Hos de barrträd där man tidigare undersökt saken sker försvaret med hjälp av specifika försvarsproteiner i dropparna (se t.ex. O’Leary m.fl. 2007), men när vi skulle dokumentera vilka försvarsproteiner som finns i *Ephedras* pollinationsdroppar visade det sig att de nästan helt saknar sådana (Hou & Rydin 2014).

Vi blev mycket förvånade. Hur kan *Ephedra* skydda sina fröämnen från svamp- och bakterieangrepp utan försvarsproteiner? Saken måste undersökas vidare, men till skillnad från andra gymnospermer har Gnetales pollinationsdroppar en mycket hög sockerhalt och troligen är det så att främmande patogener inte klarar det höga osmotiska tryck som därmed bildas.

Något så enkelt som hög sockerhalt ger alltså i sig en skyddande effekt, på samma sätt som det har en konserverande effekt på sylt och saft. Dessutom innebär den höga sockerhalten att Gnetales pollinationsdroppar kan ha ytterligare en funktion: som belöning till pollinatörer.

Pollinationsdroppar – gymnospermernas nektar

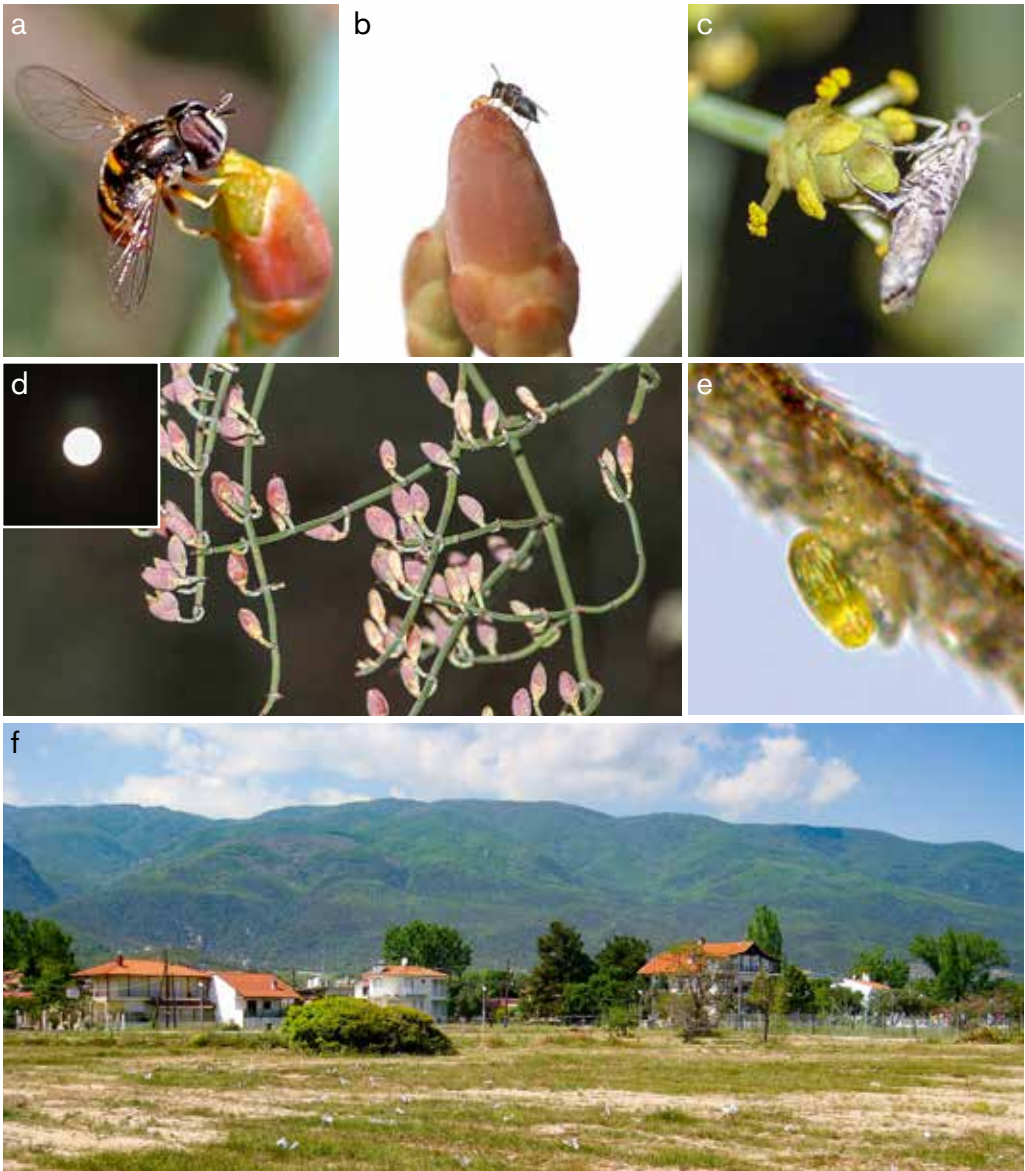
Och visst lockar Gnetales söta pollinationsdropparna insekter! Liksom *Gnetum* och *Welwitschia* pollineras *Ephedra foeminea* av en mängd olika insekter (figur 7a–c), främst olika sorters flugor och fjärilar, kanske också myror (Bolinder m.fl. 2016). Och liksom *Gnetum* och *Welwitschia* har *Ephedra foeminea* inte bara pollenproducerande ”ståndare” i hankottarna, utan också små outvecklade fröämnen. De är sterila och kan aldrig resultera i funktionella frön, men de producerar söta pollinationsdroppar som lockar pollinatörer (figur 6a). Andra *Ephedra*-arter saknar sterila fröämnen i hankottarna (figur 6c) och har alltså ingen möjlighet att locka pollinatörer till hanplantor med hjälp av pol-

linationsdroppar. Dock behövs ju inte det eftersom dessa arter så vitt man vet alltid är vindpollinerade.

Ephedra foeminea pollineras alltså av en mångfald av pollinatörer som tillhör flera olika insektsordningar. Pollinationen sker både på dagen och på natten och vi fick nästan känslan av att vi upptäckte nya pollinatörer vid varje observationspass. Däremot är besöksfrekvensen låg. Vi fick bevärna oss med en stor portion tålmod under heta dagar och långa nätter, för det är sällan det kommer en pollinatör. Men när den väl kommer var det väldigt tydligt vad som lockat den. Samtliga pollinatörer betar sig på samma sätt, oavsett art: de stannar på kottens topp och dricker snabbt och effektivt upp pollinationsdroppen (figur 7a–c). Sedan iväg igen. Inte en enda pollinatör visade intresse för hankottarnas pollenkorn, men det är ändå oundvikligt att pollen fastnar på insektens kropp (figur 7e) när den dricker hankottens pollinationsdroppar. Pollenkornen följer med insekten till nästa pollinationsdropp, som kanske sitter på en honplanta med funktionella fröämnen. Av en ren slump upptäckte vi också en annan, oerhört märklig sak: *Ephedra foemineas* pollinationsperiod startar vid fullmåne (Rydin & Bolinder 2015).

Vårt livs aha-upplevelse

Våra pollinationsstudier i Grekland kräver av naturliga skäl viss tajming. Växter är ju bara i pollinationsfas under en viss period och det gäller att vara på plats vid rätt tidpunkt om man ska ha något att studera. För den vindpollinerade *Ephedra distachya* lärde vi oss snabbt att pricka in rätt tidpunkt för pollination; den blir fertil vid nästan exakt samma datum i maj varje år och det var aldrig något problem att planera in resorna till Grekland. För *Ephedra foeminea* däremot, tycktes vi alltid komma vid fel tidpunkt hur vi än gjorde och vi kunde inte begripa hur det kunde bli så. Sommaren 2014 såg vi



FIGUR 7. *Ephedra foemineas* pollinationsbiologi. **a–c)** Några av *Ephedra foemineas* pollinatörer, oftast olikaflugor eller fjärilar. **d)** *Ephedra foemineas* pollination är kopplad till månens faser. Fotot gör tyvärr inte rättvisa åt den fantastiskt vackra synen av kottarnas pollinationsdroppar som glittrar i fullmånens ljus. **e)** Ett *Ephedra*-pollenkorn har fastnat på benet på en pollinatör. **f)** *Ephedra distachya* på en av våra experimentlokaler. Till skillnad från den insektspollinerade *E. foeminea*, växer den vindpollinerade *E. distachya* nära människor och artificiellt ljus.

FOTO: Kristina Bolinder. Reproducerade med tillstånd från Botanical Journal of the Linnean Society (Bolinder m.fl. 2016).

a–c) Pollinators of *Ephedra foeminea* are most often flies or butterflies. d) The pollination of *E. foeminea* is coupled to the moon's phases. e) An *Ephedra* pollen grain on a pollinator's leg. f) *Ephedra distachya* at one of our experimental sites. In contrast to the insect-pollinated *E. foeminea* it is often found close to artificial light sources.

direkt att vi var alldeles fel ute, igen, trots all möda vi ständigt lade ner på att pricka in tidpunkten. Uppenbarligen var vi för tidigt ute den här gången, och vi väntade och väntade och blev alltmer frustrerade. Kottarna fanns där och många såg lagom stora ut, men några pollinationsdroppar såg vi inte till och inga pollinatörer heller. Vad i hela världen väntar kottarna på, frågade vi oss. Varför drar inte pollinationen igång?

Våra fältexperiment under tidigare år hade redan visat att *Ephedra foeminea* är insektpollinerad och vi passade på att använda väntetiden till att läsa på om sådant vi botanister inte är experter på, till exempel insekter. Vi lärde oss bland annat att insekter kan ta månen till hjälp för att navigera effektivt (Dacke m.fl. 2003, Kronfeld-Schor m.fl. 2013). Coolt, tänkte vi men insåg inte att det kunde ha med vårt problem att göra.

Efter en tids väntan var vi ganska slok-örade. Det var snart dags att ta flyget hem igen och vi hade inte fått möjlighet att observera en enda pollinatör. Vad göra? Skulle vi stanna? Resa tillbaka senare? När då? Vi var villrådiga, förbryllade och mycket besvikna, och vi bestämde oss för att försöka muntra upp oss med en trevlig grekisk middag istället för att åka till fältlokalerna som vanligt. Men vi kunde inte prata om annat än hur konstigt det var att växterna inte gick i pollinationsfas. Och plötsligt kom aha-upplevelsen! ”Vänta lite nu...; tänk om...” Jag vet inte vad det var som ledde till vårt eureka-ögonblick, men troligen en kombination av saker: Foton från ett tidigare år med fullmånen i bakgrunden (figur 7d). Kontrasten i år i form av ett totalt nattmörker på lokalerna (i år var det ju nymåne när vi började våra studier). Och så var det det där med insekter som navigerar med hjälp av månen...

Vi tog reda på när fullmånen skulle infalla i juli det året, och såg att det var en vecka kvar. Den veckan använde vi till att gå igenom alla tillgängliga data. Främst våra egna men även de få rapporter som finns i den

vetenskapliga litteraturen. Totalt sett är det väldigt lite data, viktigt att påpeka, men allt pekar i samma riktning.

Och när fullmånen visade sig verkade det verkligen som om det var det växterna hade väntat på. Pollinationsdropparna flödade den natten och nästföljande dagar och nätter, konstigt nog även från kottar som vi bedömt som för små för att gå i pollinationsfas. Och pollinatörerna var där och drack. Vi observerade och dokumenterade, alldeles förstummade av det vi såg. Men det var fortfarande mycket vi inte förstod och som vi funderade på under resten av sommaren och tidiga hösten.

VARFÖR MÅNEN?

Vi läste många vetenskapliga artiklar om månens stora betydelse för livet på jorden. Tyvärr vittnar flera forskare om att forskningen på området har hämmats på grund av fördomar och omotiverad skepsis, vilket är olyckligt för kunskapen om biologiska system. Trots det finns det en hel del spännande forskningsresultat som visar att månen påverkar djurs födosök, kommunikation, reproduktion och navigation (Kronfeld-Schor m.fl. 2013).

Och det handlar inte bara om däggdjur, inte ens bara om djur. Till exempel beskriver en artikel i *Nature* att fortplantningen hos vissa koraller i Stora barriärrevet sker vid fullmåne (Harrison m.fl. 1984). Samma sak finns beskrivet för brunalger i Östersjön (Andersson m.fl. 1994).

När det gäller navigering använder nattaktiva djur månen på olika sätt, och att helt enkelt navigera utifrån vinkeln till månen är ett sätt (Papi & Pardi 1963, Sothibandhu & Baker 1979). Det fungerar eftersom månen är så långt bort, men när den stackars nattfjärilen istället försöker navigera med hjälp av din sänglampa blir det mindre bra. Ljusförorening – att artificiellt ljus ”skräpar ner” i naturen och ställer till det för nattlevande organismer – är ett fenomen

som diskuteras allt mer (Kronfeld-Schor m.fl. 2013).

VARFÖR FULLMÅNE?

Vi funderade mycket på varför månen måste vara full. Varför kan inte insekterna lika gärna navigera med hjälp av en halvmåne? När vi till sist kom på det vi tror är svaret var det nästan pinsamt enkelt. En halvmåne är säkerligen precis lika bra att navigera mot som en fullmåne. Problemet är att halvmånen bara är uppe halva natten. Vid första kvarterets halvmåne går månen upp mitt på dagen och ner mitt i natten, och tvärt om vid sista kvarterets halvmåne. Endast fullmånen går upp på kvällen och ner på morgonen och det är alltså bara vid fullmåne som *Ephedra foeminea* har tillgång till väl navigerande pollinatörer under hela dygnet. Månskensnavigerande insekter kan vara aktiva även utan månljus, men verkar då förlora förmågan till effektiv navigering och tar sig fram mer slumpmässigt (Dacke m.fl. 2003). För *Ephedra foeminea* handlar det alltså troligen om att maximera antalet timmar som effektiv pollination kan ske. Eftersom vi sett att systemet är lågproduktivt i så mån att det är långt mellan pollinatorsbesöken tror vi att denna tidsmaximering varit en viktig drivkraft under evolutionen.

VAD LOCKAR INSEKTERNA TILL EFEDRANS KOTTAR?

Blomväxter lockar ofta sina pollinatörer med doft, eller med vackert färgade höglblad eller blomdelar. Gymnospermer har inga blomdelar, och vi kunde inte känna någon doft. Betydligt mer sofistikerade doftanalyser kan och bör göras, men vår hypotes är att det trots allt handlar om synintryck. De dagaktiva pollinatörerna lockas troligen av kottarnas färg. Medan den vindpollinerade *Ephedra distachyas* honkottar är gröna vid pollinationsfas är den insektpollinerade *Ephedra foemineas* honkottar vackert laxrosa till röda (figur 6b, d). Hankottarna är klar-

gula. På natten har färger inte samma effekt. Så vad lockar de nattaktiva pollinatörerna? Vi tror att pollinationsdropparna kommer in i bilden även här. En fertil *Ephedra foeminea*-buske är översållad av små kottar (figur 7d) och de många pollinationsdropparna glittrar som diamanter i fullmånens sken. Vi tror att insekterna attraheras av detta, som var en helt fantastisk syn i nattmörkret, även för det mänskliga ögat.

POLLINATION VID VARJE FULLMÅNE?

Sker pollinationen bara på fullmånennatten? Vid varje fullmåne? Svaret är nej på båda frågorna. Enligt våra data startar pollinationsperioden abrupt vid fullmåne, och fortsätter sedan i ett tiotal dygn. I Grekland där vi fältarbetat ”blommar” (”kottar”?) *Ephedra foeminea* vid juli månads fullmåne, med en svag ”omkottning” i augusti med mycket färre kottar inblandade. Det finns oerhört lite information utöver den vi tagit fram men en studie av *Ephedra foeminea* gjord i Israel på 1980-talet nämner att den är fertil ”i perioder” under sommarhalvåret, men ”inte kontinuerligt”. Det finns inga datum eller andra detaljer i studien, som egentligen handlade om en annan art, så det är svårt att tolka informationen, men den antyder att *Ephedra foeminea* kanske utnyttjar fler fullmåneperioder när den växer längre söderut.

HUR VET VÄXTERNA NÄR DET ÄR FULLMÅNE?

Kort svar: vi vet inte hur växterna kan avgöra månens faser. Det handlar ju om produktion av pollinationsdroppar, och överlag är i princip ingenting känt om vad som sätter igång den. Det är i alla fall helt klart att växter kan känna av och svara på mycket små skillnader i ljusintensitet, inklusive variationen i intensitet under månens faser (Bünning & Moser 1969). Gravitation är en annan intressant komponent i sammanhanget. Om månens dragningskraft kan åstadkomma ebb och flod kanske den kan påverka växtrötter också.

SÅRBART SYSTEM

Att vara beroende av människepollination har nog sina sidor. Vad händer om det ofta är mulet? Och vad händer om stora träd skymmer månen? Svaret är nog att båda faktorerna gör ett system med människepollination obrukbart. Å andra sidan lever ju *Ephedra foeminea* i Medelhavsområdet där sommaren som bekant är stabilt solig och terrängen förhållandevis öppen. Ett tänkbart problem är dock ljusföroreningen. Vi har inte studerat saken tillräckligt, men i det område vi varit är det helt klart så att den vindpollinerade *Ephedra distachya* finns i byar och på platser nära människor och gatubelysning (figur 7f), medan *Ephedra foeminea* inte gör det. Kanske är det så att gatubelysning och annat artificiellt ljus stör nattlevande insekter på ett sätt som gör pollinationsprocessen alltför ineffektiv.

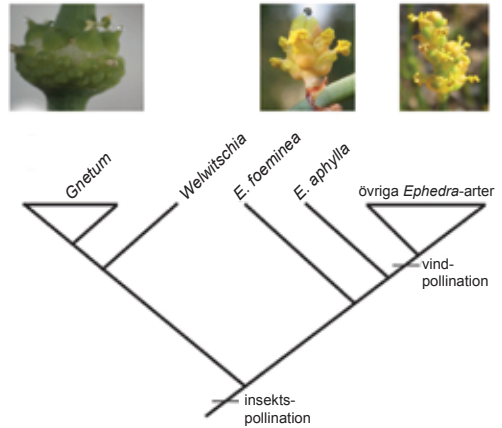
EN ENSAM REPRESENTANT FÖR ETT ANNARS UTDÖTT POLLINATIONSSYSTEM?

Även i ett längre perspektiv kan systemet nog anses vara sårbart. Klimatförändringar som leder till ett mer mulet och regnigt sommarklimat skulle troligen vara förödande för *Ephedra foeminea*. Kanske är sårbarheten i systemet också förklaringen till att det verkar som om *Ephedra foeminea* är en ensam överlevare, en representant för ett pollinationssystem som annars dött ut. Om vissa utseendemässiga egenskaper har bevarats över årmiljonerna så kanske pollinationssystem kan göra det.

Kanske är människepollination, liksom welwitschians utseende, något vi uppfattar som unikt och konstigt idag men som var mer vanligt förekommande före blomväxternas explosion? Det är nog så man ska se på dagens Gnetales-arter: små skärvor av forntida struktur och funktion bevarade till våra dagar.

Den vindpollinerade arten vi undersökt, *Ephedra distachya*, har ingen koppling mellan reproduktion och månens faser. I Grekland

Evolution och pollination inom Gnetales



FIGUR 8. Hypotes om evolution av pollination inom Gnetales. Insektspollination är ursprungligt hos Gnetales. Ett evolutionärt skifte till vindpollination har skett inom *Ephedra*, troligen någon gång under de första tiotals årmiljonerna efter meteoritnedslaget för ungefär 66 miljoner år sedan.

FOTO: Catarina Rydin och Kristina Bolinder. Foton reproduceras med tillstånd från the Royal Society (Rydin & Bolinder 2015), och Botanical Journal of the Linnean Society (Bolinder m.fl. 2016).

Insect-pollination is the ancestral state within the Gnetales. An evolutionary shift to wind-pollination took place in *Ephedra*, probably some million years after the meteorite impact ca 66 million years ago.

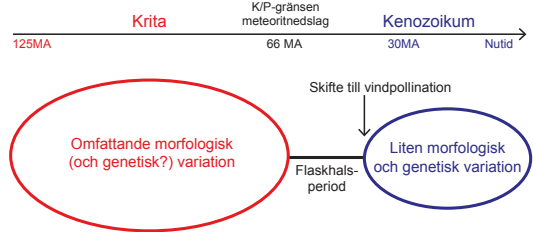
blir den som sagt fertil vid ungefär samma datum i maj varje år, oavsett när fullmånen inträffar (Rydin & Bolinder 2015). Det är inte alls förvånande, tvärt om. Drivkraften att ha ett system kopplat till månen går ju förlorad om växten inte längre behöver få pollinatörstjänster utförda av nattlevande insekter. Därför är det osannolikt att någon annan efedraart skulle ha människepollination.

Även hos *Gnetum* är människepollination osannolik. Visserligen pollineras de få arter som undersökts av nattlevande flugor och fjärilar, precis som *Ephedra foeminea*, men människepollination skulle inte fungera i en tropisk regnskog med tät vegetation och återkommande nederbörd från en mulen himmel. Men vi är väldigt nyfikna

på *Welwitschia*, det är vi verkligen. Den är insektpollinerad, och ja, vem vet? Dess livsmiljö, Namiböknen (figur 1a), är i alla fall perfekt för människans pollination. Inte ett träd så långt ögat når och det går år mellan regndropparna.

Överlevde på bekostnad av mångfalden

Sammanfattningsvis tror vi att pollinationsbiologin har spelat en avgörande roll i efedornas evolutionära historia. Forskning har visat att insekter minskade kraftigt i efterdyningarna av meteoritnedslaget för 66 miljoner år sedan och växter som kunde klara sig med vindpollination bör ha haft lättare att överleva. Än så länge vet vi inte säkert hur krita-periodens *Ephedra*-arter pollinerades men baserat på analyser av egenskapers evolution ser det ut som om insektpollination är ursprungligt i hela Gnetales (figur 8). Och vi kan konstatera att endast en, möjligen två, insektpollinerade *Ephedra*-arter finns kvar i våra dagar, arter som dessutom representerar de evolutionärt äldsta linjerna inom *Ephedra*. Ett skifte till vindpollination kanske räddade *Ephedra* från att försvinna under en tid när insekter var starkt drabbade av utdöende, men det verkar ha skett på bekostnad av mångfalden inom gruppen (figur 9). *Ephedra* har aldrig återhämtat den mångfald som fanns under tidig krita, men kan trots det ge oss helt otroliga, oväntade och oerhört fascinerande kunskaper om forntida ekosystem. **SBT**



FIGUR 9. Mångfaldsförändring inom släktet *Ephedra*. Vår hypotes är i korthet att efedorna som grupp kunde överleva under en tidsperiod av massutdöende av bland annat insekter till stora delar tack vare övergång till vindpollination, men att det skedde på bekostnad av mångfalden inom gruppen. *Ephedra* har aldrig återhämtat den stora diversitet som fanns under krita. Diversity changes in *Ephedra*. Our hypothesis is that *Ephedra* survived the mass extinction period when insects were few by an evolutionary shift to wind pollination. The high diversity in the genus has, however, never recovered.

- Tack till mina medarbetare i Gnetales-projektet (i bokstavsordning): Ruben Blokzjil (masterstudent 2016–2017), Kristina Bolinder (doktorand 2012–2017), Chen Hou (doktorand 2012–2016, nu associerad forskare), Aelys Humphreys (postdoktor 2012–2013, nu associerad forskare), Annelie Jörgensen (kandidatstudent 2014, nu vid Naturhistoriska riksmuseet), Lena Norbäck Ivarsson (masterstudent 2012–2013, nu doktorand vid Södertörns högskola), Olle Thureborn (masterstudent 2013–2014, nu doktorand vid Stockholms universitet). Forskningen har utförts med stöd från Stockholms universitet, Kungl. Vetenskapsakademien och Vetenskapsrådet.

Citerad litteratur

- Andersson, S. m.fl. 1994: Circadian and lunar gamete release in *Fucus vesiculosus* in the atidal Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 110: 195–201.
- Bolinder, K. m.fl. 2015: Aerodynamics and pollen ultrastructure in *Ephedra* (Gnetales). *Am. J. Bot.* 102: 457–470.
- Bolinder, K. m.fl. 2016: From near extinction to diversification by means of a shift in pollination mechanism in the gymnosperm relict *Ephedra* (Ephedraceae, Gnetales). *Bot. J. Linn. Soc.* 180: 461–477.
- Bünning, E. & Moser, I. 1969: Interference of the moonlight with the photoperiodic measurement of time by plants, and their adaptive reaction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 62: 1018–1022.
- Crane, P. R. & Lidgard, S. 1989: Angiosperm diversification and palaeolatitudinal gradients in Cretaceous floristic diversity. *Science* 246: 675–678.
- Crane, P. R. & Upchurch, G. R. 1987: *Drewria potomacensis* gen. et sp. nov., an Early Cretaceous member of Gnetales from the Potomac Group of Virginia. *Am. J. Bot.* 74: 1722–1736.
- Dacke, M. m.fl. 2003: Insect orientation to polarized moonlight. *Nature* 424: 33.

- Harrison, P. L. m.fl. 1984: Mass spawning in tropical reef corals. *Science* 223: 1186–1189.
- Hooker, J. D. 1863: On *Welwitschia*, a new genus of Gnetaceae. *Trans. Linn. Soc.* 24: 1–48.
- Hou, C. m.fl. 2015: New insights into the evolutionary history of Gnetum (Gnetales). *Taxon* 64: 239–253.
- Hou, C. & Rydin, C. 2014: Proteome of pollination drops in *Ephedra* (Gnetales). *Ur*: Hou, C. 2014: *Evolutionary studies of the Gnetales*. Doktorsavhandling, Stockholms universitet.
- Hou, C. m.fl. 2016: Resolving phylogenetic relationships and species delimitations in closely related gymnosperms using high-throughput NGS, Sanger sequencing and morphology. *Plant Syst. Evol.* 302: 1345–1365.
- Kronfeld-Schor, N. m.fl. 2013: Chronobiology by moonlight. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280: 20123088.
- Löwe, S. A. m.fl. 2012: *Friedsellowia gracilifolia* gen. nov. et sp. nov., a new gnetophyte from the Lower Cretaceous Crato Formation (Brazil). *Palaeontographica B* 289: 139–177.
- Niklas, K. J. & Buchmann, S. L. 1987: Aerodynamics of pollen capture in two sympatric *Ephedra* species. *Evolution* 41: 104–123.
- O’Leary, S. m.fl. 2007: Identification of two thaumatin-like proteins (TLPs) in the pollination drop of hybrid yew that may play a role in pathogen defence during pollen collection. *Tree Physiol.* 27: 1649–1659.
- Papi, F. & Pardi, L. 1963: On the lunar orientation of sandhoppers (Amphipoda Talitridae). *Biol. Bull.* 124: 97–105.
- Rodin, R. J. 1953: Seedling morphology of *Welwitschia*. *Am. J. Bot.* 40: 371–378.
- Rothwell, G. W. 1977: Evidence for a pollination-drop mechanism in Paleozoic pteridosperms. *Science* 198: 1251–1252.
- Rydin, C. & Bolinder, K. 2015: Moonlight pollination in the gymnosperm *Ephedra* (Gnetales). *Biol. Lett.* 11: 20140993.
- Rydin, C. & Friis, E. M. 2005: Pollen germination in *Welwitschia mirabilis* Hook. f.: differences between the polylicate pollen producing genera of the Gnetales. *Grana* 44: 137–141.
- Rydin, C. & Friis, E. M. 2010: A new Early Cretaceous relative of Gnetales: *Siphonospermum simplex* gen. et sp. nov. from the Yixian Formation of Northeast China. *BMC Evol. Biol.* 10: 183.
- Rydin, C. & Hoorn, C. 2016: The Gnetales: past and present. *Grana* 55: 1–4.
- Rydin, C. & Korall, P. 2009: Evolutionary relationships in *Ephedra* (Gnetales), with implications for seed plant phylogeny. *Int. J. Plant Sci.* 170: 1031–1043.
- Rydin, C. m.fl. 2003: *Cratonia cotyledon* gen. et sp. nov.: a unique Cretaceous seedling related to *Welwitschia*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: S29–S32.
- Rydin, C. m.fl. 2004: On the evolutionary history of *Ephedra*: Cretaceous fossils and extant molecules. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 16571–16576.
- Rydin, C. m.fl. 2006a: Former diversity of *Ephedra* (Gnetales): evidence from Early Cretaceous seeds from Portugal and North America. *Ann. Bot.* 98: 123–140.
- Rydin, C. m.fl. 2006b: Liaoxia (Gnetales): ephedroids from the Early Cretaceous Yixian Formation in Liaoning, northeastern China. *Plant Syst. Evol.* 262: 239–265.
- Rydin, C. m.fl. 2010: The female reproductive unit of *Ephedra* (Gnetales): comparative morphology and evolutionary perspectives. *Bot. J. Linn. Soc.* 163: 387–430.
- Sotthibandhu, S. & Baker, R. R. 1979: Celestial orientation by the large yellow underwing moth, *Noctua prunuba* L. *Anim. Behav.* 27: 786–800.
- Wang, Z. 2004: A new Permian gnetalean cone as fossil evidence for supporting current molecular phylogeny. *Ann. Bot.* 94: 281–288.
- Xi, Z. m.fl. 2013: Phylogenomics and coalescent analyses resolve extant seed plant relationships. *PLoS One* 8: e80870.

Rydin, C. 2018: Gnetales – ett litet fönster mot en svunnen värld. [The Gnetales – a small window onto a lost world.] *Svensk Bot. Tidskr.* 112: 4–21.

The Gnetales share a number of similarities with angiosperms and were, based on their morphology, viewed as the angiosperms’ closest living relatives. Molecular data refute this hypothesis and indicate instead that the Gnetales are misunderstood conifers. Regardless, the Gnetales are immensely interesting survivors of an ancient past. They radiated during the Early Cretaceous and extant species constitute only a

small fraction of a much greater historical diversity. Structure and function of extant species are often considered odd, enigmatic and difficult to understand.

Among the oddities of the Gnetales are the morphologically unique *Welwitschia*, with close relatives only known as fossils of the Early Cretaceous, and the discovery of moonlight pollination in *Ephedra foeminea*. The Gnetales continue to attract scientists’ attention, decade after decade, perhaps because they form a tiny window through which we are allowed a glimpse of long gone ecosystems.



Catarina Rydin är professor i växtsystematik vid Stockholms universitet och chef för Bergianska trädgården. Hon forskar på kärlväxters evolution. Här vid middagsbordet under fältsäsongen i Grekland 2014.

Adress: Inst. för ekologi, miljö och botanik, Stockholms universitet, 106 91 Stockholm och Bergianska stiftelsen, Kungliga Vetenskapsakademien, Box 50005, 104 05 Stockholm
E-post: catarina.rydin@su.se