

Biologiske udbredelsesmønstre og historisk geologiske processer

OLE SEBERG



Seberg, O.: Biologiske udbredelsesmønstre og historisk geologiske processer. *Dansk geol. Foren., Årsskrift for 1984*, side 103–707, København, 28. februar 1985.

An analysis of the distribution of *Nothofagus* (southern Beeches, *Notofagaceae*) is reviewed to demonstrate a cladistic approach to vicariance biogeography as opposed to center of origin/dispersal explanations.

The different roles of historical geology within the two major historical biogeographic paradigms is briefly treated. In center of origin/dispersal explanations historical geology is the strait-jacket which imposes constraint upon the hypothesis, whereas in vicariance explanations it merely provides guidelines for an explanation of process.

Ole Seberg, Institut for Systematisk Botanik, Gothersgade 140, 1123 København K. 29. september 1984.

Indenfor få videnskabsgrene er sammenhængen mellem udviklingen så tæt som imellem systematik og historisk biogeografi. Det er derfor naturligt at de sidste 25–30 års systematiske diskussion, med dens deraf følgende voldsomme polarisering af synspunkterne, har haft dybtgående konsekvenser for historisk biogeografi.

Opløbsstringen af fylogenetisk systematik (kladisme) gennem 60'erne og 70'erne er således den direkte årsag til udkrystalliseringen af en ny gren af historisk biogeografi i slutningen af 70'erne: Vikarians biogeografi (Platnick & Nelson 1978, Nelson & Platnick 1981).

Disjunktion – Det centrale problem

Udbredelsesmønstre som, det her viste for slægten *Nothofagus* (Sydbøg; *Nothofagaceae*) (fig. 1; Sydl. hemisfære) deles, med større eller mindre variationer, af en lang række taxa med vidt forskellig rang og position: *Uncinia* (*Cyperaceae*; Balgooy 1975: fig. 209), *Oreobolus* (*Cyperaceae*; Kern 1974: fig. 81), *Gunnera* (*Gunneraceae*; Balgooy 1975: fig. 177), *Palaeognathiformis* (strudsefugle; Cracraft 1973), *Podonominae* og *Aphoteniinae* (dansemyg, Chironomidae; Brundin 1966: fig. 633) o.s.v.

Det centrale problem i historisk biogeografi har altid været den kausale forklaring på sådanne disjunkte udbredelser. I starten, inden evolutionstankens fremkomst, disjunkte udbredelser

af samme taxon: Hvorfor findes *Saxifraga cotyledon* (bjergfrue; *Saxifragaceae*) i såvel Skandinaviens fjelde som i Alperne? Senere, efter gennembrud af evolutionstanken, disjunkte udbredelser af hinanden nærtstående taxa: Hvorfor er de tre artsgrupper af familien *Protaceae* hver især begrænset til et af den sydlige halvkugles vidt adskilte kontinenter?

Et taxon, der netop med henblik på afklaring af spørgsmål af denne art, har spillet en dominerende rolle og afstedkommet talløse kontroverser, er netop *Nothofagus*. Uden på nogen måde at give sig ud for at være en dækkende gennemgang af de forskellige fremsatte teorier, vil en analyse af indholdet i nogle af de nyere hypoteser på udmærket vis belyse de væsentligste forskelle imellem historisk biogeografis to konkurrerende paradigmer: Center of origin/dispersal og vikarians forklaringer (d.v.s.: Differentiation som en konsekvens af spredning over en barriere *contra* differentiation som en konsekvens af en barrieres opståen).

Slægten *Nothofagus* er af flere grunde velegnet til biogeografiske undersøgelser. Dels må den formodes at være strikt monofyletisk (Humphries 1981), dels har den mange endemiske arter i alle de områder, hvori den forekommer, og dels er arternes spredningsevne minimal (Preest 1963).

Slægten *Nothofagus* består af 36–40 arter, der traditionelt inddeles i tre grupper på grundlag af pollenmorfologi. *Nothofagus*-pollen kendes til-

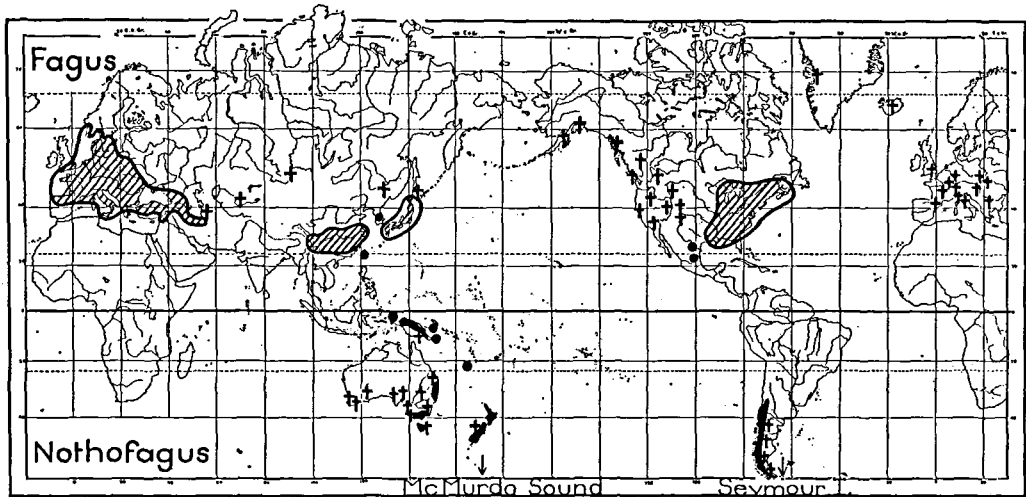


Fig. 1. Den recente og fossile (+) udbredelse af *Nothofagus* (Sydbøg, Nothofagaceae; Sydl. hemisfære) og *Fagus* (Bøg, Fagaceae; Nordl. hemisfære). *Euphrasia* (Øjentrøst, Scrophulariaceae; Balgooy 1966: fig. 53) har et stort set overensstemmende udbredelsesmønster. (Efter Steenis 1971: Map 1).

The modern and fossil (+) distributions of *Nothofagus* (Southern Beech, Nothofagaceae; Southern hemisphere) and *Fagus* (Beech, Fagaceae; Northern hemisphere). *Euphrasia* (Eyebright, Scrophulariaceae; Balgooy 1966: fig. 53) has an almost similar distribution pattern. (After Steenis 1971: Map 1).

bage fra Øvre Kridt. Fossile pollen er kun med sikkerhed fundet i det nuværende udbredelsesområde plus Sydvestaustralien og Antarktis. Alle tre pollentyper er tillige fossilt kendt fra hele det recente udbredelsesområde, med undtagelse af Ny Guinea og Ny Kaledonien, hvorfra kun den sædvanligvis formodet »primitive« *brasii*-type er kendt. I dag findes denne type udelukkende på Ny Guinea og Ny Kaledonien.

Slægten inkluderedes tidligere hyppigt i *Fagus* (Bøg; Fagaceae), der må antages at være *Nothofagus* recente søster-gruppe (nærmeste nulevende slægtning).

Center of origin/dispersal forklaringer

Center of origin/dispersal forklaringer falder i to hovedgrupper, hver med to undergrupper:

1. De, der accepterer et i det geologisk relevante tidsrum, stort set stabilt verdensbillede, og forklarer disjunktionerne ved:
 - a. Lang-distance spredning (f.eks. Darlington 1965)
 - b. Spredning via landbroer (f.eks. Steenis 1971)
2. De, der accepterer kontinentaldrift, og forklarer disjunktionerne som et resultat af spredning fra:

- a. Nordhemisfærisk center of origin (f.eks. Raven & Axelrod 1974)
- b. Sydhemisfærisk center of origin (f.eks. Hanks & Fairbrothers 1976, Melville 1982).

Karakteristiske fællestræk ved de fire grupper er, at de alle tager deres udgangspunkt i en given historisk geologisk hypotese, at de alle a priori godtager center af origin-begrebet som et faktum (for en historisk gennemgang af center of origin-begrebet; se Seberg (i trykken)), og at de alle, i den udstrækning slægtskab inddrages i diskussionen, baserer sig på eklektiske (såkaldte »evolutionære«) klassifikationer. Tillige er det im- eller explicit indeholdt i alle, at når *Nothofagus* udbredelsesmønstre er tilfredsstillende forklaret, har man samtidigt en plausibel forklaring på alle lignende udbredelsesmønstre (se f.eks. Darlington 1965 eller Steenis 1971).

Et yderligere fællestræk ved tre af hypoteserne (Darlington 1965, Steenis 1971, Raven & Axelrod 1974) er, at de accepterer Takhtajans påstand om, at Sydøstasien er »the cradle of the Angiosperms« (Takhtajan 1969), og at dette område derfor er *Nothofagus* center of origin.

Da de tre pollentyper, som tidligere omtalt, fossilt er kendt fra hele det nuværende udbredel-

sesområde, undtagen Ny Guinea og Ny Kaledonien, må de tre lige omtalte teorier tillige operere med parallel spredning og uddøen.

Den valgte historisk geologiske hypotese undrager sig naturligvis, for så vidt angår dens forudsætninger, egentlig biologisk diskussion, hvorimod en anden hovedhjørnesten i argumentationen længe har været genstand for voldsom kritik: Center of origin-begrebet.

Allerede Cain (1944) satte spørgsmålstegn ved begrebets anvendelighed, og kritikken er blevet yderligere accentueret gennem det sidste tiår, med angreb på selve forudsætningerne (f.eks. Croizat et al. 1974). Dette er ikke så mærkeligt, idet mange af de traditionelt anvendte kriterier til bestemmelse af center of origin er i indbyrdes modstrid, og da der ikke eksisterer nogen mulig måde at sikre sig på, hvornår – hvis overhovedet – et givet kriterium er anvendeligt.

Dette, sammenholdt med den ad hoc beskyttelse der er i hypoteser om parallel spredning og uddøen, har været hovedårsagerne til center of origin/dispersal paradigmet akutte krise.

Vikarians forklaringer

Mens center of origin/dispersal forklaringer tager deres udgangspunkt i en historisk geologisk hypotese, er udgangspunktet i vikarians forklaringer hypoteser om fylogenetisk slægtskab (Hennig 1966).

På basis af 22 morfologiske og anatomiske karakterer og med *Fagus* som nærmest beslægtede »out-group« i en »out-group«-analyse (Watrous & Wheeler 1981) har Humphries fremstillet en hypotese om *Nothofagus* fylogenes (Humphries 1981: Tab. IV og Fig. 11), der på en række områder afviger fra de traditionelle, eclecticke opfattelser (Steenis 1971, Soepadmo 1972).

Ved at erstatte de enkelte taxa (her arter) med deres udbredelsesområde, forvandles denne hypotese om arternes slægtskab til en hypotese om de berørte områders slægtskab. Et sådant kladogram, hvori taxa er substitueret med udbredelsesområder, benævnes et arealkladogram (»area-cladogram«).

Det arealkladogram, der på denne måde i første omgang kan konstrueres, kan ofte simplificeres i betydelig grad. I det aktuelle eksempel udgør de 18 endemiske *Nothofagus*-arter på Ny Guinea og Ny Kaledonien, således en monofyle-

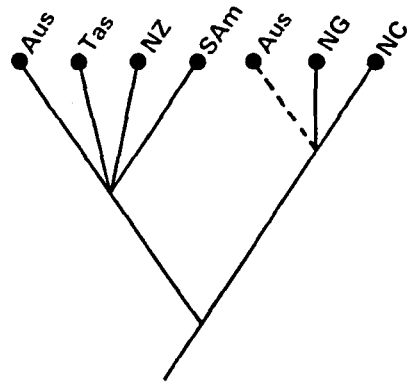


Fig. 2. Det reducerede arealkladogram dannet alene på basis af *Nothofagus* udbredelse. Angående forkortelser, se fig. 3. (Efter Humphries 1981: fig. 16b).

The reduced area-cladogram based on the distribution of *Nothofagus* only. Concerning abbreviations, see fig. 3. (After Humphries 1981: fig. 16b).

tisk gruppe med tre, ligeledes monofyletiske undergrupper. Den ene af disse undergrupper, der er søster-gruppe til de to øvrige, er begrænset til Ny Guinea, mens de to andre findes henholdsvis på Ny Kaledonien og på såvel Ny Kaledonien som Ny Guinea. Ingen arter er dog fælles for de to øer. Den information, der i dette tilfælde kan uddrages om disse 18 endemiske arter, kan komprimeres ned til et udsagn om, at arterne på Ny Kaledonien og Ny Guinea er nærmere beslægtet indbyrdes, end de er med nogen anden del af *Nothofagus*. D.v.s., at Ny Guinea og Ny Kaledonien er nærmere beslægtet indbyrdes, end de er med noget andet område, hvori *Nothofagus* forekommer.

Arealkladogrammet baseret på *Nothofagus* kan således reduceres til det på fig. 2 viste.

Det turde være indlysende, at man ikke på grundlag af dette ene arealkladogram kan udtale sig om, hvorvidt dette mønster er generelt eller unikt, og derfor om det kræver en generel eller unik forklaring.

Sammenlignes det på *Nothofagus* baserede arealkladogram med andre arealkladogrammer dannet på samme måde ud fra andre taxa, og dækkende de samme områder, findes et betydeligt sammenfald i mønstre, men også visse afvigelser herfra (Humphries 1981: fig. 17 og 18). Det er imidlertid med udgangspunkt i alle disse arealkladogrammer muligt at syntetisere et mest informativt, reduceret arealkladogram (fig. 3),

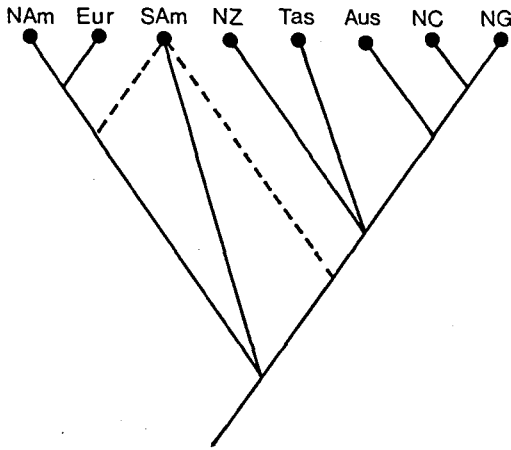


Fig. 3. Det mest informative, reducerede arealkladogram dækkende de områder, hvori *Nothofagus* forekommer; Nordamerika og Europa er inkluderet på basis af andre taxa. Sydamerikas præcise position er usikker. (Forkortelser: NAM = Nordamerika, Eur = Europa, SAm = Sydamerika, NZ = New Zealand, Tas = Tasmanien, Aus = Australien, NC = Ny Kaledonien og NG = Ny Guinea) (Efter Humphries 1981: fig. 19).

The most informative, reduced area-cladogram for the areas in which *Nothofagus* occur; based on other taxa North America and Europe are also included. The exact position of South America is uncertain. (Abbreviations: NAM = North America, Eur = Europa, SAm = South America, NZ = New Zealand, Tas = Tasmania, Aus = Australia, NC = New Caledonia and NG = New Guinea) (After Humphries 1981: fig. 19).

som derfor må gøre krav på en generel forklaring, mens de individuelle afvigelser må have unike forklaringer.

Den vikarians biogeografiske metode afdækker altså den indre sammenhæng i udbredelsesmønstre (områdernes indbyrdes slægtskab) og intet andet. Disse sammenhænge er biologiske mønstre, der kan testes på biologisk grundlag, og som har en individuel, reel eksistens på trods af en hvilken som helst p.t. dominerende historisk geologisk hypotese (Rosen 1978, Patterson 1981).

Historisk geologis rolle i vikarians biogeografi
Historisk geologiske hypoteser, som f.eks. de to meget forskelligartede globale palæogeografiske rekonstruktioner baseret på kontinentaldrift («fixed earth model»; se f.eks. Smith et al. 1973, og «expanding earth model», Owen 1984, Shields 1979), tjener kun det formål at afstikke retningslinierne for de processer, der kan tænkes at have givet ophav til det iagttagne biologiske udbredelsesmønstre.

De historisk geologiske hypoteser om palæogeografi er altså ikke, som det hyppigt, men fejlagtigt antages af biologer, de »fakta«, som biologiske hypoteser skal rettes ind efter, eller de tests, der skal falsificere eller underbygge dem. Biogeografiske hypoteser kan med lige så stor ret påberåbe sig at teste palæogeografien, d.v.s. kontinent- og plademønstre rekonstrueret i overensstemmelse med de to modeller om jordens størrelse.

P.t. er den accepterede forklaring på processen bag den generelle komponent i udbredelsesmønstre pladebevægelser i en af de to modeller, hvilket skyldes en sammenligning mellem det reducerede arealkladogram og de kladogrammer, der kan tegnes for opbrydningssekvensen af Pangea (se f.eks. Humphries 1981: fig. 10–14), mens organismers spredning er forklaringen på de unike komponenter.

(Foredrag ved Palæontologisk Klubs temamøde 15. december 1983).

Litteratur

- Balgooy, M. M. J. v. 1966: *Pacific Plant Areas 2. Blumea*, Suppl., 5: 1–312.
- Balgooy, M. M. J. v. 1975: *Pacific Plant Areas 3*. J.J. Groen en zn, Leiden. 386 s.
- Brundin, L. 1966: Transantarctic Relationships and their Significance, as evidenced by Chironomid Midges. *K. svenska Vetensk-Akad. Handl.* 4. Serien. 11(1): 1–472.
- Cain, S. A. 1944: *Foundations of Plant Geography*. Harper & Brothers, New York & London. 556 s.
- Cracraft, J. 1973: Continental Drift, Paleoclimatology, and the Evolution and Biogeography of Birds. *J. Zool.* 169: 455–545.
- Croizat, L., Nelson, G. & Rosen, D. E. 1974: Centers of Origin and related Concepts. *Syst. Zool.* 23: 265–287.
- Darlington, J. P. Jr. 1965: *Biogeography of the Southern End of the World*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. 236 s.
- Hanks, S. L. & Fairbrothers, D. T. 1976: Palynotaxonomic investigations of *Fagus* L. & *Nothofagus* Bl.: Light Microscopy, Scanning Electron Microscopy and Computer Analyses. i: Heywood, V. H. (ed.): *Botanical Systematics* 1: 1–142.
- Hennig, W. 1966: *Phylogenetic Systematics*. Urbana, Ill. 263 s.
- Humphries, C. J. 1981: Biogeographical Methods and the Southern Beeches (Fagaceae: *Nothofagus*). i: Funk, V. A. & Brooks, D. R. (eds.): *Advances in Cladistics* 1: 177–207.
- Kern, J. H. 1974: Cyperaceae. *Flora Malesiana*. Series I. 7(3): 435–753.
- Melville, R. 1982: The Biogeography of *Nothofagus* and *Trigonobalanus* and the Origin of the Fagaceae. *J. Linn. Soc., Bot.* 85: 75–88.
- Nelson, G. & Platnick, N. I. 1981: *Systematics and Biogeography. Cladistics and Vicariance*. Columbia Univ. Press, New York. 567 s.
- Owen, H. G. 1984: *Atlas of continental displacement, 200 million years to the present*. Cambridge Univ. Press. 159 s.
- Patterson, C. 1981: *Methods of Paleobiogeography*. i: Nelson,

- G. & Rosen, D. E. (eds.): *Vicariance Biogeography: a Critique*. Columbia Univ. Press, New York: 446–500.
- Platnick, N. I. & Nelson, G. 1978: A Method of Analysis for Historical Biogeography. *Syst. Zool.* 27: 1–16.
- Preest, D. S. 1963: A note on the Dispersal Characteristics of the Seed of the New Zealand Podocarps and Beeches and their Biogeographical Significance. *i*: Gressitt, J. K. (ed.): *Pacific Basin Biogeography*. Bishop Mus. Press, Hawaii: 415–424.
- Raven, P. H. & Axelrod, D. J. 1974: Angiosperm Biogeography and Past Continental Movements. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 61: 539–673.
- Rosen, D. E. 1978: Vicariant Patterns and Historical Explanations in Biogeography. *Syst. Zool.* 27: 159–188.
- Seberg, O. (i trykken): Fra Paradisets Have. Hovedtendenser i historisk plantegeografi. *i*: Bonde, N. & Stangerup, H. (red.): *Evolutionstankens historie*. Gad, København.
- Shields, O. 1979: Evidence for initial opening of the Pacific ocean in the Jurassic. *Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol.* 26: 181–220.
- Smith, A. G., Briden, J. C. & Drewry, G. E. 1973: Phanerozoic world maps. *i*: Hughes, N. F. (ed.): *Organisms and continents through time*. Palaeontological Ass., London: 1–42.
- Soepadmo, E. 1972: Fagaceae. *Flora Malesiana*. Series I. 7(2): 277–294.
- Steenis, C. G. G. J. v. 1971: Nothofagus, Key Genus of Plant Geography, in Time and Space, Living and Fossil, Ecology and Phylogeny. *Blumea* 19: 65–98.
- Takhtajan, A. L. 1969: *Flowering Plants: Origin & Dispersal*. Oliver & Boyd, Edinburgh. 310 s.
- Watrous, L. E. & Wheeler, Q. D. 1981: The Out-group Comparison Method of Character Analysis. *Syst. Zool.* 30: 1–11.