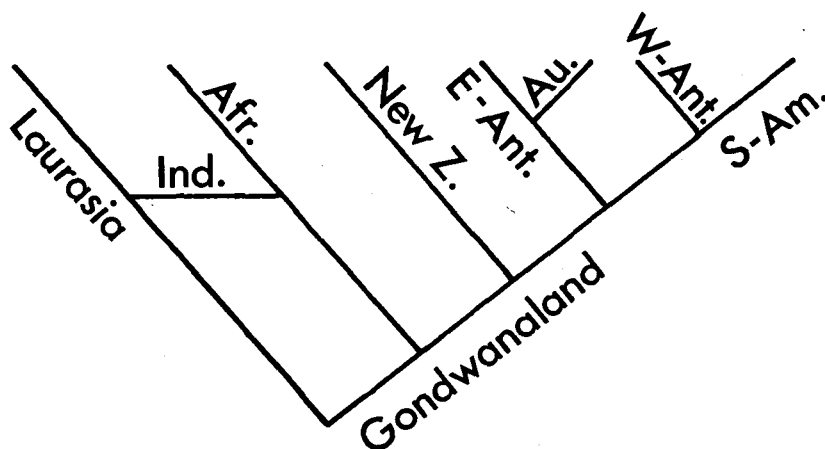


Historisk biogeografi



Pangaeas fragmentering med Indiens »vandring«. (Efter McKenna i Rosen, 1978).

I december 1983 inviterede Palæontologisk Klub til et temamøde med titlen: Historisk biogeografi. Der blev afholdt 9 foredrag, hvoraf de 5 findes trykt på de følgende sider efterfulgt af korte resumeer for de resterende foredrag.

Indledning til historisk biogeografi

NIELS BONDE



Bonde, N.: Indledning til historisk biogeografi. *Dansk geol. Foren., Årsskrift for 1984*, side 91-95, København, 28. februar 1985.

Introducing the meeting in the Palaeontological Club viewpoints on historical biogeography are presented by contrasting traditional dispersal-biogeography with hologenetic vicariance models. Among the latter, which assume allopatric speciations, Croizat's panbiogeography or generalized track method is contrasted with Nelson's cladistic vicariance method based on Hennig's phylogenetic systematics. Both methods "predict" palaeogeographical relationships. Some points of the development during the last 10 years of cladistic vicariance theory are reviewed. It is stressed that if sympatric speciations turn out to be common phenomena much rethinking will have to be done in vicariance biogeography.

Niels Bonde, Institut for historisk Geologi og Palæontologi, Øster Voldgade 10, 1350 København K. 30. november 1984.

Historisk biogeografi søger at forklare den fordeling af Jordens organismer, som kan observeres i dag, v.h.j.a. en historisk analyse (ikke økologisk biogeografi). Derfor kortlægges nutidens diversitet, og i forklaringer på udbredelsesmønstrene inddrages palæogeografi, samt fossilers udbredelse, palæobiogeografi.

Kortlægningen, plotningen, af den sidste, hvor ufuldstændigt den end måtte være kendt, har i dette århundrede traditionelt indgået som den væsentligste datakilde til forståelse af fortidens udbredelsesmønstre. Afvigelser fra nutidens forhold er blevet forklaret ved organismers spredning, aktivt eller passivt, og ved differentiell uddøen. »Forklaringen« herpå har oftest været angivet som organismernes adaptation (tilpasnings-evne) eller mangel på samme, altså en effekt af naturligt udvalg.

Et centralt punkt i historisk biogeografi, de disjunkte eller adskilte udbredelser af en art eller en gruppe, er således blevet forklaret ved enten spredning (ofte vandring) fra det ene forekomstområde (kaldt oprindelsescentret) til de andre, og/eller ved uddøen i de mellemliggende områder. Dvs. to principielt helt forskellige typer forklaringer, der efter omstændighederne kan sandsynliggøre et eller flere plausible adaptationistiske scenarier, som ofte er det egentlige mål for eller »resultat« af undersøgelsen. Der gives som regel én speciel forklaring for hver enkelt art eller gruppe.

Det er klart, at biogeografiske analyser for at

være meningsfulde må operere med arter og grupper, som afspejler slægtskab på den måde, at alle medlemmer af gruppen er nærmere beslægtede i afstammingsmæssig forstand med hinanden end med organismer uden for gruppen. Alle grupper må således være strikt monofyletiske i fylogenetisk systematisk (kladistisk) forstand (Hennig 1966, Bonde 1976, Wiley 1981, Nelson & Platnick 1981). Kun på den måde kan en gruppe antages at være en naturlig enhed med egen individualitet og historisk realitet (Bonde 1977, Wiley 1981), så at den kan anvendes i en biogeografisk analyse.

Det gælder langt fra alle grupper i de traditionelle klassifikationer, mange af disse er ikke monofyletiske, men parafyletiske sensu Hennig (1966, 1971) og kan ikke bruges til biogeografi. Eksempler er sådanne grupper som Pongidae, Insectivora, Reptilia, Pisces, Invertebrata; de er kun diagnosticeret ved at mangle visse træk, som findes hos andre grupper, de afgrænses fra (f.eks. Pongidae versus Hominidae). De er derfor i virkeligheden ikke karakteriseret, de er »non-grupper« sensu Patterson (1980).

Sådanne grupper er ikke af samme type som strikt monofyletiske grupper (Bonde 1977; 763-8), og i synteser som historisk biogeografi kan man naturligvis ikke være tjent med, at flora- eller faunalister indeholder navne på grupper (taxa), om hvilke man ikke ved, om de strengt taget er sammenlignelige (se også Hennig 1971).

Biogeografien er altså helt afhængig af syste-

matikken og den opblomstrende interesse siden 1960-erne for den teoretiske baggrund for sidstnævnte felt har da også ført til ofte hårde opgør om filosofien bag historisk biogeografi som videnskab (se Muus, nedenfor, Craw 1982 og Nelson & Rosen 1981). Nelson formulerede (1969) afhængigheden: »biogeographic analysis – at best can be no more reliable than a prior phyletic analysis«, dvs. en fylogenetisk klassifikation visende slægtskabsforholdet mellem de involverede grupper.

På det tidspunkt formulerede Nelson sin argumentation for biogeografiske modeller inden for en tradition, hvor han ligesom forbilledet Hennig antog, at arter spredtes ud fra et oprindelsescenter. Samme antagelse gjordes af Darwin (f.eks. 1872: »each species was first produced within a single region –. He who rejects it, rejects the *vera causa* of ordinary generation with subsequent migration, and calls in a miracle«) og i den traditionelle biogeografi (se Muus, nedenfor).

Gary Nelson, fiskeanatom fra Amer. Mus. Nat. Hist., New York, er den personlighed, som langt stærkest har præget gennembruddet af Hennigs systematiske ideer (»kladisme«, døbt af modstandere) og videreudviklingen af dem i den engelsksprogede verden. Især angår det formalisering af metoderne (f.eks. 1970, 1974) og påpejning af de forskellige begrebsmæssige niveauer – kladogrammer, stamtræer og fortællende »scenarier« – som indgår i en fylogenetisk analyse (publ. i Nelson & Platnick 1981, allerede skitseret i Tattersal & Eldredge 1977). Samtidig har Nelson ved undersøgelserne af de biogeografiske implikationer fremdraget den totalt negligerede Leon Croizat, hvis hovedværk er »Pan-biogeography« (1958) på ca. 3500 sider, og hvis evolutionære og darwinist-kritiske ideer er opsummeret i 1964 (se også Nelson 1973, Rosen 1974, Croizat et al. 1974 og Muus, nedenfor).

Croizats metode, »track«-analyse, består i, at grupper med disjunkt udbredelse registreres ved hjælp af »tracks« (spor, dvs. nærmeste forbindelseslinie på en globus; sammenhængende udbredelse er uproblematisk at afbilde), og mange sammenfaldende tracks udgør et »generalized track«, som igen konstituerer data eller generelle mønstre (bundter af linier mellem »vikarierende« undergrupper), som det er den historiske biogeografis opgave at kortlægge og forklare. Som typiske »generelle spor« kan nævnes de utallige

slægtskabsforbindelser mellem både planter og dyr på den sydlige halvkugles kontinenter (og Indien), som bl.a. data er det, der er baggrunden for »Gondwana«-conceptet. Metoden må iflg. Nelson (1973) nemt kunne kvantificeres præcist.

Metodologisk accepterede Nelson (1975), at fylogenetiske slægtskabsforhold mellem delene af en disjunkt udbredt gruppe ikke behøver at implicere migrationer fra et oprindeligt delområde (oprindelsescenter), men simplere kan tydes, som om en oprindelig vid udbredelse er blevet fragmenteret på grund af opståede geografiske barrierer. Disse barrierers rækkefølge må modsvare forgreningspunkter i gruppens stamtræ, så hvis barriererne (vikarians begivenhederne) kan geologisk dateres, giver de minimumsaldre for de involverede speciationer og dermed for de forskellige undergrupper.

Den historiske geologi og stamtræerne kan således belyse hinanden (se Seberg, nedenfor) under forudsætning af, at speciationerne i stamtræet faktisk er allopatriske (såkaldt geografisk artsdannelse). Dog vil organismegrupper kunne reagere meget forskelligt på en bestemt barrieres opståen, så at én gruppe evt. differentieres i arter eller underarter, mens en anden forbliver den samme art udifferentieret på hver sin side af barrieren (f.eks. land- henh. vanddyr langs kysten af den sig spredende Nordatlant kunne reagere forskelligt).

Nelsons metode (se også 1983, Nelson & Platnick 1980, 1981, Platnick & Nelson 1978) er baseret på kladistiske analyser af organismers slægtskab og kræver dermed sammenligning mellem mindst 3 områder. Inden for hver af disse skal der være endemiske arter eller grupper, hvis slægtskabsforhold til de andre områders kan påvises. Metoden er en undersøgelse af endemisme-områders kladistiske relationer og har som mål at »tyde søstergruppers udbredelse mest simpelt« (Patterson 1981: 466). Det er kladistiske sammenligninger, der kræver mindst 3 taxa (se Hennig 1966, Bonde 1976, 1977, Patterson 1980).

Hvis man altså antager, at en gruppe oprindeligt er vidt udbredt (contra Darwins lokale oprindelsescentre), dvs. gruppens fælles forfar havde stor udbredelse, ekstremt evt. var kosmopolit, og at en sådan udbredelse fragmenteres, så behøves ingen forklaringer i form af vandringer – aktive eller passive. Det er oprindelige, primitive udbredelsesområde skønnes i en sådan model

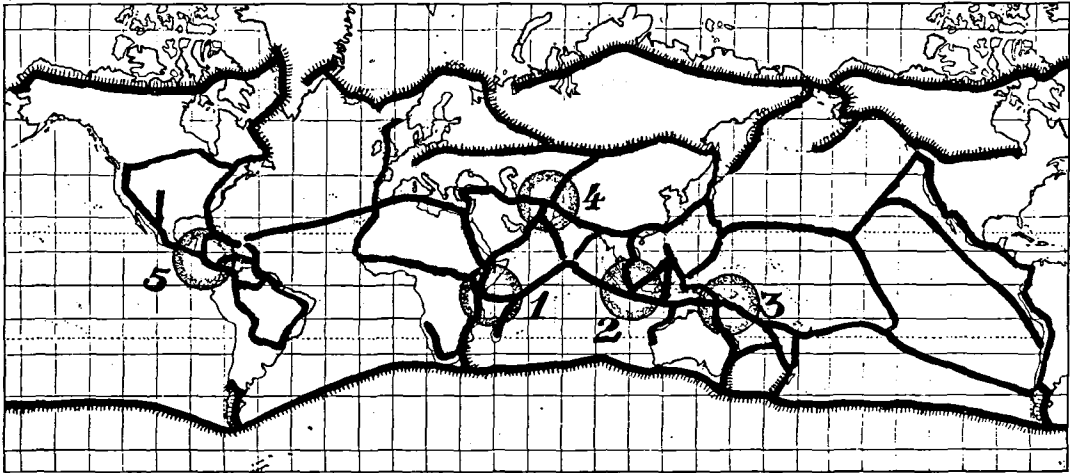


Fig. 1. Croizat's (1958 [Vol. 2b]; fig. 259) summary of his biogeographical studies. The hatched lines at the top and bottom of the map represent trans-Arctic (Arctic Ocean) and trans-Antarctic (Southern Ocean) generalized tracks, respectively. Other important generalized tracks in this figure are (proceeding from left to right): the trans-Atlantic Ocean track connecting North, Central and South America with Africa and Europe; the trans-Indian Ocean track linking Africa, Asia and Australasia; and the trans-Pacific Ocean tracks running from East Asia and Australasia to North and South America. Note the numbered centers or nodes (1-5) where major generalized tracks overlap, as in Node 5 (Caribbean/Mesoamerica) where trans-Pacific and trans-Atlantic tracks converge; and the care taken to distinguish trans-Pacific Ocean tracks, involving North and South America (right side of map) from the trans-Atlantic Ocean track relating the New World to Africa and Europe (left side of map).

Fig. 1. Opsummering af Croizats panbiogeografiske studier baseret på landbiota (1958) i form af »generalized tracks« og nummerede knudepunkter, tektoniske konvergens zoner, hvor flere af disse overlapper. Fra Craw & Weston (1984) med deres tekst.

bedst ved addition af de nu adskilte forekomstområder, dvs. »hologenese« i Rosas forstand (1931).

En fejlkilde er mulig uddøen i yderligere områder, som burde have været adderet. I al fald skal fossillforekomster lægges til det skønnede oprindelsesområde, hvis pågældende fossiler kan vises at høre til en undergruppe af den gruppe, for hvilken stamformens udbredelse søges skønnet.

Når analysen foretages for mange forskellige grupper i de samme områder, bliver hypotesen om stamformernes oprindelige udbredelse samtidig til et skøn over den oprindelige biota, dens elementers udbredelse og områdets påfølgende opsplitning (dvs. barrierers opståen). Hvis mange grupper med meget forskellig spredningsformåen (regnorme, træer, fugle etc.) viser stort set »kongruente« speciations-historier, så må konklusionen være, at der bag dette ligger en fælles ydre årsag som områdets opsplitning, og ikke at grupperne hver for sig har foretaget mere eller mindre sandsynlige spredninger. »Hologenetiske« modeller minimerer spredningsantagelser og virker derfor stik modsat af de traditionelle oprindelses-

center/spredningsmodeller i deres »prediktion« om fortiden (sml. Thomsen 1978).

For en gruppe, som i dag har sine medlemmer (undergrupper) i Indien, Afrika og Sydamerika, vil den fælles stamforms udbredelse blive estimeret som Indien + Afrika + Sydamerika. Dette er selvfølgelig det samme som at sige, at stamformen levede på en del af Gondwanaland før dets opsplitning. De tre områder er »beslægtede« i en vis geografisk forstand.

Disse hologenetiske eller vikarians modeller er selvfølgelig ikke baseret på, at spredninger aldrig har fundet sted i naturen. Men i sådanne modeller er spredning af en art eller en gruppe indiceret ved, at den forekommer sammen med en eller flere andre monofyletiske grupper; sådan sympatri efter en allopatrisk speciationsmodel må jo betyde, at en eller begge sympatriske grupper har spredt sig ind i den andens område. Et andet indicium for spredning vil være enkelte tracks som slet ikke følger »generalized tracks« eller i den kladistiske metode (se dog kritik i Craw 1983) slægtskabsmønstre, som er helt inkongruente med det store flertal af sådanne mønstre. Hvis

sympatrisk speciation skulle kunne vises at være et meget almindeligt fænomen, så må en mængde af disse ideer og metoder tænkes om igen (Bonde 1977: 757).

Der er altså en distinktion mellem metoder i:

- A) panbiogeografi, som analyserer »tracks« og forklarer »generalized tracks« som skøn over oprindelige biota og dermed prediktioner om tidligere geografiske sammenhænge
- B) vikarians-biogeografi baseret på kladistik, hvorunder de biologiske slægtskabshypoteser (kladogrammer) transformeres til hypoteser om de involverede udbredelsesområders sammenhænge (arealkladogrammer), og hvor det så er de generelle træk ved mange arealkladogrammer omfattende de samme områder, dvs. kladogrammernes kongruente dele, som skal forklares ved en fælles årsag.

Tilhængere af den sidste metode (f.eks. Patterson 1981) hævder, at Croizats metode svarer til en »fenetisk« klassifikation af arealerne (altså skulle være begrundet i et »over all similarity« mål angående de grupper, der forekommer i områderne) – Craw (1982) protesterer indigneret og mener, at også Croizats analyse indeholder et element af biologisk slægtskab baseret på fælles afstamning (Rosen 1976 og 1978 anvender henholdsvis Croizats og den kladistiske metode; se Savage (1982) om samme region med kontrastering af sprednings- og vikariansprincipper i skematisk form).

Fra et kladistisk synspunkt er en fenetisk »over-all-similarity« analyse af slægtskabsforhold (og fylogeni og klassifikation) simpelthen ikke informativ nok, slægtskab må indiceres ved »special similarity« (homologier, synapomorfier). Det var vel, hvad Nelson et al. indså også angående »geografisk slægtskab« efter brevvekslinger og samarbejde med Croizat (se Croizat et al. 1974), som førte til, at denne fik en hæderspris fra Amer. Mus. Nat. Hist. (ligesom Hennig havde fået). Det tydeligste vidnesbyrd fås nok fra Nelson & Platnick (1978) i deres påvisning af, at vidtudbredte taxa i biogeografi ikke er informative angående sammenhænge mellem de delområder, hvori de forekommer, men snarere er analoge til symplessiomorfier (fælles primitive træk) i en kladistisk slægtskabsanalyse. Det er klart, at sådanne grupper vil blive afbildet som »tracks« i den panbiogeografiske metode, som derved har

»generalized tracks«, der på mere upræcis måde afspejler det biologiske slægtskab områderne imellem (se Patterson 1981).

Den kladistiske vikarians metode (Platnick & Nelson 1978) er således en videreudvikling af Croizats metode og lægger afstand til visse af hans ideer (se Nelson & Platnick 1978, 1980, 1981, Nelson 1983, Cracraft 1983) til Croizats fortørnelse (1982; heri fralægger han sig også ansvaret for dele af Croizat et al. 1974). Bl.a. accepterer han ikke Hennigs (1966) fylogenetiske systematik, som er rationalen bag kladistikken.

Craw & Weston (1984) specificerer forskellene på kladistisk vikarians metodik og panbiogeografi (Croizat (1982) skelner mellem panbiogeografi som en metode og den nyere ide som en teori) og fremdrager nogle af Croizats panbiogeografiske prediktioner, som var nytænkning, der har kunnet bekræftes af moderne historisk geologi: Den sammensatte natur af Nord- og Sydamerika med den vestligste bræmme beslægtet med Østasien og det australske område (måske et »Pacifica«) og Croizats knudepunkter for flere »generalized tracks«, som er tektoniske konvergens-zoner, hvor flere biota, dvs. geografiske områder, er stødt sammen (fig. 1), f.eks. Caribien, Pamir/Altai og Indonesien. Den yngre kladistiske metode har (endnu) ikke opnået nær samme status som videnskabeligt forskningsprogram: Rosen (1978) undersøgelse er den eneste, der nærmer sig i prediktiv værdi ved at forudsige ukendte geografiske eller geologiske relationer (se også Patterson 1981 og Platnick 1981 om dette eksempel).

Craw & Weston (1984; se også Ball 1976) mener ikke, at den traditionelle oprindelsescenter/sprednings-biogeografi har tilsvarende status som videnskab, men blot er tilfreds med at efterrationalisere plausible scenarier (dvs. fortælle gode adaptationistiske historier). Nelson (1978) præsenterer ideernes forløbere fra 17–1800-tallet (se også Nelson & Platnick 1981, Seberg 1984, Brøstrup 1984 og Andersen & Muus 1984).

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

Litteratur

- Andersen, N. M. & Muus, B. 1984: Den ny biogeografi. I: Bonde, N. m. fl. (red.): *Evolutionstankens historie*. Bd. 2. (U. trykning). Gad, Kbh.

- Ball, I. R. 1976: Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Syst. Zool.* 24, 407-430.
- Bonde, N. 1976: Nyt om menneskets udviklingshistorie. *Dansk geol. Foren., Årsskrift for 1975*, 19-34.
- Bonde, N. 1977: Cladistic classification as applied to vertebrates, 741-804. In: Hecht, M. K. et al. (eds.) *Major patterns in vertebrate evolution*. Plenum, New York.
- Brundin, L. 1966: Trans-Antarctic relationships and their significance. *K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.* 4(11), 1-472.
- Bræstrup, F. W. 1984: Zoogeografi: Dyrenes udbredelse. I: Bonde, N. & Stangerup, H. (red.) *Evolutionstankens historie*. Bd. 1. Gad. Kbh. (i tryk).
- Cracraft, J. 1979: Cladistic analysis and vicariance biogeography. *Am. Sci.*, 71, 273-281.
- Craw, R. C. 1982: Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: A radical view. *Syst. Zool.*, 31, 304-316.
- Craw, R. C. 1983: Panbiogeography and vicariance cladistics: Are they truly different? *Syst. Zool.*, 32, 431-438.
- Craw, R. C. & Weston, P. 1984: Panbiogeography: A progressive research programme? *Syst. Zool.* 33(1), 1-13.
- Croizat, L. 1958: *Panbiogeography*. L. Croizat, Venezuela.
- Croizat, L. 1964: *Space, Time, Form. The Biological System*. L. Croizat, Caracas, Venezuela.
- Croizat, L. 1982: Vicariance/vicariism, panbiogeography, »vicariance biogeography«, etc.: A clarification. *Syst. Zool.*, 31, 291-304.
- Croizat, L., Nelson, G. and Rosen, D. E. 1974: Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.* 23, 265-287.
- Darwin, C. 1872: *The Descent of Man*. Murray, London.
- Hennig, W. 1966: *Phylogenetic systematics*. Urbana, III. (2. udg. 1979), 263 pp.
- Hennig, W. 1971: Zur Situation der biologischen Systematik, 7-15. In: Siewing, R. (ed.): *Methoden der Phylogenetik. Erlanger Forschungen B, Naturwiss.*, 4, 88 pp.
- Nelson, G. J. 1969: The problem of historical biogeography. *Syst. Zool.* 18(2), 243-246.
- Nelson, G. J. 1970: Outline of a theory of comparative biology. *Syst. Zool.* 19, 373-384.
- Nelson, G. J. 1973: Comments on Leon Croizat's biogeography. *Syst. Zool.* 22, 312-320.
- Nelson, G. J. 1974: Classification as an expression of phylogenetic relationships. *Syst. Zool.*, 23, 344-359.
- Nelson, G. J. 1975: Historical biogeography: An alternative formalization. *Syst. Zool.* 23(4), 555-558.
- Nelson, G. J. 1978: From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. *J. Hist. Biol.* 11, 269-305.
- Nelson, G. J. 1983: Vicariance and cladistics: Historical perspectives with implications for the future, 469-492. In: *Evolution, time and space: The emergence of the biosphere* (R. W. Sims et al., eds.). Academic Press, London.
- Nelson, G. J. & Platnick, N. I. 1978: The perils of pleisomorphy: Widespread taxa, dispersal, and phenetic biogeography. *Syst. Zool.* 27(4), 474-477.
- Nelson, G. J. & Platnick, N. I. 1980: A vicariance approach to historical biogeography. *BioScience*, 30(5), 339-343.
- Nelson, G. J. & Platnick, N. I. 1981: *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Nelson, G. J. & Rosen, D. E. (eds.) 1981: *Vicariance biogeography: A critique*. Columbia University Press, New York.
- Patterson, C. 1980: Cladistics. *Biologist*, 27, 234-240.
- Patterson, C. 1981: Methods of paleobiogeography, 446-500. In: Nelson, G. & Rosen, D. E. (eds.).
- Platnick, N. I. 1981: Widespread taxa and biogeographic congruence. 223-227. In: Brooks, D. R. & Funk, V. A. (eds.): *Advances in cladistics*, I.
- Platnick, N. I. & Nelson, G. J. 1978: A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.* 27, 1-16.
- Rosa, D. 1931: *L'hologénese*. Alcan, Paris.
- Rosen, D. E. 1974: Review: Space, Time, Form: The biological synthesis by Leon Croizat. *Syst. Zool.* 23(2), 288-290.
- Rosen, D. E. 1976: A vicariance model of caribbean biogeography. *Syst. Zool.* 24(4), 431-464.
- Rosen, D. E. 1978: Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.* 27, 159-188.
- Savage, J. M. 1982: The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersals or vicariance? *Ann. Missouri Bot. Gard.* 69, 464-547.
- Seberg, O. 1984 (i tryk): Fra Paradisets Have. Hovedtendenser i historisk plantegeografi. I: Bonde, N. & Stangerup, H. (red.): *Evolutionstankens historie*. Bd. 1. Gad, Kbh.
- Tattersall, I. & Eldredge, N. 1977: Fact, theory, and fantasy in human paleontology. *Amer. Sci.*, 65, 204-211.
- Thomsen, K. 1978: *Hologenetisk analyse af fossile og recente menneskers udbredelse*. Upubliceret eksamensopgave, Palæoekologisk laboratorium, Aarhus Universitet.
- Wiley, E. O. 1981: *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley and Sons, New York.