

Vikariansbiogeografi – et alternativ til spredningsteorier

BENT MUUS



Muus, B.: Vikariansbiogeografi – et alternativ til spredningsteorier. *Dansk geol. Foren., Årsskrift for 1984*, side 97–101, København, 28. februar 1985.

Based on phylogenetic hypotheses vicariance biogeography searches for replicated patterns of distribution accomplished through fragmentation of former coherent biota followed by allopatric speciation. Controversies with other schools of biogeography are shortly touched upon and it is concluded that vicariance biogeography has induced many useful ideas to modern biogeography without making common sense redundant.

Bent Muus, Zoologisk Museum, Universitetsparken 15, 2100 København Ø. 1. november 1984.

Vikariansbiogeografien som metode kan siges at være inspireret af en enkelt mand, Leon Croizat, der primært var botaniker og specialist i Euphorbiaceer (vortemælk o.lign.). Han har gennemført omfattende og detaljerede biogeografiske studier af både planter og dyr og publiceret flere tusinde sider. Hans hovedværker fra 1952–64 er udgivet privat i Venezuela, og de er svært tilgængelige i dobbelt forstand.

Croizat var en kontroversiel person. Han var tilhænger af hologenese-teorien (Rosa, 1918), ifølge hvilken man kan estimere en uddød stamarts udbredelsesområde ved at addere udbredelsesområderne for de arter, der nedstammer fra den. Han mente, at artsdannelse hovedsageligt foregår *in situ* ikke ved spredning eller afsnøring af marginale populationer.

Leon Croizat og hans panbiogeografiske arbejder var ukendte for de fleste zoologer og negligeret af biogeograferne, indtil han blev trukket frem af de to meget progressive amerikanske ichthyologer og cladister Nelson og Rosen (Nelson 1973, Croizat, Nelson & Rosen 1974).

Tidspunktet er ikke tilfældigt. I løbet af 60'erne og 70'erne fik biogeografien udskiftet en stor del af sit tankegods, dels fordi Hennigs fylogenetiske systematik (1966) begyndte at slå igennem blandt taxonomerne, dels på grund af den pludselige generelle accept og udvikling af teorier for kontinentalforskydningernes omfang og kronologi.

Der var blandt yngre biogeografer og taxonomer opstået en udbredt misfornøjelse med de

spekulative spredningsteorier, den evindelige jagt på centre for artsdannelse, og den evolutionære systematikens upræcise *ad hoc* fortolkninger, som det var logisk umuligt at gendrive. Med videnskabsteoretikeren Karl Poppers værker (1959, 1962) gik det for første gang op for en række biogeografer og taxonomer, at hypoteser for at være konstruktive skal være falsificerbare og ikke hvile på aprioristiske mere eller mindre subjektive opfattelser. Karl Popper blev cladisternes skytshelgen.

Netop Leon Croizat har i sin Panbiogeografi (1958) rettet svær kritik mod de traditionelle biogeografers ofte spekulative behandling af udbredelsescentre, migrationer, chance spredning og spredningsmåder, den udbredte overvurdering af fossilers biogeografiske betydning og mod den ufrugtbare adskillelse mellem fytogeografi og zoogeografi.

Croizats biogeografiske dokumentation er overvældende alsidig. Baseret på et utal af botaniske og zoologiske monografier, revisioner, checklister, faunistiske og palæogeografiske arbejder har han kortlagt tusindvis af udbredelsesmønstre, der aldrig før har været oversigtligt sammenstillet.

Croizat søger at vise, at planter og dyrs udbredelsesmønstre ikke er tilfældige, som man mere eller mindre ville vente det ud fra spredningshypoteser, men falder i et begrænset antal spredningsmønstre, eller som Croizat kalder det, generalized tracks.

Croizat og hans fortalere og proselytter (Croizat et al. 1974, Nelson & Platnick 1980 & 1981) anvender termen vikarians som et etords-synonym for allopatrisk speciation. Speciationen opstår helt overvejende ved deling af eksisterende biota, det vil sige hele samfund af dyr og planter. Delingen sker ved dannelsen af barrierer i forbindelse med geologiske/klimatiske hændelsesforløb og betegnes vikariansbegivenheder. Vikariansmodeller hævder med andre ord, at nulevende taxa stort set forekommer dér, hvor også deres forfædre levede.

Der findes således ikke oprindelsescentre, hvorfra arterne spreder sig. Det er ikke nødvendigt at postulere spredning for at forklare allopatri hos nært beslægtede arter. Sympatri er dog tegn på spredning – eller som Croizat kalder det – mobilisme, efter at speciation har fundet sted. »Vikarians frembringer geografisk differentiering og multiplikation af arter, og spredning producerer sympatri og muligheder for interspecificke interaktioner (dvs. kompetitiv eksklusion, økologisk differentiering, ekstinktioner)«.

Vikariansbiogeografen ser derfor sin opgave i at identificere og afgrænse arters eller monofyletiske artsgruppers individuelle udbredelser kaldet »tracks«. Et track er simpelthen en linie, der enten blot forbinder nært beslægtede arters eller søstergruppers forekomststed eller trækkes langs randen af deres udbredelsesområder og forbindes tværs over eventuelle barrierer. Hvis man benytter proceduren for mange forskellige plante- og dyregrupper, kan de enkelte tracks ofte falde sammen til baner af kongruente tracks, generalized tracks.

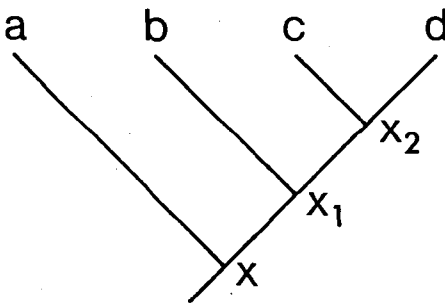


Fig. 1. Cladistisk analyse af arterne a-d's fylogeni, x_1 - x_2 hypotetiske stamformer.

Phylogeny of species a-d, x_1 - x_2 hypothetical ancestors.

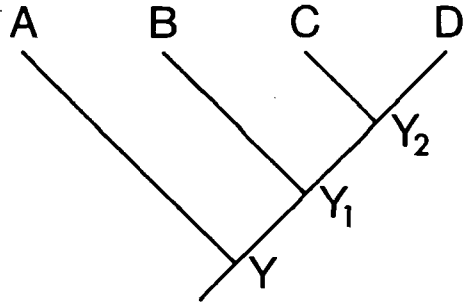


Fig. 2. Et areogram visende fraktioneringens kronologi, der stemmer med cladogrammet figur 1.

Areogram showing chronology for the fractioning agreeing with the cladogram figure 1.

Metoden forudsætter naturligvis, at de taxa, der benyttes ved analysen, virkelig er monofyletiske. Mange dyre- og plantegrupper mangler en moderne taxonomisk behandling, hvor f.eks. plesiomorfe og apomorfe karakterer ikke er rodet sammen, så det kan i praksis være vanskeligt at finde egnede planter og dyr til en alsidig vikariansanalyse.

Udgangspunktet er almindeligvis, at en taxonom gennemfører en cladistisk analyse af den organisme-gruppe, han arbejder med. Resultatet bliver et cladogram (fig. 1), d.v.s. en hypotese for arternes fylogenetiske relationer men også for speciationernes principielle kronologi. Da vikariansmodellen siger, at artsdannelse overvejende sker i forbindelse med vikariansbegivenheder, d.v.s. deling af populationer på grund af opståede barrierer, så må cladogrammet per definition også angive kronologien for vikariansbegivenheder. Efter vikariansmodellen vil den logiske fremgangsmåde derfor være at indsætte de nulevende taxas udbredelsesområder direkte på cladogrammet og så arbejde sig baglæns ned gennem de hypotetiske forfædre, idet man ved hvert forgreningspunkt søger at udlede den relevante vikariansbegivenhed eller eventuelle spredningsbegivenhed gennem analyse af den palæogeografiske udvikling, se fig. 2 og 3.

På den måde kan det lykkes at skabe en biogeografisk hypotese, der kan falsificeres, og som under alle omstændigheder er betydeligt bedre funderet end den biogeografiske traditions mange subjektive forklaringer. Der findes nu en hel del eksempler, hvor disjunkte udbredelser af søstertaxa har fået en rimeligere og mere simpel

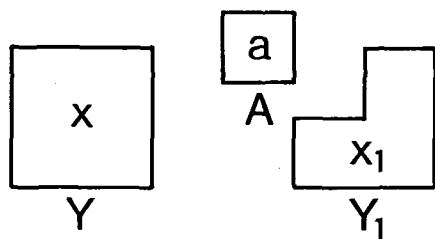
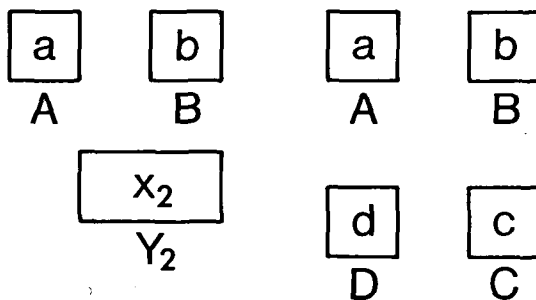


Fig. 3. En palæogeografisk analyse sandsynliggør gradvis fraktionering af området Y til områderne A-D, hvor arterne a-d findes recent. Indsat de hypotetiske aner fra figur 1.



Paleogeographical analysis showing gradual fractioning of area Y into areas A-D, where the extant species a-d are living. Hypothetical ancestors added.

forklaring, end de hidtil har haft, fordi de kan sandsynliggøres som værende vikariansfænomener følgende konstaterede palæogeografiske ændringer - f.eks. kontinentaldrift, se fig. 4.

Biogeograferne er, som det vil være de fleste bekendt, delt i forskellige lejre, hvor man samles om hver sin generalstab af særligt fremtrædende ideologer og strateger. Stridspunkterne angår navnlig uenigheder om det sæt af spilleregler og doktriner, som de forskellige skoler opstiller.

Både de klassiske såkaldte evolutionsbiogeografer, f.ex. Darlington (1957) og Briggs, og de cladister, der samles under Hennigs og Brundins faner er i modsætning til vikariansbiogeograferne enige om, at der findes artsdannelsecentre, d.v.s. steder, der fabrikerer arter, der eksporteres til andre dele af verden ved spredning. Men så hører enigheden også op. Darlington og Briggs mener, at de mest avancerede (apomorfe) arter

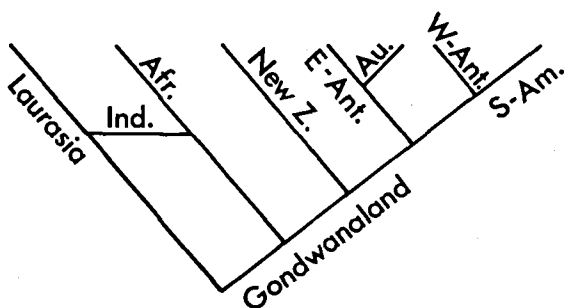


Fig. 4. Areogram visende kronologien for Gondwanalands opsplitning, E-Ant. og W-Ant. henholdsvis Øst- og Vestantarktis (let modificeret efter Rosen).

Areogram showing chronology for the splitting of Gondwanaland (from Rosen).

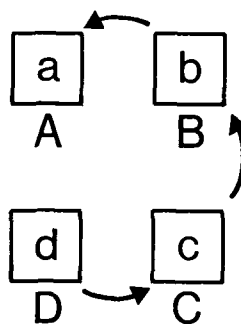


Fig. 5. »Darlington-skolen«, se teksten.

The "Darlington-school", see the text.

vil findes nær centrum af oprindelsecentret, mens de mere primitive (plesiomorfe) findes marginalt og foretager spredning (fig. 5). Denne anskuelse har i virkeligheden aner tilbage til Darwin, Wallace og kolonitidens opfattelse af progressiv udvikling. Hennig og Brundin tager helt afstand fra denne tanke. Efter deres opfattelse følger artsdannelsen nemlig den såkaldte Hennigske progressionsregel. Hennig opfattede artsdannelse som et allopatrisk fænomen knyttet til spredning. Modsat Darlington og Briggs opfattelse befinder den plesiomorfe art sig centralt i oprindelsecentret, mens de afledte apomorfe arter vil være perifere, d.v.s. findes der, hvortil de i sin tid er kommet ved spredning (fig. 6).

Nelson, Rosen og Platnick, der er vikariansbiogeografiens strikteste forkæmpere, anser det for meningsløst med al den henvisning til spredning. Så Hennigs progressionsregel ser de som et pinligt fejltrin fra mesterens side, en utilladelig

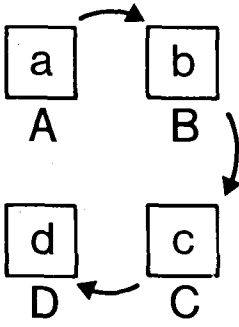


Fig. 6. Brundin's og Hennig's »progressionsregel«, se teksten.

Brundin's and Hennig's "progression rule".

apriorisme, som også disciplen Brundin benytter (1966).

Trods kontroverser har disse tre skoler alle ydet værdifulde bidrag til nyudvikling af den historiske og analytiske biogeografis metoder og tankegods. Uenighederne har skærpet opmærksomheden over for brist i logikken og tvunget kombattanterne til at gøre sig egne tanker klare.

Man kan da også spore en opblødning af standpunkter. Brundin er begyndt at forklare, at hans progressionsregel jo kun er en regel, ikke en lov, og han har rosende ord til Croizat. Nelson er begyndt at skrive, at spredning naturligvis kan spille en rolle ved siden af vikariansbegivenheder. De eneste, der vel aldrig rigtig kan finde sig til rette med hinanden, er cladisterne og evolutions-systematikerne – altså Hennig-skolen på den ene side og Simpson (f.ex. 1965), Mayr (1969), Darlington og Bock på den anden. Deres dilemma kendes fra andre videnskaber og fra dagliglivet og drejer sig om, hvorvidt »intuition« baseret på erfaring og tilfældig viden bør spille ind – *in casu* når man konstruerer fylogener. Rigtige cladister forkaster erfaring til fordel for logisk strengthed. Evolutions-systematikerne inddrager al viden, tilfældig eller ej, for at udelukke den er at bortkaste relevant information. Pielou (1979) belyser skismaet med følgende eksempel: Skal en motorsagkyndig ved køreprøven lade den elev bestå, der klarede prøven fremragende, men som han samme morgen havde set køre over for rødt og som næsten var kollideret med ham? En cladist vil sige bestået! En evolutions-systematiker dumpet!

Man kan ikke sige, at vikarianstanken er ny.

Croizat har haft forgængere allerede i forrige århundrede både blandt botanikere og zoologer. De har bare været for spagfærdige til at blive hørt blandt de mange spredningsbiogeografer. Men det er gnavpotten Croizat, der med sin hvasse pen og den herkuliske kompilation af data har givet vikarians paradigmaet substans og som har givet cladisterne et kærkomment våben til supplement af deres Hennigske arsenal i kampen mod evolutions-systematikerne. Den belejlige simultane udvikling af pladeteknikken har forsynet vikariansmodellen med den opbakning, der er resulteret i den omfattende interesse for den.

Selvfølgelig er vikariansbiogeograferne gået for vidt i deres iver for at undertrykke spredningshypoteser og tanker om oprindelsescentre. Men det er jo op til de mere moderate og nøgterne biogeografer at bruge de værdifulde dele af vikariansmodellen og efterlade nogle af de svært fordøjelige doktriner.

For flertallet af biogeografer har Croizats indsats været lidt af en befrielsesaktion (Ball 1975), fordi man efterhånden følte nødvendigheden af at udlede begrænsede oprindelsescentre og tegne udbredelsesruter for udbredelse fra disse centre som en utålelig spændetrøje. Vikariansmodellen lukker op for mange nye ideer og for inspiration, og den understreger ansvaret for at formulere hypoteser stringent, så de kan falsificeres. Et bud Croizat i øvrigt ikke altid selv efterlevede og som Nelson og Rosen overtræder oftere, end de selv tror.

Vikariansmodellen har været frugtbar på samme måde, som man kan sige, at den såkaldte punktualistiske opfattelse af macroevolution har været en nyttig reaktion mod den gradualistiske vanetænkning, uden at man derfor skal tage alle dens teser for gode varer.

Croizat kunne ikke acceptere Wegeners kontinentalforskydningsteorier af én bestemt grund: Han fandt den uforenelig med en lang række transpacifiske udbredelser især af plantegrupper, og så ingen grund til at bøje biologiske kendsgerninger efter kurante geologiske opfattelser. Flere moderne biogeografer nærer samme anskuelse (Ball, 1975; Melville, 1981).

De amfipacifiske planteudbredelser er stadig overordentlig gådefulde. Kew Garden-botanikeren Melville nåede i tresserne den konklusion, at de nuværende planteudbredelser i den pacifiske

region ikke kan forklares tilfredsstillende uden antagelsen af et senpalæozoisk Pacifica kontinent. Pacifica – hævder Melville (1981) – disintegrerede, og fragmenterne fragtedes med de forskellige mesozoiske plader indtil de kolliderede med henholdsvis Patagonien og Peru, Nordamerika og Alaska, Kamtchatka, Japan og Østasien.

Melville får støtte til sin teori af geofysikerne Nur & Ben-Avraham (1981), men den imødegås også kraftigt af andre geologer. Men måske skal man undlade at betragte Pacifica-teorien med samme ironi, som man i sin tid brugte over for Alfred Wegener. Hvem ved?

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

Litteratur

- Brundin, L. 1966: Transantarctic relationships and their significance. *K. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.* (4), 11: 1-472.
- Ball, I. R. 1975: Nature and formulation of biogeographic hypotheses. *Syst. Zool.* 24: 407-430.
- Croizat, L. 1958: *Panbiogeography*, 2 vol. Caracas. Eget forlag.
- Croizat, L., Nelson, G. & Rosen, D. E. 1974: Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.* 23: 265-287.
- Darlington, P. J. 1957: *Zoogeography*. Wiley, New York.
- Hennig, W. 1966: *Phylogenetic Systematics*. Univ. Illinois Press, Chicago (2. udg. 1979).
- Mayr, E. 1969: *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, N.Y.
- Melville, R. 1981: Vicariance plant distributions and paleogeography of the Pacific region. I: Nelson, G. & Rosen, D. E. (eds): *Vicariance biogeography: a critique*: pp. 238-274. Columbia Univ. Press, New York.
- Nelson, G. 1973: Comments on Leon Croizat's biogeography. *Syst. Zool.* 22: 312-320.
- Nelson, G. & Platnick, N. 1980: A Vicariance Approach to Historical Biogeography. *Bio Science* 30(5): 339-343.
- Nelson, G. & Platnick, N. 1981: *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia Univ. Press, New York.
- Nur, A. & Ben-Avraham, Z. 1981: Lost Pacific Continent: A mobilistic Speculation. I: Nelson, G. & Rosen, D. E. (eds): *Vicariance biogeography: a critique*: pp. 341-358.
- Pielou, E. C. 1979: *Biogeography*. John Wiley & Sons, New York.
- Popper, K. R. 1959: *The logic of scientific discovery*. Hutchinson, London.
- Popper, K. R. 1962: *Conjectures and Refutations: the growth of scientific knowledge*. Harper Torch Books, New York.
- Rosa, D. 1918: *Ologenesi* (Fr. udg. 1931: L'Ologénèse. Alcan, Paris).
- Simpson, G. G. 1965: *The Geography of Evolution*. Chilton, Phila.