



Spridning eller vikarians

– biogeografernas dilemma exemplifierat med sydbokarna *Nothofagus*

Växters olika utbredningsmönster har länge fascinerat forskarna. Uppsalabotanisten Ulf Swenson visar hur man med tvärvetenskapliga metoder och avancerade dataprogram kan sluta sig till varför de olika sydboksarternas nutida utbredning ser ut som den gör.

TEXT OCH BILD: ULF SWENSON

Biogeografi är ett forskningsfält där man försöker förklara utbredningsmönster för växter och djur ur ett historiskt, evolutionärt eller ekologiskt perspektiv. En intressant forskningsgren inom biogeografien studerar organismer med nutida utbredningsmönster i geografiskt vitt isolerade landområden, som till exempel Afrika och Sydamerika. Denna typ av utbredningsmönster kallas för disjunktioner och kan förklaras genom spridning, vikarians eller båda. Med vikarians menas att en art som ur-

sprungligen fanns i ett enda, sammanhängande landområde av någon anledning isoleras i två eller flera populationer. Genom att genflödet upphör mellan populationerna sker därefter inte sällan en artbildning. Det finns många växtgrupper med disjunkta utbredningsmönster kring Stilla havet, till exempel i Sydamerika och Nya Zeeland, som kan antas ha uppkommit efter det att den forna kontinenten Gondwanaland bröts upp. Ett exempel är sydbokarna *Nothofagus*.

Förespråkare av vikarians respektive spridning kan sägas utgöra motsatta skolor inom biogeografien. Andra forskare intar en mer liberal hållning och menar att en kombination av vikarians och spridning är möjlig. Låt oss kalla forskningsfälten, i ordningen de nämnts, för vikarians-, spridnings- och historisk biogeografi. Vikariansbiogeografer anser ofta att spridning av växter över långa avstånd i princip är omöjlig. Argumenten är att det anses vara osannolikt att frön

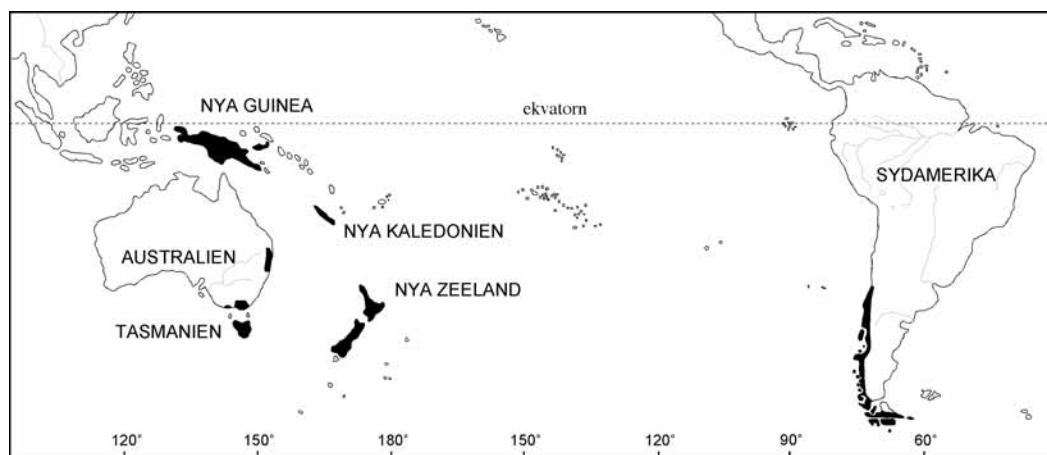


Figur 1. *Nothofagus solandri*, en av 35 arter sydbokar. Arten är endemisk för Nya Zeeland och namngavs efter Linnés lärjunge Daniel Solander som seglade tillsammans med Sir Joseph Banks på kapten Cooks första världsomsegling (1768–1771), bland annat till Nya Zeeland.

Nothofagus solandri, one of 35 species of southern beeches. This species is endemic to New Zealand and was named after Daniel Solander; one of Linnaeus' disciples.

kan transporteras över öppet hav, hamna på en lämplig plats, gro och etablera en livskraftig population i konkurrens med inhemska växter. Disjunkta utbredningsmönster av olika arter beror istället på geografisk isolering med påföljande artbildning. Denna typ av artbildning menas då vara den primära processen medan spridning utmed kontinuerliga landmassor eller landbryggor antas vara den sekundära processen. Om detta är riktigt borde isolering av geografiska områden återspeglas i många av de organismgrupper som en gång i tiden bebodde ursprungsområdet. Sambandet är orsaken till varför vikariansbiogeografi ansetts vara mera vetenskapligt gångbart under de senaste 20 åren än spridningsbiogeografi. Spridningsbiogeografer å andra sidan menar att alla oceaniska öar en gång måste ha koloniserats genom spridning, en process som borde vara lika sannolik för kontinentala landområden. Men spridningsmönster antas också vara slumpmässiga

och unika för varje organismgrupp, vilket gör dem omöjliga att testa och inte lika vetenskapligt användbara jämfört med vikariansbiogeografisk metodik. Vikariansbiogeografer har med denna utgångspunkt tyvärr kritiserat och ibland även förlöjligt spridningsbiogeografer som ovetenskapliga (Nelson 1978, Craw 1989). Någonstans mellan dessa två ytterligheter finns historisk biogeografi, där man tar hänsyn till flera processer, som spridning, vikarians och klimatfaktorer. Under de senaste tio åren har det inom detta forskningsfält utvecklats analysmetoder i syfte att identifiera vikarians- och spridningstillfällen samtidigt som man använder geologiska kunskaper om kontinenternas rörelser och fossila lämningar, en metod här kallad *modern historisk biogeografi*. I den här artikeln vill jag med sydbokarna som exempel belysa forskningsfälten vikariansbiogeografi och modern historisk biogeografi samt skillnaden dem emellan.



Figur 2. Sydbokarnas utbredning på öar och kontinenter i Stilla-havsregionen. Fossila lämningar av alla undersläktena är hittade i hela utbredningsområdet utom på Nya Guinea och Nya Kaledonien, där endast undersläktet *Brassospora* är funnet som fossil. Sydbokarna bildade även vidsträckta skogar under årmiljoner på Antarktis innan kontinenten nedisades (ej avbildat).

The Pacific distribution of *Nothofagus*. Fossils of all subgenera have been found throughout the area except on New Guinea and New Caledonia, where only *Brassospora* has been found. For millions of years, vast forests of *Nothofagus* were growing also in Antarctica.

En historisk återblick

Enligt Humphries & Parenti (1999) tänkte sig Carl von Linné (1707–1778) att alla organismer hade sitt ursprung på en tropisk ö i en stor ocean. Från detta artrika centrum skulle de ha spridit sig till sina nuvarande växtplatser. Lite senare indelade Augustin-Pyramus de Candolle (1778–1841) världen i tjugo biogeografiska regioner. Några av dessa var Sydafrika, Eldslandet och Nya Zeeland, regioner som än idag används i biogeografiska sammanhang.

Året 1805 väckte idén av Alexander von Humboldt (1769–1859) att organismernas och jordens historia på något sätt hängde ihop. Det skulle dröja till mitten av 1800-talet innan dessa tankegångar fick något större genomslag i vetenskapliga sammanhang. Den engelske botanisten Joseph D. Hooker (1817–1911) gjorde banbrytande upptäckter under åren 1839–1843 då han deltog som naturforskare på en expedition till Stilla havet. Han påpekade att Nya Zeeland och södra Sydamerika, liksom de Antarktiska öarna,

var växtplatser för närstående arter. Hooker tänkte sig att oceaniska öar torde koloniserats genom spridning av frön med hjälp av fåglar, havsströmmar och vindar men hans värderingar ändrades med tiden. I och med att varje art torde ha uppstått endast vid ett tillfälle (Hooker 1853) menade han att landområdena på något sätt under historien måste ha hängt samman, fungerat som spridningsvägar och att disjunktioner dem emellan var ett resultat av senare isolering. Denna isolering kunde uppkommit genom att forna landbryggor sedan länge försvunnit i havens djup.

Till skillnad från Hooker förespråkade Charles Darwin (1809–1882) att disjunkta grupper erhållit sin utbredning genom spridning över stora avstånd. Darwin menade att spridning över oceaner borde vara möjligt. Teorierna om spridning vann allt större fotfäste i vetenskapliga kretsar och när Alfred Wegener presenterade sina argument för kontinentaldriften 1924 vann han inte något gehör. Eftersom han var meteorolog

och hänvisade till växters utbredning togs inte hans teorier på allvar. Under 1960-talet hopade sig bevisen för kontinentaldriften, vilket ledde till allt fler rekonstruktioner över hur öar och kontinenter en gång i tiden suttit samman. Nu fanns plötsligt förklaringar till varför områden som Nya Zeeland och Sydamerika kunde hysa närstående arter. Bland föregångarna för den så kallade fylogenetiska biogeografen var svensken Lars Brundin (1907–1993), sedermera professor vid Naturhistoriska riksmuseet i Stockholm. Brundin var i grunden spridningsbiogeograf men anammade inbördes släktskap och publicerade 1966 ett omfattande arbete över södra halvklotets fjädermyggor, ett arbete som påverkade hela fältets utveckling. I och med att kontinentaldriften accepterades vann vikariansbiogeografens idéer fotfäste och metoder för att analysera vikariansmönster utvecklades under 1980-talet. Under de senaste tio åren har olika idéer och hjälpmedel tagits fram, inte minst av svenska forskare (Bremer 1992, Ronquist 1997).

Sydbokarna

Sydbokarna *Nothofagus* är ett släkte lövskogsbildande träd på södra halvklotet. De växer i huvudsak i tempererade trakter men förekommer även i varmare klimat som på Nya Kaledonien och Nya Guinea, särskilt i bergstrakter (Hill & Dettmann 1996, Veblen m.fl. 1996; se även Tyrberg & Milberg 1998). Släktet indelas i undersläktena *Brassospora*, *Fuscospora*, *Lophozonia* och *Nothofagus* och omfattar 35 arter. En av dessa är *Nothofagus solandri*, endemisk för Nya Zeeland (figur 1).

Länge ansågs sydbokarna vara närstående bokarna, släktet *Fagus*, träd som bildar lövskogar på norra halvklotet. *Fagus* och *Nothofagus* (som betyder falsk bok) fördes därför till familjen bokväxter Fagaceae. Modern forskning har visat att sydbokarna utgör en egen utvecklingslinje, inte nära släkt med vanliga bokar, utan är en systergrupp till bland annat valnöt, bokar, björkar och ekar (Savolainen m.fl. 2000). *Nothofagus* förs därför numera till Nothofagaceae, en familj som endast omfattar släktet *Nothofagus*.

Utbredningen är minst sagt märklig med

endemiska arter för Sydamerika, Nya Zeeland, Tasmanien, Australien, Nya Kaledonien och Nya Guinea (figur 2). Släktet är mycket gammalt och finns representerat som fossil i minst 80 miljoner år gamla bergarter (Dettmann m.fl. 1990, Hill 1991). Bland annat finns många fossila fynd från den Antarktiska halvön söder om Sydamerika, ett nedisat område som numera praktiskt taget saknar växtlighet, men här diversifierades släktet under senare delen av krita (Swenson m.fl. 2000).

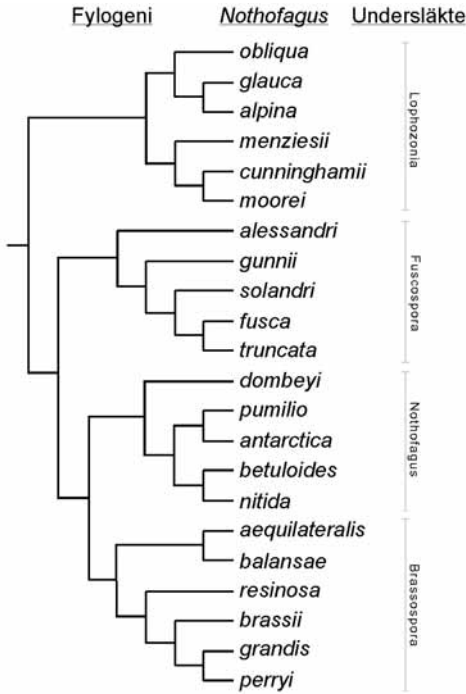
Fossilerna består av pollen, ved, blad och frukter. Frukterna är små nötter och saknar anpassningar till spridning. Med hjälp av fossil har man fått en god uppfattning om släktets forna utbredning i bland annat Antarktis, Australien och Sydamerika. Alla dessa landområden utgjorde för drygt 80 miljoner år sedan den sammanhängande kontinenten Gondwanaland.

Släktskap – en viktig pusselbit

För att kunna genomföra en analys i modern historisk biogeografi krävs oftast en fylogeni, en hypotes över inbördes släktskap. Modern historisk biogeografi är därför beroende av systematisk forskning som bland annat syftar till att klassificera och avgränsa organismer i så kallade naturliga eller monofyletiska grupper. Varje monofyletisk grupp har en utbredning i tid och rum, ibland intressant ur ett historiskt perspektiv.

Genom att studera blom-, blad- och fruktmorfologi (*morf*, av grekiskan med betydelsen form) jämförs karaktär för karaktär mellan arterna. Sedan 1980-talet använder man också i allt större utsträckning molekylära karaktärer bestående av DNA-sekvenser. Hos växter är det framför allt kloroplasten, där fotosyntesen äger rum, som visat sig mycket lämplig i sammanhanget. Till skillnad från morfologi ger molekyler massor av karaktärer på ett snabbt och enkelt sätt. Genom att kombinera data från molekyler och morfologi erhåller man inte sällan de bästa släktskapshypoteserna.

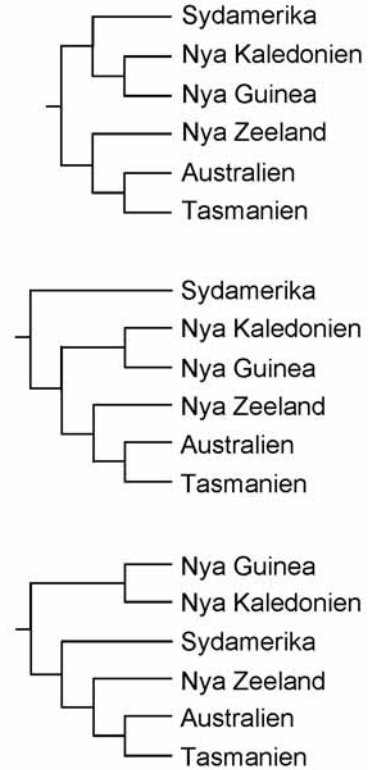
Den troligen viktigaste metodiken i detta arbete kallas för kladistik, en metod där karaktä-



Figur 3. Sydbokarnas fylogeni, en hypotes över deras släktskap, framtagen med hjälp av kladistiska metoder. Genom kännedom om varje arts utbredning utgör fylogenin utgångspunkten för en modern historisk biogeografisk analys.

Phylogeny of *Nothofagus* developed with cladistic methods.

terna analyseras och naturliga grupper eftersöks. Ofta krävs det snabba datorer och avancerade datorprogram. Analyserna producerar i sin tur trädstrukturer som kan tolkas som hypoteser över gruppens släktskap eller fylogeni. Kladistisk metodik har under de senaste tjugo åren revolutionerat vår syn på organismernas släktskap, inte minst märkbart i klassificeringen av växterna i den svenska floran (Bremer & Bremer 2000). Fylogeni för *Nothofagus*, som visas i figur 3, har växt fram under 1990-talet och baseras på morfologi, kloroplast-DNA och kärn-DNA (Hill & Jordan 1993, Martin & Dowd 1993, Manos 1997). Genom att man också känner utbredningen för varje art finns nu grundförutsättning-



Figur 4. Områdeskladogram – resultatet av vikariansanalys. Om sydbokarnas utbredning analyseras med metoden hittas tre lösningar, idéer om hur dagens landområden en gång i tiden isolerades från det forna Gondwanaland. Alla kladogram tyder på att Nya Kaledonien och Nya Guinea utgör två områden som i sen tid skildes från varandra, något som strider mot känd geologi. Är detta riktigt eller vad orsakar denna biogeografiska likhet?

Three area cladograms resulting from vicariance analysis. All cladograms indicate that New Guinea and New Caledonia were recently separated from each other; in contradiction to what geology tells us.



Sydbokskog i nationalparken Fiordland på Sydön, Nya Zeeland. Kanske såg delar av Antarktis ut så här för 35 miljoner år sedan.

Southern beech forest in Fiordland National Park, South Island, New Zealand. Possibly, this was a common view in Antarctica 35 million years ago.

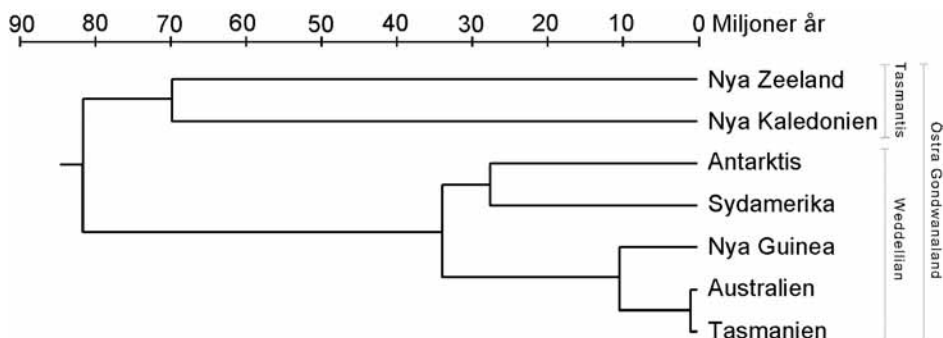
arna för en biogeografisk analys.

Vikariansbiogeografi och dess fallgropar

Ur en strikt hållen vikariansanalys erhålls områdekladogram (figur 4). Tanken är att om en grups historia följer ett vikariansmönster bör arternas släktskap direkt kunna överföras på hur landområdena en gång i tiden suttit samman. Detta kan exemplifieras med undersläktet *Lophozonia* (figur 3), men det är redan nu viktigt att påpeka skillnaden mellan en fylogeni med "påhakade utbredningar" och ett områdeskladogram, en hypotes över landområdenas inbördes relation (jämför figurerna 3 och 4). *Nothofagus menziesii* och *N. cunninghamii* är närmare släkt med varandra än vad någon av de båda är till *N. obliqua*. Dessa tre arter växer i Nya Zeeland, Australien respektive Sydamerika. Om man överför släktskapet till landområdena, borde Nya Zeeland och Australien ha isolerats senare från varandra än från Sydamerika. Om detta är rätt eller fel ur geologisk synvinkel (Nya Zeeland isolerades först av dessa tre områden, för mer än 80 miljoner år sedan) tar man inte hänsyn till.

Syftet är att erhålla områdeskladogram där varje landområde är representerat en enda gång, ett kladogram som illustrerar i vilken ordning områdena isolerats. Det finns naturligtvis många invändningar mot proceduren men tanken är att man skall erhålla alternativa idéer över hur landområdena en gång i tiden satt ihop. Detta kan jämföras med Alfred Wegeners argument att växternas utbredning är ett resultat av kontinentaldriften.

Ibland förekommer flera arter i ett och samma landområde, som exempelvis nio arter sydbokar i Sydamerika. Men i ett områdeskladogram finns det bara utrymme för Sydamerika att förekomma en enda gång. Åtta av nio arter behandlas därför som dubletter och måste tas bort ur analysen. Kanske har några arter uppkommit efter spridningstillfällen. Frågan är då: Vilka kan tas bort? Om en naturlig grupp är begränsad till ett och samma landområde, som det sydamerikanska undersläktet *Nothofagus*, kan alla taxa utom ett tas bort utan problem. Detta motsvarar artbildning i ett och samma landom-



Figur 5. Uppbrytningen av Gondwanaland under de senaste 80 miljoner åren illustrerat i en trädlik struktur, ett geotråd. Geotrådet kan i en biogeografisk analys förenas med sydbokarnas fylogeni (se figur 6).

The break-up of Gondwanaland during the last 80 million years illustrated as a geotree.

råde (Sydamerika), jämförbart med sympatrisk artbildning (Page 1994). Men Sydamerika representeras fortfarande av arter ur tre undersläkten och problemet är inte löst. En lösning är att tänka sig att varje undersläkte egentligen utgör en grupp som utvecklades innan den aktuella landmassan (Gondwanaland) började spricka upp. Då är det tänkbart att testa varje undersläkte för sig, men då blir informationen för undersläktet *Nothofagus* svårhanterlig – det finns inget annat område att jämföra med.

Vittspridda arter är ett annat problem. Man kan inte med säkerhet säga om en art har spridits från ett område till ett annat, vilket område som utgör källområdet, eller om en artbildning bara uteblivit efter det att landområdena isolerats. För många grupper är detta ett stort problem, dock ej för *Nothofagus*. Släktet har endast en vittspridd art, *N. cunninghamii*, som växer i både Australien och på Tasmanien. Logiskt är att anta att dessa två områden står varandra nära och bör behandlas som en naturlig grupp. Detta är geologiskt riktigt då Australien och Tasmanien bildade ett sammanhängande område så sent som under senaste istiden. Idag är de isolerade från varandra genom ett grunt hav.

Tre områdeskladogram förklarar *Nothofagus*

utbredning (figur 4). Dessa tolkas av vikariansbiogeografer, som inte accepterar spridningstillfällena eller tar hänsyn till geologin, som alternativa idéer över hur landområdena isolerats från varandra (Linder & Crisp 1995). I alla tre kladoogram bildar Nya Kaledonien och Nya Guinea en grupp samt Australien och Nya Zeeland en annan. Geologiskt kunniga personer lyfter säkert på ögonbrynen och påpekar att Nya Zeeland och Nya Kaledonien ligger på ett och samma kontinentala fragment (Tasmanien), som bröts loss från Gondwanaland för drygt 80 miljoner år sedan. Likaså är det utom all tvivel så att Nya Guinea är ett ungt landområde som tillhör den australiska kontinenten och inte Tasmanien.

Australien var i sin tur snarare förbundet med Sydamerika, inte Nya Zeeland. Man kan då fråga sig varför det finns en så tydlig biogeografisk signal mellan Nya Guinea och Nya Kaledonien. De biogeografiska problemen tycks alltså inte vara lösta utan snarare blivit än mer svårtolkade med vikariansbiogeografisk metodik.

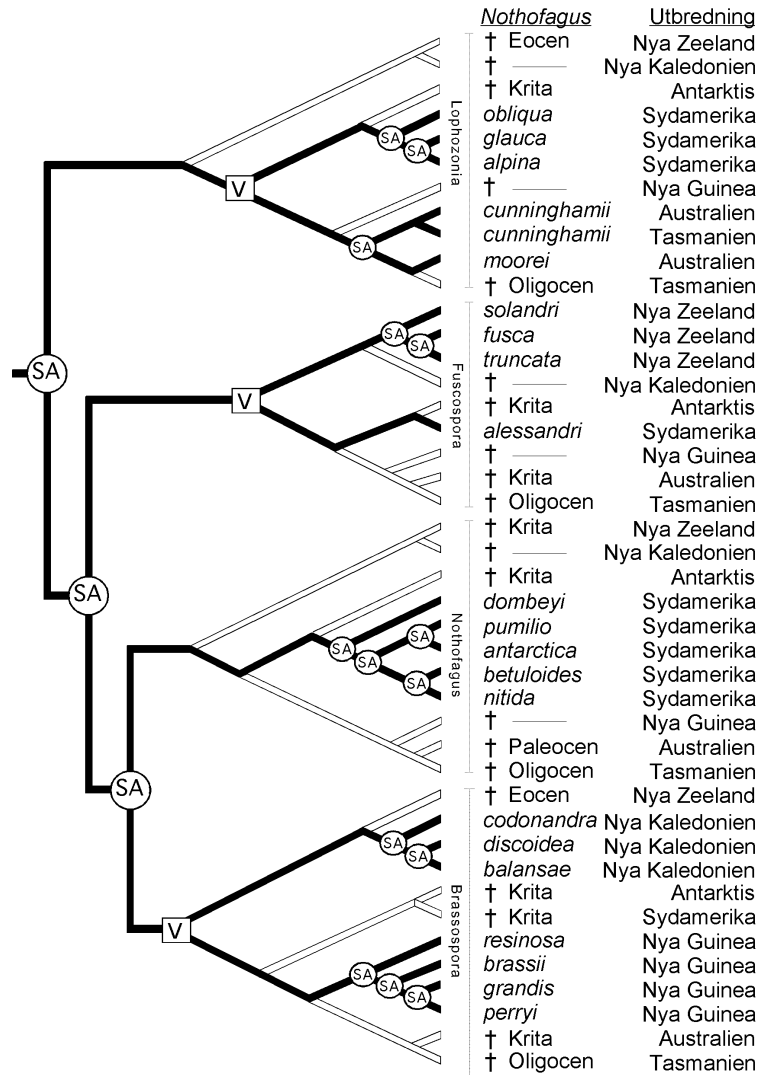
Tvärvetenskaplig lösning

En alternativ lösning till vikariansbiogeografi är modern historisk biogeografi, ett tvärvetenskapligt arbetssätt med förgreningar i växsystematik,

Figur 6. Förenat träd mellan sydbokarnas fylogeni och geologin som stödjer Gondwanalands uppbyggnad. Två arter, *Nothofagus menziesii* (*Lophozonia*) och *N. gunnii* (*Fuscospora*), identifierades av analysen som spridda och är borttagna ur figuren. Nu levande sydbokarter illustreras som svarta grenar medan utdöda utvecklingslinjer är vita. Kolumnen till vänster anger art eller från vilken geologisk tidsperiod fossiliet är känt (†) eller saknas (–), medan kolumnen till höger anger utbredningsområdet. I trädet finns tre vikarianstillfällena (V) och 17 sympatriska artbildningar (SA).

Analysen förutsäger att alla undersläktena en gång i tiden växte på Antarktis, vilket stämmer vid jämförelse med fossila lämningar.

A reconciled tree between *Nothofagus* phylogeny and a geotree. Two species, *N. menziesii* (*Lophozonia*) and *N. gunnii* (*Fuscospora*) were identified as dispersed and have been removed. Extant *Nothofagus* species are drawn in black while extinct but predicted lineages are white. The left column gives species names or from which geological era fossils are known (†) or are missing (–). The right column gives the distribution. The tree contains three vicariance events (V) and 17 sympatric speciations (SA). The analysis states that all subgenera once existed in Antarctica, which agrees with the fossil record.



geologi, paleobotanik och biogeografi. Metoden skiljer sig också genom att den identifierar både spridning- och vikarianstillfällen (Page 1994). Spridda arter stör ofta möjligheten att identifiera vikarianstillfällen, varför de bör identifieras och tas bort ur analysen.

Låt oss anta att det är känt i vilken ordning Gondwanalands forna landområden isolerades. Ordningen kan, tillsammans med en tidskala, illustreras i ett "geologiskt träd" (figur 5). Av betydelse är att metoden tillåter att man inkluderar områden som idag inte hyser några levande arter. Antarktis är ett bra exempel då *Nothofagus* en gång i tiden bildade skogar där. Sydamerika och Antarktis, tillsammans med Australien och Tasmanien, bildade ett enormt landområde som bröts upp för cirka 35 miljoner år sedan (Veevers m.fl. 1991). Då separerade den australiska kontinenten från Sydamerika och Antarktis. Dessa två senare områden var i sin tur förbundna med varandra till för 27–30 miljoner år sedan. Exaktheten när de geologiska händelserna ägde rum är inte alltid så viktig på årmiljonen när. Till exempel är det osäkert när Nya Zeeland och Nya Kaledonien isolerades från varandra. Vissa hävdar att landområdena inte varit i kontakt med varandra under 70 miljoner år, andra menar att det handlar om 40 miljoner år. Geologiskt ligger i alla fall båda områdena på ett och samma kontinentala fragment som skildes från Gondwanaland för mycket länge sedan och de har inte haft kontakt med vare sig Australien eller Nya Guinea sedan dess.

Fossila lämningar är i det här läget mycket användbara. De fyra undersläktena av *Nothofagus* är morfologiskt väl avgränsade från varandra och välbevarade som fossil. Många fossil går förstås inte att bestämma till undersläkte men här tar man hänsyn till fossil som med säkerhet kan bestämmas. Genom att ett fossil kan bestämmas till undersläkte och man vet var det har hittats, är detta ett bevis på att organismen en gång i tiden funnits där. Nu har vi en fylogeni över *Nothofagus*, ett geologiskt träd och fossil från olika landområden. Genom att förena fylogeni och geologi i en modern historisk biogeografisk

analys kan vi identifiera historiska händelser som vikarians, spridning, artbildning i samma landområden samt utdöenden.

En ny biogeografi tar form

Filosofin bakom modern historisk biogeografi är att den slutliga modellen skall vara så enkel som möjligt med få extra förklaringar (*ad hoc*-hypoteser). Första steget blir att identifiera vilken art, eller kombination av arter, som sannolikt har spridits. Eftersom sydbokarnas frukter saknar morfologiska anpassningar för spridning anser många forskare att de omöjliga kan spridas över stora avstånd (Linder & Crisp 1995). Trots detta har vi med analytiska hjälpmedel nu identifierat två spridda arter, *Nothofagus menziesii* (*Lophozonia*) och *N. gunnii* (*Fuscospora*; Swenson m.fl. 2001). Ingen annan art eller kombination av arter ger samma enkla lösning. Man kan förstås inte vara helt säker på att just dessa arter är spridda men bevis för spridning finns alltså i släktskapet, bland fossil och molekylära data omräknat i förfluten tid sedan artbildning.

Geologin och fylogenin av kvarvarande arter analyseras vidare och resultatet presenteras i ett förenat träd (figur 6). Figuren kan tyckas vara svår men illustrerar gruppens historia. I trädet finns nu levande arter men också utdöda utvecklingslinjer förutspådda av analysen. Genom att undersöka om fossil finns i just dessa områden där utdöda undersläkten förutsägs ha förekommit, kan man styrka eller förkasta hypoteser om vikarians, kontinenternas rörelser och släktets forntida utbredning.

Analysen identifierar inte mindre än sjutton så kallade sympatriska artbildningar (SA), historiska händelser som inträffade inom ett och samma landområde. Sympatriska artbildningar är inte av så stort intresse förutom att tre av dessa (basalt i trädet) motsvarar utvecklingen av alla fyra undersläktena i ett och samma landområde för mycket länge sedan. Med andra ord, undersläktena existerade redan innan Gondwanaland började brytas upp. Resultatet överensstämmer med att många fossil av *Nothofagus*, särskilt pollen, har en ålder av minst 80 miljoner år.

Att det saknas fossil från Nya Guinea kan förklaras med att stora delar av Nya Guinea vid den här tidpunkten utgjordes av havsbotten. Det är därför orimligt att förvänta sig så gamla fossil av landväxter här.

Ett annat intressant resultat är att endast tre vikarianstillfällen (V) finns kvar bland nu levande arter. Det första, i undersläktet *Lophozonia*, motsvarar tidpunkten då Sydamerika och Antarktis isolerades från Australien och Tasmanien för cirka 35 miljoner år sedan. I undersläktet *Fuscospora* hittar vi nästa vikarians, en händelse som går tillbaka 80 miljoner år i tiden då Nya Zeeland och Nya Kaledonien isolerades från resten av Gondwanaland. Det tredje vikarianstillfallet är lika gammalt och återfinns i undersläktet *Brassospora*. Detta är särskilt intressant och visar hur undersläktet dels koloniserade Nya Kaledonien och dels Nya Guinea. Historiskt sett bildade undersläktet vidsträckt skogar på Gondwanaland, inte minst på Antarktis, Australien och Tasmantis (nuvarande Nya Zeeland och Nya Kaledonien). När klimatet ändrade sig, försvann skogarna successivt från Antarktis, Australien och Nya Zeeland men fick en tillflyktsort på Nya Guinea och Nya Kaledonien. Skogarna på Nya Guinea är således en rest av de som växte i Australien medan skogarna på Nya Kaledonien är en rest av de som växte på Tasmantis. Idag är undersläktet utdött i Nya Zeeland och Australien, där mängder av fossil går att hitta. Den biogeografiska signal som för ihop Nya Guinea med Nya Kaledonien, framhävd av vikariansbiogeografer (jämför figur 4), är inget annat än spåren av en sedan mycket länge försvunnen vidsträckt utbredning.

● Tack till Karin Martinsson som alltid utsätts för mina manuskript på svenska samt en anonym granskare som kom med flera nyttiga synpunkter.

Citerad litteratur

- Bremer, K. 1992. Ancestral areas – a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. – *Systematic Zoology* 41: 436–445.
- Bremer, B. & Bremer, K. 2000. Det nya blomväxetsystemet. – *Svensk Bot. Tidskr.* 94: 3–22.
- Brundin, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. – *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar (serie 4)* 11: 1–472.
- Craw, R. 1989. New Zealand biogeography: a panbiogeographic approach. – *New Zealand Journal of Zoology* 16: 524–547.
- Dettmann, M. E., Pocknall, D. T., Romero, E. J. & Zamalao, M. C. 1990. Nothofagidites Erdtman ex Potonié, 1960; A catalogue of species with notes on the paleogeographic distribution of *Nothofagus* Bl. (southern beech). – *New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin* 60: 1–79.
- Hill, R. S. 1991. Tertiary *Nothofagus* (Fagaceae) macrofossils from Tasmania and Antarctica and their bearing on the evolution of the genus. – *Botanical Journal of the Linnean Society* 105: 73–112.
- Hill, R. S. & Dettmann, M. E. 1996. Origin and diversification of the genus *Nothofagus*, pp. 11–24. – I: Veblen, T. T., Hill, R. S. & Read, J. (red.), *The ecology and biogeography of Nothofagus forest*. Yale University Press.
- Hill, R. S. & Jordan, G. J. 1993. The evolutionary history of *Nothofagus* (Nothofagaceae). – *Australian Systematic Botany* 6: 111–126.
- Hooker, J. D. 1853. *The Botany of the Antarctic voyage of HM discovery ships Erebus and Terror in the years 1839–1843. Vol. II, Flora Novae-Zelandiae, Part 1, Flowering plants.* – Lovell Reeve, London.
- Humphries, C. J. & Parenti, L. R. 1999. *Cladistic biogeography: interpreting patterns of plant and animal distribution.* – Oxford University Press.
- Linder, H. P. & Crisp, M. D. 1995. *Nothofagus* and Pacific biogeography. – *Cladistics* 11: 5–32.
- Manos, P. S. 1997. Systematics of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on rDNA spacer sequences (ITS): Taxonomic congruence with morphology and plastid sequences. – *American Journal of Botany* 84: 1137–1155.
- Martin, G. G. & Dowd, J. M. 1993. Using sequences of rbcL to study phylogeny and biogeography of *Nothofagus* species. – *Australian Systematic Botany* 6: 441–447.
- Nelson, G. 1978. From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. – *Journal of the History of Biology* 11: 269–305.

- Page, R. D. M. 1994. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. – *Systematic Biology* 43: 58–77.
- Ronquist, F. 1997. Dispersal–vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. – *Systematic Biology* 46: 195–203.
- Savolainen, V., Fay, M. F., Albach, D. C. m.fl. 2000. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on *rbcl* gene sequences. – *Kew Bulletin* 55: 257–309.
- Swenson, U., Hill, R. S. & McLoughlin, S. 2000. Ancestral area analysis of *Nothofagus* (Nothofagaceae) and its congruence with the fossil record. – *Australian Systematic Botany* 13: 469–478.
- Swenson, U., Backlund, A., McLoughlin, S. & Hill, R. S. 2001. *Nothofagus* biogeography revisited with special emphasis on the enigmatic distribution of subgenus *Brassospora* in New Caledonia. – *Cladistics* 17: 28–47.
- Tyrberg, T. & Milberg, P. 1998. *Nothofagus* – Gondwanaträdet. – *Svensk Bot. Tidskr.* 92: 185–197.
- Veblen, T. T., Hill, R. S. & Read, J. (red.) 1996. The ecology and biogeography of *Nothofagus* forest. – Yale University Press.
- Veevers, J. J., Powell, C. M. & Roots, S. R. 1991. Review of seafloor spreading around Australia. 1. Synthesis of the patterns of spreading. – *Australian Journal of Earth Sciences* 38: 373–389.
- Wegener, A. 1924. The origin of continents and oceans. – Methuen.

ABSTRACT

Swenson, U. 2002. Spridning eller vikarians – biogeografernas dilemma exemplifierat med sydbokarna *Nothofagus*. [Dispersal or vicariance – a dilemma in biogeography exemplified with *Nothofagus*.] – *Svensk Bot. Tidskr.* 96: 42–52. Uppsala. ISSN 0039-646X.

Historical biogeography deals with the distribution over time of plants, animals and fungi. Ever since Darwin and J. D. Hooker, biogeography has been a descriptive science and many authors have tried to explain the large disjunctions of closely related taxa confined to, e.g., different continents. With the acceptance of continental drift, vicariance biogeography became an alternative solution to dispersal. During the past 20 years, methods built around a vicariance

philosophy have been developed. New analytic tools are now becoming available in historical biogeography. Long-distance dispersals, vicariance, extinctions, fossils and palaeogeography can all be used in the same analysis. I here describe how this method can be used to overcome the long-standing dilemma of choosing between dispersal and vicariance. The present distribution of *Nothofagus*, a genus of four subgenera, is congruent with an evolution of all subgenera taking place before the break-up of Gondwana. Two long-distance dispersals, for example between Antarctica–Tasmania and New Zealand, are hypothesized. The probably most interesting result is that the present view of Gondwana break-up is a prerequisite for explaining all fossils of *Nothofagus* in areas where the subgenera are now extinct.



Ulf Swenson är docent i systematisk botanik vid Stockholms universitet och har en stor passion för växter på södra halvklotet. Hans forskning inriktar sig på

fylogeni och historisk biogeografi i modern tappning, särskilt inom familjerna Nothofagaceae, Asteraceae och Sapotaceae, en forskning som stöds av Vetenskapsrådet. Ulf har också ett stort intresse för den makaronesiska floran och publicerade nyligen *Växter från varma länder: Kanarieöarna, Madeira och Medelhavsområdet*, en flora som finns till försäljning på SBF:s kansli. Adress: Botaniska institutionen, Stockholms universitet, 106 91 Stockholm E-post: ulf.swenson@botan.su.se