

Gunnera – ett antarktiskt växtsläkte

Följ med på en resa till södra halvklotet och läs berättelsen om *Gunnera* – ett växtsläkte som trots sina 80 miljoner år på nacken inte har studerats särskilt mycket fram till våra dagar. Livia Wanntorp vid Stockholms universitet berättar här om *Gunnera* och sammanfattar en del av rönen från sin avhandling om detta märkliga släkte och dess systematik.

LIVIA WANNTORP

När Linné behövde namn för de växter han ville inordna i sitt nya system valde han ofta namn som använts av tidigare författare, men ibland döpte han växterna i stället efter botanistkolleger, levande eller döda. Därför har nästan alla äldre botanister något växtsläkte uppkallat efter sig. Så kom det sig att en rabarberliknande växt från Kapområdet i Afrika 1767 kom att få bära namnet *Gunnera perpensa* (figur 1). Släktet uppkallade Linné

efter sin vän Johan Gunner, eller Johannes Gunnerus som han kallade sig i vetenskapliga sammanhang. Gunnerus var en norsk biskop och naturforskare som främst intresserade sig för den inhemska floran.

Gunnera perpensa förekommer inte bara i Sydafrika utan även i bergstrakter längre norrut i Afrika och på Madagaskar. Arten känns igen på sina krypande gula jordstammar och njurlika blad, lika kabblekans *Caltha palustris*. Den är den enda arten i undersläktet *Gunnera*.

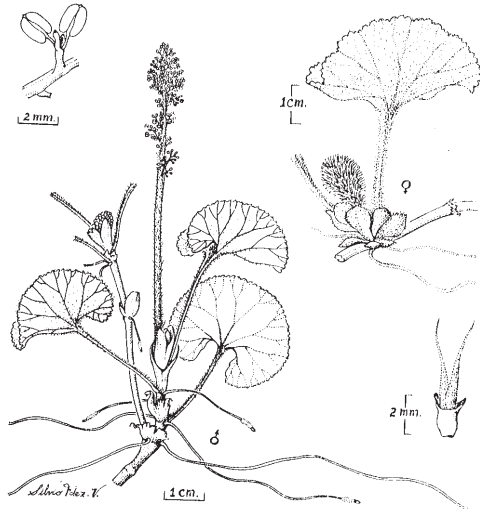
År 1789, drygt tjugo år efter att *Gunnera* hade gjort sin entré i botaniken, upptäcktes två nya arter av släktet i sydligaste Sydamerika. Den småväxta krypgunneran *G. magellanica* (figur 2) förekommer längs Anderna, från Eldslandet ända upp till Bolivia där den växer på höga höjder. Arten bildar mattor genom utlöpare i markytan och räknas numera till undersläktet *Misandra* som innehåller ytterligare en art från södra Sydamerika.

Röd jättegunnera *Gunnera tinctoria* (figur 4), den andra arten som upptäcktes 1789, har grova upprätta jordstammar med rosetter av rabarberlika blad som kan bli ända till två meter i diameter. Den var den första av släktets giganter som beskrivits från Sydamerikas bergstrakter. Dessa storvuxna växter har blivit populära och eftertraktade bland trädgårdsodlare och bildar blickfång i många botaniska trädgårdars vattenlandskap. Gruppen är både vittspridd och artrik, med ett tjugotal arter som framför allt förekommer på fuktiga platser längs Andernas sluttningar, från Chile till Bolivia och ända upp till Mexiko. Några arter finns dessutom på Juan Fernández-öarna och på Hawaii. De tillhör alla det största undersläktet, *Panke*, döpt efter inkafolkets namn på dessa växter.

Sedan dröjde det åter många år innan någon ytterligare gunnera-art kom till botanisternas kännedom. Först 1826 beskrevs *Gunnera macrophylla* (figur 3) från Java, där den växer i stänket från ett vattenfall i bergen



Figur 1. *Gunnera perpensa*. Efter Marloth (1925) och Boutique & Verdcourt (1973).
Gunnera perpensa, subgenus *Gunnera*.



Figur 2. Krypgunnera *Gunnera magellanica* växer längs Anderna, från Eldslandet till Bolivia. Efter Mora-Osejo (1984).

Gunnera magellanica, subgenus *Misandra*.

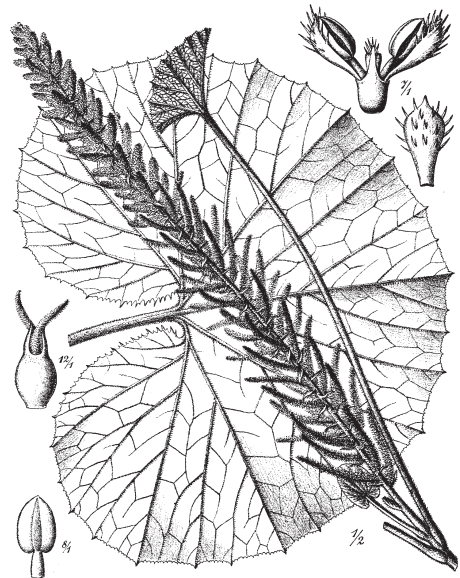
ovanför den berömda botaniska trädgården i Buitenzorg (nuvarande Bogor). Den har därefter upptäckts på höga berg i hela det malajiska området, från Nya Guinea till Sumatra och Filippinerna. Ungefär vid samma tid upptäcktes ett antal små – ofta bara några centimeter höga – rosettväxter på Nya Zeeland och på Tasmanien (figur 5). Trots sin litenhet visade de sig höra till släktet *Gunnera*. Dessa arter bildar täta mattor med hjälp av utlöpare, ungefär som krypgunnera i Sydamerika, och förs till ett eget under-släkte, *Milligania*.

Drygt hundra år senare, på 1930-talet, upptäcktes en liten oansenlig växt i de låglänta sumpmarkerna innanför kustdynerna i södra Brasilien. Den placerades först i ett helt annat släkte, men misstaget upptäcktes snart och arten heter nu *Gunnera herteri* (figur 7) efter en av upptäckarna. De första exemplaren av denna art hade faktiskt samlats trettio år tidigare av de svenska botanisterna Carl Lindman och Gustaf Malme. Deras fynd låg fortfarande obeskrivna på Naturhistoriska riksmuseet när den nya arten beskrevs (Arwidsson 1938). *Gunnera herteri* är världens minsta gunnera (cirka 4 cm hög). Den

är ettårig (se nedan) och har placerats i ett eget under-släkte, *Ostenigunnera*.

Gunnera – en svårplacerad åldring

Linné placerade *Gunnera* i klassen Monocia i sitt sexualsystem eftersom han- och honblommor sitter i samma blomställning hos den art han kände till. Senare botanister har haft svårare att placera släktet i växtsystemet. Hanblommorna är ytterst obetydliga, med två hylleblad och två ståndare, och honblommorna består i stort sett enbart av en tvåtalig pistill med undersittande fruktämne. Vanligen har släktet placerats någonstans i närheten av myrtenväxterna Myrtaceae som har liknande förhållanden. Särskilt har man velat föra samman *Gunnera* med familjen Haloragaceae dit slingorna *Myriophyllum* hör, men ibland har man fört släktet till en egen familj, Gunneraceae. Osäkerheten i placeringen visade sig vara berättigad. Molekylära studier har nu klargjort att *Gunnera* inte har något med myrtenväxterna att göra, utan släktet



Figur 3. *Gunnera macrophylla* förekommer både på Nya Guinea, Sumatra och Filippinerna. Efter Schindler (1905).

Gunnera macrophylla, subgenus *Pseudogunnera*.



Figur 4. Röd jättegunnera *Gunnera tinctoria* i Las Nieblas, Chile. Dess blad kan bli ända till två meter i diameter. Andra gunneror har upp till tre meter breda blad, bland de största i världen! Foto: Livia Wanntorp.

Gunnera tinctoria, subgenus *Panke*.

står isolerat bland den stora grupp blomväxter som brukar kallas för trikolpater. Namnet syftar på de tre öppningar som kännetecknar trikolpaternas pollenkorn.

I samband med 1990-talets uppsving för molekylära studier upptäcktes äntligen en nära släkting (eller systergrupp) till *Gunnera*. Helt oväntat visade sig nämligen ett släkte av aromatiska små buskar, *Myrothamnus* (figur 8) med bara två arter, vara gunnerornas närmaste släktingar. Den ena arten växer på stäppartade bergssluttningar i Afrika, den andra på Madagaskar. *Myrothamnus* är en så kallad uppståndelseväxt, vilket innebär att den kan uthärda långa torkperioder genom att skenbart helt vissna ner. Vid första regndroppen vecklar emellertid bladen ut sig igen och busken växer vidare som

om ingenting hänt. Trots de molekylära resultaten är *Gunnera* och *Myrothamnus* till utseendet mycket olika: gunnera-arterna är örter som oftast är sambyggare, medan *Myrothamnus* är skildkönade buskar.

Den isolerade placeringen bland blomväxterna stämmer väl med det faktum att *Gunnera* är ett mycket gammalt släkte som har funnits i över 80 miljoner år. Släktet har mycket karakteristiska pollenkorn och på många ställen på södra halvklotet har man funnit omisskännligt gunnerapollen. De äldsta fynden är från mitten av krita, den tid när blomväxterna först började dominera jordens växtvärld.

Blommor och blad

Gunnera har vanligen hjärtlika, njurlika eller handflikiga blad, vilka hos några arter kan bli ända upp till 3 meter i diameter. Bladen utgår från en jordstam. Jordstammen kan vara upprätt och mer än decimetertjock hos de sydamerikanska arterna eller krypande som hos *G. perpensis*. De småväxta arterna i Nya Zeeland och på Tasmanien sprider sig med smala utlöpare. Denna egenskap finns också hos krypgunnera och hos den storvuxna malajiska arten, *G. macrophylla*. *Gunnera herteri* saknar både utlöpare och jordstam och har ansetts vara en flerårig växt, som alla andra gunnera-arter. Mina egna studier har oväntat visat att *G. herteri* som enda art i släktet i själva verket har en ettårig livscykel (Wanntorp m.fl. 2001).

De små blommorna hos *Gunnera* sitter i klasar eller ax från bladvecken. Han- och honblommor finns ofta i samma blomställning. Samtliga arter – även de centimeterhöga nyzeeländska – är vindpollinerade, en ovanlig egenskap för regnskogsväxter som exempelvis *G. macrophylla*. Den reducerade blombyggnaden och de skildkönade blommorna är anpassningar till detta pollinationssätt, som förstås också är en orsak till att pollenet är så vanligt som fossil. Frukterna är små, bärlika stenfrukter, ibland grönaktiga, men ofta lysande i rött, orange eller vitt (figur 5). Spridningsbiologin är dåligt studerad, men säkerligen är frukterna fågelspridda.

Gunnera gillar cyanobakterier

Gunnera trivs ofta i fuktiga och svala miljöer. Längst i söder, i Nya Zeeland och på Eldslandet, växer de nära havsstranden medan de vid ekvatorn finns på höga berg. Arterna i Nya Zeeland och på Tasmanien växer vid bäckar och rännilar, gärna där grundvattnet bryter fram i markytan. De växer ofta tillsammans med kuddlika rosettväxter, anpassade till kyla och vind. Ungefär på samma sätt, gärna tillsammans med vitmossa (bl.a. praktvitmossa *Sphagnum magellanicum*), växer krypgunneran i Patagonien, medan *G. herteri* växer bland sileshår *Drosera*, bläddror *Utricularia* och mossor i de små oaser som bildas mellan sanddynerna längs Uruguays kyliga kust. *Gunnera macrophylla* och de flesta arterna inom undersläktet *Panke* växer i de höga bergens dimhöljda branter där luftfuktigheten är hög.

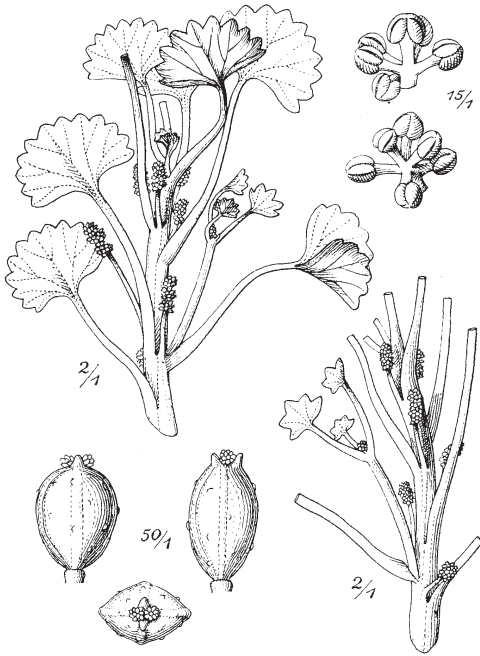
Om man bryter av en stam på en gunnera ser man genast svartgröna fläckar inne i den bleka vävnaden. Fläckarna är centimeterstora hos de storvuxna arterna och millimeterstora hos de små (figur 6), och utgörs av samlingar av cyanobakterier (blågröna alger) av släktet *Nostoc* som finns på tidvis fuktig mark över hela världen. Bakterierna är samlade i bildningar som ofta kallats körtlar på grund av slemmet som avsöndras i samband med bakteriernas intrång i växten. Det har dock nyligen kunnat konstateras att körtlarna i själva verket är ombildade rotanlag (Wann-



Figur 5. *Gunnera cordifolia* i Black Bog Creek på Tasmanien. Liksom hos alla andra gunneror utgörs frukten av en bärliknande stenfrukt. Foto: Alan Gray. *Gunnera cordifolia*, subgenus *Milligania*.

Figur 6. *Gunnera chilensis*. I den genomskurna stammen syns cyanobakterierna som mörkgröna fläckar. Foto: Livia Wanntorp. *Gunnera chilensis*. Symbiotic cyanobacteria of the genus *Nostoc* are visible as dark green spots.





Figur 7. *Gunnera herteri* är världens minsta gunnera, bara 4 centimeter hög! Den växer i södra Brasilien. Efter Mattfeld (1933).

Gunnera herteri, subgenus *Ostenigunnera*.

torp m.fl. 2001). *Nostoc*-bakterierna tränger in genom dessa och invaderar värdväxtens celler. Cyanobakterier kan, i motsats till växterna, utnyttja atmosfärens kväve för sin ämnesomsättning. De omvandlar härvid det gasformiga kvävet till former som värdväxten kan utnyttja och samtidigt får bakterierna skydd och husrum av sin värdväxt. Växtplatserna för *Gunnera* är ofta torvrika eller urlakade och marken är därför fattig på mineralnäringssämnen. Cyanobakterierna bidrar säkert med en hel del av det kväve som behövs för gunnerornas snabba tillväxt (Bergman m.fl. 1992). I motsats till de flesta andra fall av symbios med cyanobakterier finns bakterien inuti, inte mellan värdväxtens celler.

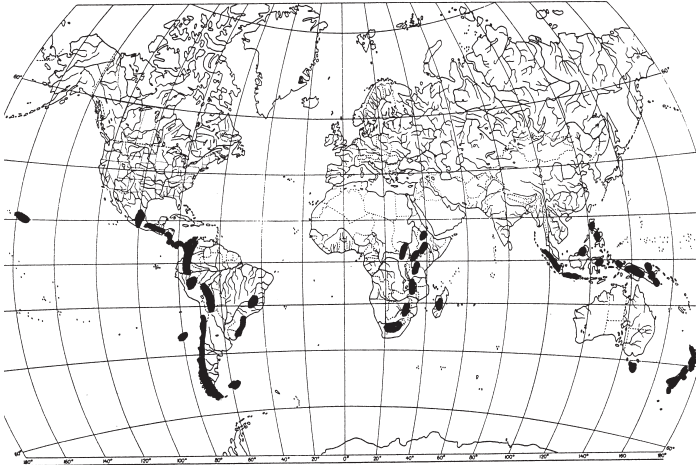
Gondwana

Släktet *Gunnera* förekommer alltså i Sydamerika, Afrika, Australien, Nya Zeeland och i det

malajiska området (figur 9). Detta är en utbredningstyp som förekommer hos en hel del växtgrupper och som har gett biogeograferna mycket huvudbry. Utbredningstypen förekommer till exempel hos familjerna Proteaceae och Resurrectionaceae, och även hos en del släkten som till exempel sydbokarna *Nothofagus*. Den svenske botanisten Carl Skottsberg myntade begreppet ”antarktisk” för denna typ av sydlig utbredning. Tidigare fanns det två tolkningsalternativ för sådana utbredningar. Antingen hade grupperna förr haft en mycket större utbredning och norrifrån spritts ner till sydkontinenterna varefter de konkurrerats ut av modernare former i norr, eller så hade grupperna spritts mellan sydkontinenterna tvärs över de mellanliggande havsvidderna. Ingendera modellen tycktes vidare trolig. Endast några få biologer vågade ta till sig den illa beryktade kontinentalförskjutningsteorin som



Figur 8. *Myrothamnus flabellifolius*. Det afrikanska släktet *Myrothamnus* har oväntat visat sig vara gunnerornas närmaste släktingar. Efter Mendes (1978). *Myrothamnus flabellifolius*.



Figur 9. De cirka 40 arterna av *Gunnera* förekommer spridda över en stor del av södra halvklotet.
Global distribution of the ca 40 known species of *Gunnera*.

redan 1912 lades fram av Alfred Wegener. Teorin bygger på att sydkontinenterna en gång har varit förenade i en sammanhängande landmassa kring Antarktis – Gondwana. Ändå tycktes ju denna förklaring var mycket mer tillfredsställande ur ett biologiskt perspektiv.

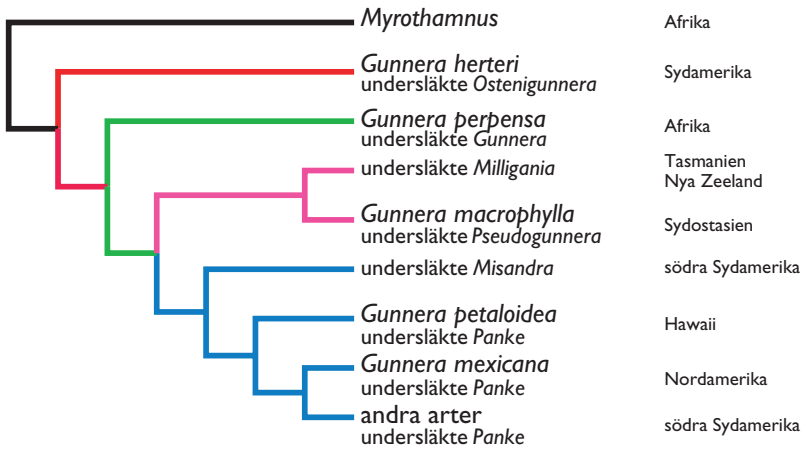
Lars Brundin (1966) vid Naturhistoriska riksmuseet i Stockholm visade i ett väldigt arbete över sydliga fjädermyggor hur man genom att analysera arternas släktskap kunde visa biogeografiska samband som tycktes gå tvärs över den antarktiska iskontinenten. Sydbokarna visade sig ha ett liknande mönster. Ett problem för biogeograferna var att enligt alla geologiska hypoteser kunde inte Gondwana ha existerat senare än under kritperioden för ungefär 80 miljoner år sedan. Alldeles för länge sedan, tyckte man, i en tid när man gärna ville använda förhållandena under den senaste istiden för att förklara biogeografiska mönster. Kunde verkligen fjädermyggornas och sydbokarnas utbredning ha sin förklaring ända nere i krittiden eller ännu längre tillbaka?

Numera har teorin om platttektoniken i stort sett bekräftat Wegeners idéer om Gondwana och Brundins biogeografiska förklaringsmodell för antarktiska utbredningsmönster har blivit

normalvetenskap. Det verkar också som om grupperna skulle kunna vara ännu äldre. Inom både fjädermyggor och sydbokar finns nämligen grupper av lägre rang som verkar ha varit utbredda över det antarktiska området redan innan Sydamerika skildes från Australien och Nya Zeeland. Grupperna själva måste då vara ännu äldre.

Biogeografi hos *Gunnera*

Gunnera har alltså en typisk antarktisk utbredning, men släktet skiljer sig från sydbokarna genom att det också finns i Afrika samt i Mexiko och på Hawaii på norra halvklotet. *Gunnera* bör alltså ha existerat åtminstone innan Afrika skildes från resten av det antarktiska området i början av krita. Tack vare nya molekylära och morfologiska studier av släktskapet inom *Gunnera*, kan vi nu, i Brundins spår, analysera dess biogeografiska mönster (Wanntorp & Wanntorp 2003). Figur 10 visar ett kladogram eller släkträd över släktskapsförhållandena inom *Gunnera* baserat på både molekylära och morfologiska data. När man arbetar biogeografiskt utifrån ett kladogram antar man i första hand att mönstren förklaras av vikarians. Detta innebär att en artbildning sker genom att en geografisk barriär



Figur 10. Släktskapsförhållandena i *Gunnera* baserat på molekylära och morfologiska data. Bredvid varje gren anges den geografiska utbredningen (omritad efter Fig. 1 i Wanntorp & Wanntorp 2003). Suggested phylogenetical relationships in *Gunnera* based on molecular and morphological data (redrawn from Fig. 1 in Wanntorp & Wanntorp 2003).

delar upp ett område, vilket leder till uppkomsten av två "vikarierande" arter. Detta är den enklaste modellen för artbildning. Om man inte kan förklara artbildningen med vikarians, får man anta långspridning från ett område till ett annat, men det är en mer komplicerad process och denna förklaringsmodell tas bara till i andra hand (se även Swenson 2002).

Mina resultat (figur 10) visar att den sällsyna *G. herteri* utgör en systergrupp till alla andra arter inom *Gunnera*. Den afrikanska *G. perpersa* är därefter systergrupp till de resterande arterna. För mer än hundra miljoner år sedan hängde Afrika och Sydamerika samman i ett enda stort område och hade en gemensam flora och fauna. *Gunnera herteri* och *G. perpersa* är förmodligen de enda som finns kvar av de många arter som en gång växte i detta område.

Nästa förgrening omfattar två grupper: en som innehåller arterna från Nya Zeeland, Tasmanien och Sydostasien, och en med arterna från Hawaii och de resterande amerikanska arterna. Det här mönstret är, som nämnts ovan, välbekant i fylogenetiska studier och innebär en nära relation inom artgruppen i södra Sydamerika å ena sidan och inom den i Australasien å den andra. Några studier baserade på insekter stöder däremot ett närmare förhållande mellan Nya Zeeland och Sydamerika (Brundin 1966). Enligt geologernas modell för uppsprickningen

av Gondwana lämnade Nya Zeeland både Sydamerika och Australien redan under krita för 80 miljoner sedan. Australien och Sydamerika hängde däremot samman via den antarktiska kontinenten ända till för 30 miljoner år sedan. Ännu finns det inget svar på problemet och de geologiska och biologiska resultaten verkar vara i konflikt.

Nya Guinea och Australien hör till samma geologiska platta. Enligt mina resultat är *G. macrophylla* en australisk art som spritts till det malajiska området i norr. Arten utgör en systergrupp till undersläktet *Milligania* på Nya Zeeland och Tasmanien och vikariansen antas ha skett när den australiska plattan skildes från Nya Zeeland för 80 miljoner år sedan.

Arterna från Hawaii och sydligaste Nordamerika utgör de närmaste släktingarna till de sydamerikanska arterna av undersläktet *Panke*. Det finns nästan inga andra grupper av organismer där hawaiiiska och sydamerikanska arter har befunnits vara systerarter. De äldsta fossil av *Panke* som har hittats – såväl pollen som bladavtryck – är faktiskt nordamerikanska. I nutiden finns bara *G. mexicana* kvar i Nordamerika. Dess plats i kladogrammet passar bra med dessa fossil och skulle kunna tyda på att *Panke* är av nordamerikanskt ursprung och har uppkommit genom långspridning från Sydamerika där systerarten *G. magellanica* finns. *Panke* skulle sedan

från sin nordamerikanska bas ha återkoloniserat de sydamerikanska Anderna och även Hawaii. Släktet har därefter gradvis dött ut i Nordamerika där den enda kvarvarande arten idag är *G. mexicana*.

Mina studier visar alltså att den antarktiska utbredningen i *Gunnera* generellt avspeglar Gondwanas uppsprickning, men att denna enbart inte räcker till för att förklara det biogeografiska mönstret.

Trots många botanisters intresse för *Gunnera* och dess spännande utbredning, var släktet dåligt studerat under lång tid. Modern fylogenetisk metodik har gjort fördjupade studier av släktets biogeografi möjliga men det finns fortfarande många intressanta frågeställningar kvar rörande *Gunneras* morfologi och taxonomi. Framtida studier kommer säkert att ytterligare öka kunskapen om detta spännande växtsläkte.



- Tack till Hans-Erik Wanntorp för inspiration och för hjälp med det svenska språket.

Citerad litteratur

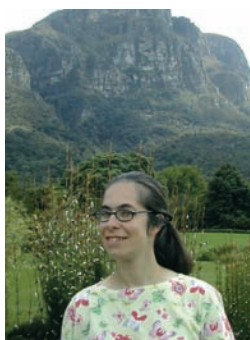
- Arwidsson, T. 1938. *Gunnera herteri* Osten in Brasilien gefunden. – Rev. Sudamericana Bot. V, 5/6: 157–158.
- Bergman, B., Johansson, C. & Söderbäck, E. 1992. The *Nostoc*–*Gunnera* symbiosis. – New Phytol. 122: 379–400.
- Boutique, R. & Verdcourt, B. 1973. Haloragaceae. – Ur: Milne-Redhead, E. & Polhill, R. M. (red.), Flora of Tropical East Africa 1–4. Balkema.
- Brundin, L. 1966. Transantarctic relationship and their significance as evidenced by chironomid midges. – K. Svenska Vetenskapsakad. Handl. 11: 1–472.
- Linnaeus, C. 1767. Mantissa Plantarum. – Salvius, Stockholm.
- Marloth, R. 1925. The flora of South Africa with synoptical tables of the genera of the highest plants. – Wheldon & Wesley, Cape Town.
- Mattfeld, J. 1933. Weiteres zur Kenntnis der *Gunnera Herteri* Osten. – Ostenia 102–118.
- Mendes, E. J. 1978. Myrothamnaceae. – Ur: Launert, E. m.fl. (red.), Flora Zambesiaca. London.
- Mora-Osejo, L. E. 1984. Haloragaceae. – Ur: Pinto, P. & Ruiz, P. M. (red.), Flora de Colombia 3. Instituto de Ciencias Naturales, Bogotá, sid. 1–173.

- Schindler, A. K. 1905. Halorrhagaceae. – Ur: Engler, A. (red.), Das Pflanzenreich IV. 225: 1–133. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Swenson, U. 2002. Spridning eller vikarians – biogeografernas dilemma exemplifierat med sydbokarna *Nothofagus*. – Svensk Bot. Tidskr. 96: 42–52.
- Wanntorp, L. & Wanntorp, H.-E. 2003. The biogeography of *Gunnera* L.: vicariance and dispersal. – J. Biogeogr. 30: 979–987.
- Wanntorp, L., Wanntorp, H.-E., Källersjö, M. & Oxelman, B. 2001. Phylogeny of *Gunnera*. – Plant Syst. Evol. 226: 85–107.

ABSTRACT

Wanntorp, L. 2004. *Gunnera* – ett antarktiskt växtsläkte. [*Gunnera* – an Antarctic plant genus.] – Svensk Bot. Tidskr. 98: 54–61. Uppsala. ISSN 0039-646X.

Gunnera has long interested biologists for its distribution on all continents of the southern hemisphere. The natural history, systematics, and biogeography of *Gunnera* are presented.



Livia Wanntorp disputerade 2002 i växtsystematik med avhandlingen ”Fylogeni och biogeografi hos släktet *Gunnera*”. Hon har tidigare arbetat på Naturhistoriska riksmuseet och forskar idag vid

Stockholms universitet på porslinsblommor och fortsätter sina studier av gunnerornas palynologi och paleobotanik.

Adress: Botaniska institutionen, Stockholms universitet, Lilla Frescativägen 5, 106 91 Stockholm

E-post: livia.wanntorp@botan.su.se