
Problemet vest-arktisk utbredelse

The West-Arctic distribution pattern

Knut Rognes

Stavanger Lærerhøgskole
Postboks 2521 Ullandhaug,
4001 Stavanger

Nordals (1985b) artikkel i *Blyttia* om overvint-ringsteorien og det vest-arktiske element i skandinavisk flora gir en grei sammenfatning av dette 100-årige problemkompleks, argumentene som har vært ført i marken av de stridende parter og den viktigste litteraturen.

Hun er ikke særlig begeistret for landbrohypotesen som forklaringsmodell, og det er greit. Men i sin argumentasjon går hun etter min mening for raskt forbi en del betydningsfulle forhold som jeg gjerne vil sette fingeren på. Jeg vil samtidig utfordre norske zoologer til å komme med bidrag til en debatt om dette problemkompleks som er viktig for forståelsen av Skandinavia som biogeografisk region.

Det er ingen grunn til å legge skjul på at mine innvendinger vil reflektere en måte å betrakte biogeografiske data på som er nok så forskjellig fra Nordals tradisjonelle «spredningsøkologiske» måte. Nordal vil sikkert gjennomskue at jeg i stor grad er inspirert av litteratur som dokumenterer betydningen av andre faktorer og fruktbarheten i andre tilnæringsmåter (se f.eks. Croizat 1958, 1960, 1962–1964, Brundin 1966, Humphries 1981, Nelson & Platnick 1981, Patterson 1981, 1983, Peake 1981, og annen litteratur referert til i disse kilder).

Et generelt biogeografisk problem

Overvintringsteori og vest-arktisk floraelement har nesten alltid i norsk debatt vært oppfattet som et botanisk fenomen som krever en botanisk forklaring.

Dyrearter med tilsvarende utbredelse og som reiser de samme problemer er imidlertid kjent (se Ekman 1922, Økland 1927, Lindroth 1957, og f.eks. utbredelseskartet for nattflyet *Sympistis lapponica* (Thunberg) (Lepidoptera) i Danks 1981), men fenomenet har stort sett vært lite påaktet i Norge, f.eks. nevner ikke Vik (1971) det i det hele tatt i sin oversikt over Norges dyregeografi. Deler av problemkomplekset er i senere tid tatt opp av f.eks. Støp-Bowitz (1969a, 1969b) og Fjellberg (1972).

Jeg ser i den følgende eksemplifisering bevisst bort fra sammensatte monofyletiske grupper med vest-arktisk utbredelse. Slike grupper kan være artsgrupper, slekter eller taxa av høyere rang hvor et medlem f.eks. i Skandinavia har sin aller nærmeste slektning (eventuelt søstergruppe) i Nord-Amerika. Det virker rimelig å anta at slike grupper ikke representerer noe prinsipielt nytt bortsett fra at det har skjedd en markert differensiering av de atskilte grupper i tiden som har gått siden oppsplittingen av stamgruppens opprinnelige areal.

I Tabell 1 er ført opp arter innen insektgruppen tovinger (Diptera), familiene Muscidae og Fanniidae (husfluer), som viser vest-arktisk utbredelse (etter Nordals definisjon).

Av disse skal to omtales litt nærmere. *Spilogona trilineata* er noe variabel i Nord-Amerika, idet eksemplarer fra Alaska skiller seg i enkelte detaljer fra eksemplarer fra østlige deler av Canada. Det norske eksemplaret stemmer overens med de sistnevnte. *Limnophora sinuata* viser en utbredelse som kunne mistenkes å ha sin grunn i synantrop spred-

Tabell 1. Arter innen tovingefamiliene Muscidae og Fanniidae som viser vest-arktisk utbredelse.
List of species within the dipteran families Muscidae and Fanniidae showing West-Arctic distribution

Art; utbredelsestype	Forekomst i Den nye verden	Forekomst i Den gamle verden
<i>Phaonia pallidisquama</i> (Zetterstedt); arktisk	Øst for Hudson Bay, Grønland	Fjelltrakter i Skandinavia
<i>Mydaea palpalis</i> Stein; arktisk-subarktisk	Alaska til Labrador	Fjelltrakter i Skandinavia, Kola og Kanin halvøyene
<i>Spilogona malaisei</i> (Ringdahl); arktisk	Yukon Territory til Labrador, Grønland	Fjelltrakter i Skandinavia
<i>Spilogona megastoma</i> (Boheman); arktisk	Alaska til Quebec, Grønland	Jan Mayen, Spitsbergen, Kongsøya, fjelltrakter i Skandinavia, Novaya Zemlja
<i>Spilogona pusilla</i> (Huckett); arktisk	Alaska til Labrador, Utah	Fjelltrakter i Sverige
<i>Spilogona tornensis</i> (Ringdahl); arktisk	Alaska til Quebec, Grønland	Fjelltrakter i Skandinavia
<i>Spilogona trilineata</i> (Huckett); arktisk-alpin	Alaska til Labrador	Norge: Juvvasshytta ved Galdhøpiggen, 1800 m o.h. (eneste funnsted)
<i>Coenosia flaviseta</i> (Huckett); arktisk-subarktisk	Vest for Hudson Bay	Norge: Kautokeino (eneste funnsted)
<i>Limnophora sinuata</i> Collin	Newfoundland, Grønland	Island, Færøyene, Vest-Norge
<i>Fannia bigelowi</i> Chilcott; arktisk	Vest for Hudson Bay	Norge: Sel, Lårgard; Dovre, Fokstua (eneste funnsteder)

ning. Men en slik forklaring er utelukket i dette tilfelle. Arten er absolutt asynantrop og sitter på stein i bekker, fra lavlandet til litt over tregrensen.

Nå skal det straks pekes på at kartleggingen av insekter av denne type selvfølgelig på ingen måte er så fullstendig som de høyere planter, særlig når det gjelder utenomskandinaviske områder. Til tross for dette synes det her å fremtre et mønster som utvilsomt har betydning. Fra den aktive fjærmygg- (Diptera, Chironomidae) forskergruppen ved Zoologisk Museum i Bergen (cf. Sæther udatert) har jeg fått opplyst at fjærmyggartene ført opp i Tabell 2 også har vest-arktisk utbredelse (Sæther in litt. 16.12.1985).

Uten tvil kan andre spesialister komme med andre bidrag. Det interessante i denne forbindelse er at vest-arktisk utbredelse ser ut til å være et allment fenomen, og ikke et fenomen som bare gjelder høyere planter.

På denne bakgrunn er det rimelig å kreve at den vest-arktiske utbredelsestype forklares og forstås som et generelt biogeografisk problem og ikke som et eksklusivt plantegeografisk problem. Forklaringene som fremføres må videre være allmengyldige, dvs. de må kunne appliseres på ulike typer planter

såvel som ulike typer dyr. Hypoteser om spredning med isfjell, langdistansetransport med luftstrømmer, i fuglers fordøyelsessystem osv. synes ikke særlig fornuftige hverken når det gjelder å forklare utbredelsen til insekter av den type som her er omtalt eller som generell hypotese. De store tilfeldigheter (påpekt også av Nordal 1985b) som må være resultatet av slike agensers virkemåte står i sterk kontrast til de regelmessigheter og faste mønstre en finner i planter og dyrs utbredelse (Croizat 1958, 1960, 1962–1964). Til tross for dette har denne type spekulasjoner hatt en forbausende levedyktighet i tradisjonell dyre- og plantegeografi og synes utryddelig.

Usannsynlig stabilitet?

Nordal påpeker korrekt at en nødvendig konsekvens av landbrohypotesen er at de vest-arktiske plantene «vandret inn» for minst 2 (sannsynligvis ca. 15) millioner år siden og at de har overlevd på isfrie områder isolert fra de transatlantiske populasjoner av samme art i et tilsvarende tidsrom. Hypotesen forkastes av denne grunn med følgende argumenter: «At små populasjoner atskilt over så

Tabell 2. Arter innen tovingefamilien fjærmygg (Chironomidae) som viser vest-arktisk utbredelse.
List of species within the dipteran family Chironomidae showing West-Arctic distribution.

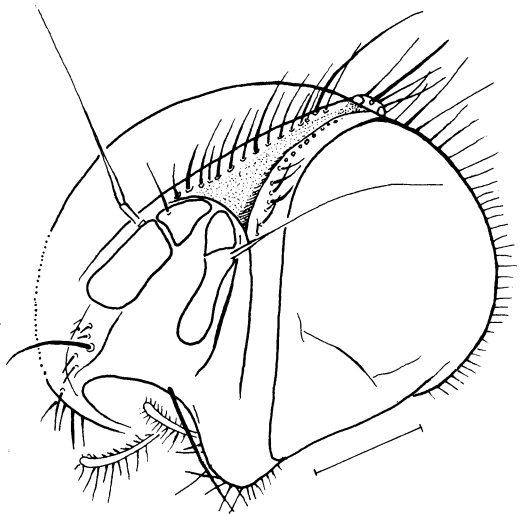
Art	Forekomst i Den nye verden	Forekomst i Den gamle verden
<i>Abiskomyia virgo</i> Edwards	Canada	Norge, Sverige, Finland, vestlige Russland
<i>Cricotopus (C.) glacialis</i> Edwards	Canada	Irland, Svalbard
<i>Hydrobaenus conformis</i> (Holmgren)	Labrador, Grønland	Norge, Sverige, Finland, Franz Josefs Land
<i>Hydrobaenus martini</i> Sæther	Canada (North West Territories)	Sverige, Finland
<i>Limnophyes borealis</i> Goetghebuer	U.S.A., Canada, Grønland	Sverige, Svalbard, Bjørnøya
<i>Limnophyes eltoni</i> (Edwards)	Grønland (en underart finnes i U.S.A., Colorado)	Island, Svalbard, Bjørnøya
<i>Orthocladius (Eudactylocladius) gelidus</i> Kieffer	Grønland	Storbritannia, Norge, Svalbard, Novaya Zemlja
<i>Orthocladius (Eudactylocladius) mixtus</i> (Holmgren)	Canada	Norge, Sverige, Finland, Novaya Zemlja
<i>Orthocladius (Orthocladius) decoratus</i> (Holmgren)	Canada, Grønland	Norge, Sverige, Finland, Svalbard
<i>Orthocladius (Orthocladius) lapponicus</i> Goetghebuer	Canada, Grønland	Sverige
<i>Oliveridia tricornis</i> (Oliver)	Canada (North West Territories)	Island, Svalbard
<i>Tvetenia dvodentaria</i> Kieffer	Canada	Sverige, Finland, Novaya Zemlja
<i>Chironomus staegeri</i> Lundbeck	Canada, U.S.A.	Grønland, Finland
<i>Paracladopelma undine</i> (Townes)	Canada, U.S.A.	Sverige
<i>Micropsectra groenlandica</i> Andersen	Canada, Grønland	Island, Storbritannia, Norge, Sverige, Finland

lange perioder ikke engang er differensiert i underarter, representerer en evolusjonsmessig temmelig usannsynlig rigiditet» (s. 187), og «det vi vet om evolusjons-rater usannsynliggjør en slik langvarig og kontinuerlig isolasjon av elementer i vår flora.» (s. 190).

Etter min oppfatning er det intet usannsynlig i dette. F.eks. er det i baltisk rav funnet et meget vel bevart (ned til de minste børster og hår) fossilt eksemplar av tovingearten latrineflue (*Fannia scalaris* Fabricius) (Fig. 1) som er helt identisk med nålevende eksemplarer, iallfall har ingen spesialister funnet forskjeller (Hennig 1966). Dette fossil er fra eocen-oligocen, altså anslagsvis ca. 38 millioner år gammelt.

Sæther (in litt. 16.12.1985) opplyser at et eksemplar av fjærmyggarten *Buchonomyia thienemanni* Fittkau er funnet i 40 millioner år gammelt rav. Arten lever fremdeles, og recente eksemplarer er identiske med det fossile eksemplar.

Buzas & Culver (1984) har nylig påvist at 131 vanlig forekommende arter av benthiske



Figur 1. Hode av et ca. 38 millioner år gammelt eksemplar av latrineflue (*Fannia scalaris*). Skala = 0,5 mm. Omtegnet etter Hennig (1966: 6, Fig. 4).

Head of an about 38 million year-old specimen of Fannia scalaris. Scale = 0.5 mm. Redrawn from Hennig (1966: 6, Fig. 4).

foraminiferer som i dag lever på den nord-amerikanske kontinentalsokkel allerede har eksistert i gjennomsnittlig 20 millioner år. 33 arter som holder til på et større dyp enn 200 m har allerede eksistert i gjennomsnittlig 26 millioner år. Eldredge & Tattersall (1982) legger også nettopp vekt på den bemerkelsesverdige stabilitet arter viser og påpeker at en art i løpet et tidsrom på 5–10 millioner år vil akkumulere mindre variasjon enn den variasjon arten viser på et hvert tidspunkt om en ser hele utbredelsesområdet under ett.

Det vi vet om evolusjonsrater etter hva Nordal selv (1985a) har forklart oss, er at de kan variere sterkt. Videre antar hun at de fleste artene i vår flora antakelig er i evolusjonsmessig ekvilibrium eller stasis sensu Eldredge & Gould (1972). Hvor lenge de har vært i den tilstand og hvor lenge de vil være det, er det ingen som vet. Nordals (1985a) påvisning av at en ikke får urimelig høye tall for evolusjonshastighet om det antas at differensieringen av de norske endemiske valmue-taxa har skjedd i løpet av de siste 10 000 år, har etter hva jeg kan se ingen relevans for oppfatningen av alder og stabilitet hos de vest-arktiske taxa. Om en i Nordals regnestykke isteden forutsetter at differensieringen har skjedd over 10 millioner år, får en 0.029 darwin som evolusjonsrate, hvilket er en verdi som i størrelsesorden også ligger nær mange av de verdier Futuyma (1979: 129–131) opererer med i sin lærebokfremstilling, og som åpenbart er Nordals kilde.

Det er altså kun fra et dogmatisk synspunkt at arters konstans over et tidsrom fra den transatlantiske landbros forsvinnen til i dag skulle være usannsynlig.

Som et videre argument for usannsynligheten av en slik «rigiditet» henviser Nordal til øygruppa Hawaii som har en stor artsrikdom og høy endemisme-prosent, men som likevel bare er 6 millioner år gammel. Underforstått: en omtrent like rik artsdifferensiering burde ha skjedd i Skandinavia i løpet av et tilsvarende tidsrom. Til dette er å si at selv om de eldste deler av det moderne Hawaii stratigrafisk sett bare er 6 millioner år, er det misvisende å vurdere livet på Hawaii under en så snever tidsramme. Den vulkanske øygruppa Hawaii ligger over en såkalt «hot spot» eller «mantle plume» i jordas mantel som har satt sine spor i Stillehavsplaten over et tidsrom som går 70 millioner år tilbake (Seyfert & Sirkin 1979, Schminke 1981, Peake 1981). Fra Hawaii ligger det således i vest-nordvestlig

og deretter i nordlig retning en rekke av vulkanøyer som fremdeles stikker opp av havet i øst, men som i vest og nord er sunket ned under havflaten (Hawaiian Ridge, Emperor Seamounts). Livet som har eksistert på disse øyene i tidligere tider må utvilsomt ha preget den nålevende fauna og flora på Hawaii. Livet på Hawaii blir slik sett selvfølgelig mye eldre enn 6 millioner år. Noen eksplosiv radiasjon av arter, slik en kjenner det for slekten *Drosophila* (bananfluer) (cf. Williamson 1983), kjenner en ikke til blant f.eks. fjærmygg. Sæther (in litt. 16.12.1985) opplyser tvert imot at fjærmyggartene der stort sett er *svært gamle*.

At Kapplandets unike flora likeledes skulle ha utviklet seg i løpet av de siste 1–2 millioner år som følge av klimasvingninger, er neppe allment akseptert av botanikere.

På bakgrunn av Skandinavias tallrike ned-sninger (og dermed forbundne ekstinksjoner) og geologisk sett relative ro i en lang periode forekommer sammenlikningen med Hawaii/Kapplandet med hensyn til artsdifferensiering, endemisme-nivå osv. å være noe søkt. Det er riktig at Skandinavia har få endemismer blant de høyere planter, men det er grunn til å tro at de ikke er så sjeldne blant flere (særlig arktiske) insektgrupper selv om insektarters utbredelse utenom Skandinavia ikke er tilstrekkelig kjent til at en kan argumentere særlig sterkt. En skal heller ikke glemme at Skandinavia har et endemisk pattedyr, lemen (*Lemmus lemmus* L.). Det er derfor god grunn til å påstå at Skandinavia likevel er et relativt sett meget artsrikt område.

Hvorfor innvandring?

Det snakkes stadig i forbindelse med det vest-arktiske utbredelsesmønster om innvandring fra Nord-Amerika/Grønland og alltid om Skandinavia som den mottakende part. Fenomenet ble til og med først omtalt som tilstedeværelsen av et grønlandsk-amerikansk element i vår flora (Gjærevoll 1973). En kunne for såvidt like gjerne snakke om innvandring til Nord-Amerika/Grønland fra Skandinavia (og dermed om et skandinavisk element i Nord-Amerikas flora og fauna), for også områdene i Nord-Amerika/Grønland hvor de vest-arktiske artene i dag forekommer var engang fullstendig nediset. Ut fra hypoteser om langdistansespredning, med fugl, luftstrømmer osv. vil en slik synsmåte faktisk ha

mye for seg. Ettersom «målet» er så mye større, vil sannsynligheten av «treff» for en tilfeldig langtransport være større enn om tilfeldigheten skulle ha virket den andre veien. Ifølge Nordal selv (1985b) spiller sjanseelementet en meget stor rolle ved langdistansespredning. Men ubevisst tenker en seg likevel at utgangsområdet må være det området hvor arten har den videste utbredelse i dag.

I denne forbindelse ønsker jeg ikke å diskutere akkurat dette punkt nærmere. Det jeg vil frem til er imidlertid at en landbrohypotese ikke forutsetter innvandring i det hele tatt. En art kan tenkes å ha okkupert hele eller deler av et område, f.eks. et samlet «Nord-Amerika — Grønland — Skandinavia», som deretter av platetektoniske årsaker splittes opp. Nord-Amerika/Grønland-delen og Skandinavia-delen har så langsomt (2 cm pr. år) glidd fra hverandre, Grønland-Færøylene-ryggen var i sen fase den eneste forbindelsen mellom dem, og til slutt ble delene helt isolert av store sammenhengende havområder. Poenget er at arten etter denne modell i grove trekk blir værende der den alltid har vært.

På denne bakgrunn synes eksistensen av den vest-arktiske utbredelsestype å gi godt grunnlag for å diskutere alderen på en del av artene som utgjør Skandinavias flora og fauna, noe en ikke har vært istand til tidligere. Dette er kanskje et mer fruktbart diskusjonstema enn eksistensen av og den nøyaktige plasseringen av de isfrie refugier under kvartertiden.

Oppgaver på lengre sikt

For meg synes det også mer fruktbart som et langsiktig prosjekt å søke etter mønstre i utbredelsen av så mange og så ulike monofyletiske grupper som mulig, snarere enn å fortsette de hundreårige spekulasjonene innen fenomenet langdistansespredning med isfjell, fugl, luftstrømmer osv. Dette krever en fornyet og grundig analyse av de ulike taxa etter fylogenetiske prinsipper (Patterson 1983), og også at botaniske og zoologiske systematikere blir litt mer interessert i hverandres data. Spesielt viktig blir det å se i hvilken grad det er kongruens mellom utbredelsesmønstrene en kommer frem til for de ulike dyre- og plantegrupper. Først hvis det blir klarlagt at slik kongruens ikke finnes, vil det være naturlig å fortsette på den vei Nordal skisserer.

Takk

Takk til professor Ole A. Sæther, Zoologisk Museum, Bergen, for gjennomlesing av en tidligere versjon av manus og viktig informasjon.

Summary

The present paper is a reply to a paper by Nordal (1985b) who argues, on the basis of assumptions on evolutionary rates and species stability, that it is highly improbable that the West-Arctic floral element has remained unchanged in Scandinavia since an assumed immigration from North America across a land-bridge several million years ago. For this reason the land-bridge hypothesis is rejected. Distribution data for several species of the dipteran families Muscidae, Fanniidae and Chironomidae, presented in the paper, and other data suggest that the West-Arctic distribution is a general biogeographical phenomenon. A general phenomenon requires a general explanation. It is argued that hypotheses based on long distance dispersal, where the element of chance is very high, do not satisfy this claim. Extremely well-preserved fossil specimens of two two-winged insect species identical with living representatives, and other cited evidence, indicate that recent species may well be 40 million years old, well inside the requirements of a land-bridge hypothesis for the dispersal of West-Arctic species across the North Atlantic. It is also argued that rather than assuming an immigration of the West-Arctic element to Scandinavia from North America, it is simpler and therefore preferable to explain the distribution pattern by regarding these species as the living remnants of an old Amphi-Atlantic biota still occupying roughly their original areas, areas which were contiguous or connected by a land-bridge about 20 million years ago.

Litteratur

- Brundin, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiidae. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademins Handlingar, Fjärde serien. Band 11. Nr. 1.*
- Buzas, M.A. & Culver, S.J. 1984. Species

- duration and evolution: Benthic Foraminifera on the Atlantic continental margin of North America. *Science* 225 (No. 4664): 829-830.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Vols. I, IIa, IIb. Caracas.
- 1960. *Principia botanica*. Vols. Ia, Ib. Caracas.
- 1962-1964. *Space, time and form: The biological synthesis*. Caracas.
- Danks, H.V. 1981. *Arctic arthropods. A review of systematics and ecology with particular reference to the North American fauna*. Ottawa.
- Ekman, S. 1922. *Djurvärdens utbredningshistoria på skandinaviska halvön*. Stockholm.
- Eldredge, N. & Gould, S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. pp. 82-115 i: Schopf, T.J.M. (red.), *Models in palaeobiology*. San Francisco.
- Eldredge, N. & Tattersall, I. 1982. *The myths of human evolution*. New York.
- Fjellberg, A. 1972. Coleoptera from Hardangervidda. *Fauna of the Hardangervidda* 1: 1-74.
- Futuyma, D.J. 1979. *Evolutionary biology*. Massachusetts.
- Gjærevoll, O. 1973. *Plantgeografi*. Trondheim.
- Hennig, W. 1966. *Fannia scalaris* Fabricius, eine rezente Art im Baltischen Bernstein? (Diptera: Muscidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde* 150: 1-12.
- Humphries, C.J. 1981. Biogeographical methods and the southern beeches. pp. 283-297, i: Forey, P.L. (red.), *The evolving biosphere*. London.
- Lindroth, C. 1957. *The faunal connections between Europe and North America*. Stockholm.
- Nelson, G. & Platnick, N. 1981. *Systematics and biogeography, cladistics and vicariance*. New York.
- Nordal, I. 1985a. Overvintringsteori og evolusjonshastighet. *Blyttia* 43: 33-41.
- 1985b. Overvintringsteori og det vestarktiske element i skandinavisk flora. *Blyttia* 43: 185-193.
- Patterson, C. 1981. The development of the North American fish fauna — a problem of historical biogeography. pp. 265-281, i: Forey, P.L. (red.), *The evolving biosphere*. London.
- 1983. Aims and methods in biogeography. pp. 1-28, i: Sims, R.W., Price, J.H. & Whalley, P.E.S., *Evolution, time and space: The emergence of the biosphere*. London.
- Peake, J.F. 1981. The land snails of islands — a dispersalist's viewpoint. pp. 247-263, i: Forey, P.L. (red.), *The evolving biosphere*. London.
- Schminke, H.-U. 1981. 12. Volcanic activity away from plate margins. pp. 201-209, i: Smith, D.G. (red.), *The Cambridge encyclopedia of earth sciences*. Cambridge.
- Seyfert, C.K. & Sirkin, L.A. 1979. *Earth history and plate tectonics. An introduction to historical geology*. 2. ed. New York.
- Støp-Bowitz, C. 1969a. Did lumbricids survive the quaternary glaciations in Norway? *Pedobiologia* 9:93-98.
- 1969b. A contribution to our knowledge of the systematics and zoogeography of Norwegian earth-worms (Annelida Oligochaeta: Lumbricidae). *Nytt Magazin for Zoologi* 17: 169-280.
- Sæther, O.A. udatert. *Bi 470 Fylogenetisk systematikk*. Bergen.
- Vik, R. 1971. Norges dyregeografi. *Norges Dyr* 5: 31-43.
- Williamson, M. 1983. A century of islands: From Darwin to the Hawaiian Drosophilidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 20:3-10.
- Økland, F.E. 1927. Einige Argumente aus der Verbreitung der nordeuropäischen Fauna mit Bezug auf Wegeners Verschiebungstheorie. *Nyt Magazin for Naturvidenskaberne* 65: 339-367.