

# I Olov Hedbergs fotspor:

– Plantenes evolusjon i det afrikanske høyfjellet

BERIT GEHRKE<sup>1</sup>, CHRISTIAN BROCHMANN<sup>2</sup>,  
MARTHA KANDZIORA<sup>3</sup>, MAGNUS POPP<sup>2</sup>,  
ABEL GIZAW<sup>2</sup> OG MICHAEL D. PIRIE<sup>1,4</sup>

## Sammenheng

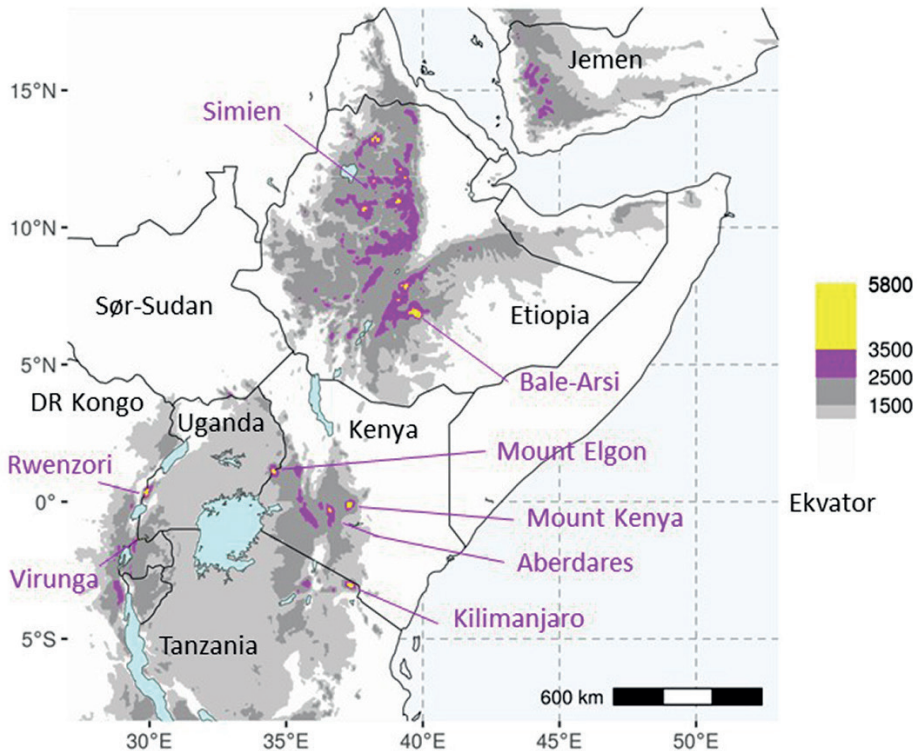
Floraen i det tropiske afrikanske høyfjellet er spektakulær og rik på endemiske (stedegne) arter, og ikke minst er forekomstene av plantearter ekstremt fragmentert på grunn av lange avstander mellom de enkelte fjellene (fig. 1). Denne særegne floraen ble dyptpløyende analysert av Olov Hedberg i hans monumentale verk fra 1957 (Hedberg 1957) og i påfølgende arbeider (f.eks. Hedberg 1961, Hedberg 1969). Studier basert på molekylære data og nisjemodellering har senere gitt sterk støtte til flere av hans hypoteser, men også ledet til ny og overraskende innsikt. Plantenes innvandring til det afrikanske høyfjellet startet allerede da fjellhevingen skapte det spesielle tropisk-alpine døgnklimaet med frost hver natt og høye dagtemperaturer året rundt. Antallet arter økte deretter betydelig gjennom de siste 5 millioner år (plio-pleistocen) og faktisk helt fram til vår tid. En stor del av floraen oppstod etter langdistansespredning fra fjerne, kalde områder, hovedsakelig i Eurasia. Plantenes innvandring ble bare i noen få tilfeller fulgt av betydelig diversifisering (f.eks. hos marikåpe *Alchemilla*) – tvert imot har slekter som er artsrike i det afrikanske høyfjellet, ofte vist seg å ha spredt seg uavhengig dit gjentatte ganger (f.eks. starr *Carex*), noe til og med enkeltarter som vår egen fjellskrinneblom *Arabis alpina* har gjort. De nye studiene tyder på at den afrikanske høyfjellsfloraen har utviklet

seg under et mye yngre og mer dynamisk øy-scenario enn det Hedberg så for seg: Den framstår som umettet og sårbar for framtidige klima- og arealendringer på grunn av katastrofale forstyrrelser under klimasvingningene gjennom de siste par millioner år. Den rommer artsmangfold og genetisk diversitet som er unikt, men sterkt svekket av genetiske «flaskehals» og sykluser av innvandring, utdøing og gjeninnvandring. Det er usedvanlig lite genetisk variasjon i dagens populasjoner, noe som kan bety at mange arter står i fare for å dø ut på grunn av klimaoppvarming og økende menneskelig påvirkning.

### Floraen i det afrikanske høyfjellet

Fjellvegetasjon er utbredt i Afrika, helt fra Nord- og Vest-Afrika til Etiopia og Øst-Afrika og videre sørover til Madagaskar og Drakensberg i Sør-Afrika, men den *tropiske* fjellvegetasjonen finnes hovedsakelig i Etiopia og Øst-Afrika (fig. 1; Killick 1978; Grimshaw 2001; Gehrke & Linder 2014). Den tropisk-alpine floraen finnes her over tregrensen i de isolerte fjellene, de såkalte «himmel-øyene», og den er helt forskjellig fra lavlandsfloraen mellom fjellene (fig. 1; Hauman 1933; Hedberg 1951; White 1983). Her er klimaet

Fig. 1 | Tropisk afroalpine regioner i østlige Afrika. Lyseblå: vann; hvit landmasse med høyden under 1.000 m; lys grå landmasse mellom 1.000 og 2.500 m i høyde; lysgrønn: fjell mellom 2.500 og 3.500 moh i høyde; orange: fjellareal over 3.500 moh som i de fleste tilfeller omkring høyden av tregrensen. Fjellene på Madagaskar, med det høyeste punktet på 2 876 moh, er ikke høye nok til å skape tropisk-alpine klimatiske forhold, selv om trær mangler på de høyeste toppene. Drakensberg Alpsenter (Van Wyk og Smith 2001; Carbutt og Edwards 2004) har en klar sesongmessig temperaturforskjell som er sterkere enn dag-natt klima syklus som er dominerende i tropisk afroalpine regioner. Fjellene i Jemen, til tross for at de viser sterke koblinger til afrikanske plantesamfunn, mangler mange tropiske afroalpine komponenter (*Dendrosenecio*, gigantiske *Lobelia*, buskformete marikåper *Alchemilla*) og huser bare en enkelt art av *Helichrysum*. De viser også en mer distinkt sesongvariasjon i klimaet. Ikke med på kart er det små areal av tropisk-alpin i Kamerun i Vest-Afrika.



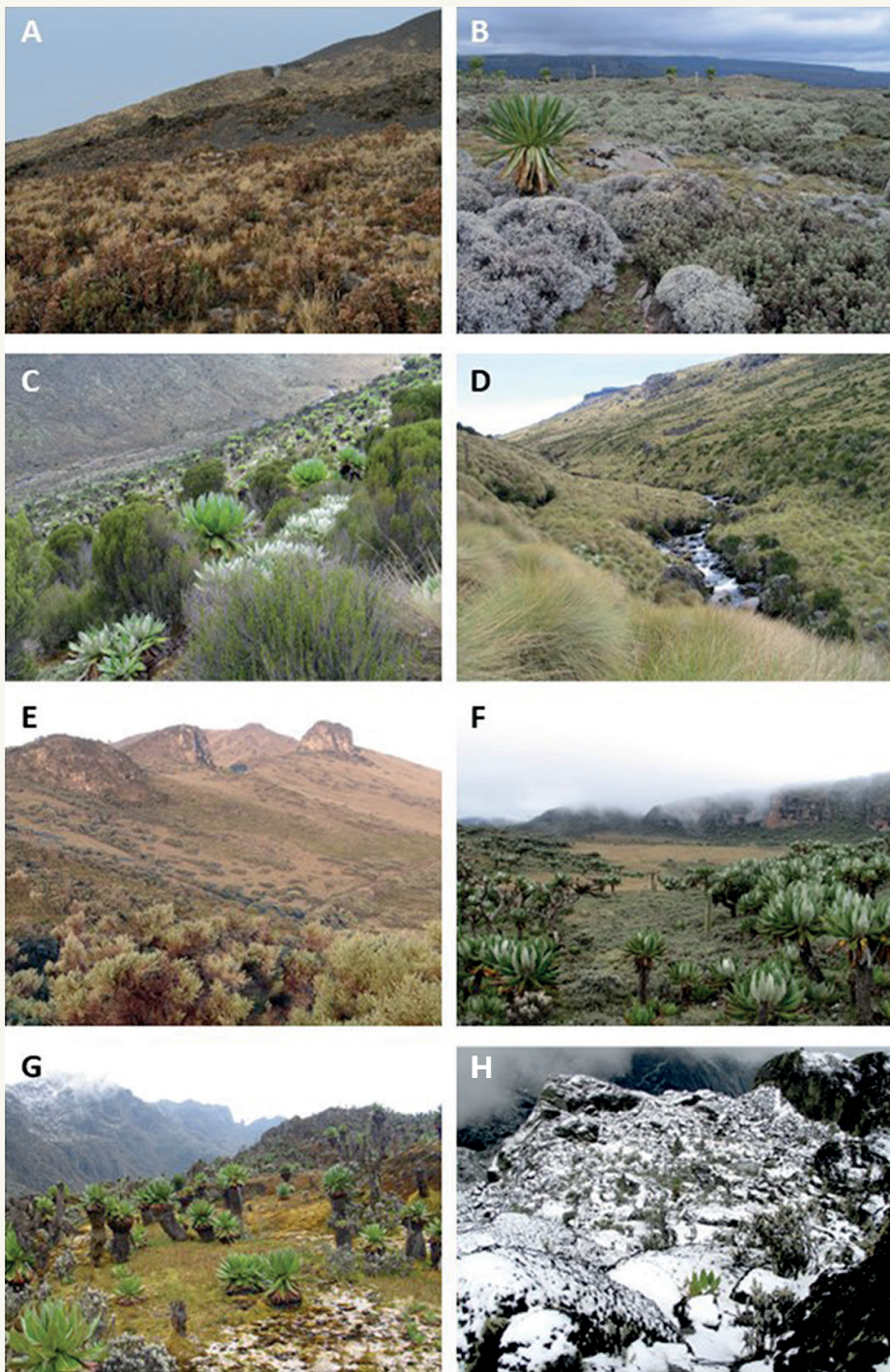


Fig. 2 | Afroalpine habitat. A) Mount Cameroon i Kamerun, Vestafrika. I bakgrunnen stiger damp fra jorden som viser at dette fortsatt er aktiv vulkan. Mount Cameroon, som er høyt nok til å kvalifisere som tropisk alpint, men er ganske artsfattig. De porøse vulkanske jordartene, nylig vulkansk aktivitet og lang avstand til andre høyfjell kan ha ekskludert det meste av den alpine floraen. B) Bale fjellene i sørøst Etiopia. Bildet er tatt på over 4.000 m. I forgrunn venstre blågrønne busker av ståblomst (*Helichrysum*), høyre siden busker av en av de afrikanske marikåpe (*Alchemilla haumannii*), i bakgrunn stand av *Lobelia rhynchopetalum*, den største av de gigantiske lobeliaene i Afrika med en trø- eller palmeaktige vekstform og et sentralt blomstring i spissen. C) Teleki Valley på sørvest siden av Mt. Kenya i Kenya. Bild er fra over 4.000 m. D) Festuca-grassland Mt. Kenya. E) Aberdares Mts. i sør Kenya. F) Gigantisk Svineblomst (*Dendrosenecio*) på toppen av Mt. Elgon i grenseregionen mellom Uganda og Kenya. G) Fishers Pass i Rwenzori fjellene., i grenseregionen mellom Uganda og DR Kongo. H) snø i Rwenzori fjellene. på 4.200 m. Foto: Berit Gehrke

kjennetegnet ved døgnvariasjon i stedet for sesongvariasjon – det er «sommer hver dag og vinter hver natt» (Hauman 1933; Hedberg 1951; White 1983). Disse høye fjellområdene i tropisk Afrika er hjemsted for unike samfunn av planter med svært spesielle tilpasninger. Svineblom *Senecio* (fig. 3) og botnegras *Lobelia* (fig. 4), som vi kjenner som små urter i Norge, finnes i gigantiske vekstformer, mens våre urteaktige marikåper *Alchemilla* danner busksamfunn i Afrika (fig. 5; Gehrke et al. 2016). De tropisk-alpine plantene har funnet strategier for å tåle de ekstreme temperatursvingningene gjennom døgnet (Beck et al. 2006). De treaktige stammene til kjempelobeliaene og kjempesvineblomene er hule og fylt med vann for å motstå nattefrosten (fig. 6), og noen lobeliaer folder gigantrosetten beskyttende over knoppene om natten (fig. 7). Disse gigantene kan rage flere meter over den øvrige fjellvegetasjonen.

De fleste artene i den tropisk-alpine floraen i Afrika er mye nærmere i slekt med arter fra fjerne, tempererte klimaområder, særlig i Europa og Asia, enn de er med artene som vokser i lavlandet rundt (Engler 1892; Hedberg 1961; Gehrke & Linder 2008; Brochmann et al. 2021). Mange planteslekter og til og med enkelte arter som vi kjenner fra vår egen flora, finner vi igjen i det afrikanske høyfjellet – slik som fjellskrinneblom *Arabis alpina* og smyle *Avenella flexuosa*.

### Biologisk mangfold: høyt eller lavt?

Den tropisk-alpine floraen i Afrika omfatter rundt 520 arter og er ganske artsfattig sammenlignet med andre tropisk-alpine floraer, noe som blant annet kan skyldes at den har små arealer tilgjengelig. Den afrikanske høyfjellsfloraen dekker bare rundt 5 000 km<sup>2</sup>, mens Páramo-floraen i Andesfjellene boltrer seg på 35 000 km<sup>2</sup> og huser mer enn 3 500 arter (Sklenár et al. 2011; Madriñán et al. 2013). Høyfjellet i New Guinea dekker riktignok bare 2 000 km<sup>2</sup>, men her fins mer enn 1 100 arter (Royen 1979; Merckx et al. 2015). Den tropiske høyfjellsfloraen i Afrika er til og med artsfattig sammenlignet med oseaniske øyer av samme størrelse, men dette skyldes nok at disse øyene omfatter flere klimatiske soner og dermed byr på større mangfold av habitater (fig. 8; Smith & Cleef 1988).

Innvandringen til høyfjellet i tropisk Afrika ble bare i noen få tilfeller fulgt av betydelig dannelse av nye arter (diversifisering), det vil si at en innvandrende stamart splittet seg opp i mange nye arter. I Afrika skjedde dette blant annet med marikåpene, som dannet en rekke nye arter etter innvandringen (Gehrke et al. 2016; se også Brochmann et al. 2021). I mange tilfeller har derimot slekter som er artsrike i det



Fig. 3 | Kjempesvineblomst *Dendrosenecio erici-rosenii* i full blomst. Rwenzori fjellene. Uganda, Central Circuit mellom Lower og Upper Biggo Bog, på rundt 3.600 moh. *Dendrosenecio erici-rosenii* kan bli opp til 9 m høy, med stilk ikke mer enn 50 cm i diameter som har et har tettpakkede bladrossetter og frøene er spredt ut på toppen. Hyppig reproduksjon gir tett forgrenede, spredte planter som regelmessig oppnår fem eller flere reproduksjonssykluser.

Foto: Berit Gehrke

Fig. 4 | *Lobelia gregoriana* ssp. *gregoriana*, 4.019 moh, Teleki Valley på sørvest av Mt. Kenya. Planten produserer rosetter som vokser i flere tiår før de produserer en enkelt stor blomsterstand. Etter blomstring og frøene er spredt ut dør rosetten.

Planten har flere rosetter, og individet overlever til å reproducere seg gjentatte ganger.

Foto: Berit Gehrke





Fig. 5 | *Alchemilla elgonensis*. Denne arten er veldig små, krypende busker som gjerne vokser mellom moser eller over steinblokker på de høyeste delen av fjellene. Arten vokser bare i Rwenzori fjellene Uganda. Foto: Berit Gehrke, Freshfield pass, Rwenzori fjellene., 4264 moh.

afrikanske høyfjellet, vist seg å ha spredt seg dit uavhengig gjentatte ganger (f.eks. starr *Carex*; Gehrke and Linder 2008), noe til og med enkeltarter som vår egen fjellskrinneblom *Arabis alpina* har gjort (fig. 9; Assefa et al. 2007). Det afrikanske høyfjellet mangler altså stort sett de store artsradiasjoner som preger Andesfjellene i Sør-Amerika, hvor slekter som *Calceolaria*, *Espeletia*, *Lupinus* og *Pentacalia* har dannet myriader av lokale arter.

Men hvorfor har ikke flere av de isolerte populasjonene på ulike afrikanske fjelltopper utviklet seg til ulike arter?

En del av forklaringen kan ligge i at dannelsen av nye arter (diversifisering) ifølge hypotesen til MacArthur og Wilson (1967) drives av periodisk tilkobling av areal hvor arter trives. Denne hypotesen er framsatt for å forklare hvorfor vi finner mange grupper planter med ekstreme mengde av arter i Andesfjellene – her er det store fjellarealer med stor topografisk variasjon. Toppene dannet alpine «øyer» under varme perioder, som i dag, som ble koblet sammen til store, sammenhengende alpine landskap under kalde perioder, når trengrensen var mye lavere. Hypotesen innebærer at forskjellene som ble utviklet mellom populasjonene mens de var isolert på fjelltoppene, ble forsterket når de møttes igjen under de kalde periodene, og at de tidligere artsfrendene dermed ble til ulike

nye arter. I Afrika, derimot, er fjelltopper som Kilimanjaro og Mount Kenya så isolert at de ikke engang under istidene har vært knyttet sammen med fjell-vegetasjon.

En annen forklaring på at vi finner relativt få arter på de afrikanske fjelltoppene, er at artsdannelse i alpine områder uansett er sjeldent, og at den tropisk-alpine floraen i Afrika er for ung og ustabil til å ha dannet mange arter (Kandziora et al. 2022). Det er vel kjent at artstall på øyene og høyfjellstopperne er avhengig av tid og størrelse (MacArthur and Wilson 1967); i de alpine klimaområdene skjer sannsynligvis ny innvandring av arter hyppigere enn artsdannelse (Gehrke 2018), f.eks. hos svineblom (Kandziora et al. 2016) eller soleie *Ranunculus* (Emadzade et al. 2011).

Men selv om artsantallet er lavt, har de afrikanske fjelltoppene et høyt biologisk mangfold i den forstand at uvanlig mange av artene er endemiske – de finnes altså ingen andre steder i verden. Endemisme på øyer forklares gjerne med isolasjon på grunn av lange avstander (Emerson og Kolm 2005), men øyas geologiske alder og størrelse spiller også en rolle (Fig. 4; Whittaker et al. 2008). Selv om bare 90 afrikanske høyfjellsarter (17 %) er endemiske for ett enkelt fjellområde, noe som nok skyldes det er noe genutveksling etter langdistansespredning mellom disse fjellene (se under), er andelen arter som er endemiske for den tropiske alpine floraen i

Fig. 6 | *Dendrosenecio brassiciformis* rosette fylt med slimete væske som inneholder polysakkarider til å beskytte vekstpunktet mot frosten om natten. Arten finnes bare i Nyandarua/Aberdares fjellene. På venstre siden av rosetten er *Alchemilla johnstonii* på høyre *Festuca pilgeri*. Foto: Berit Gehrke





Fig. 7 | *Dendrosenecio keniensis* på Mt. Kenya rett etter åpning av blad rosetten om morgnen etter blitt lukket om natten. Foto tatt rund kl. 7.30 om morgnen. Undersiden av bladene som er utsiden om natten er kledd i tett, hvitt hår til å beskytte mot nattefrost. Planten vokser svært langsomt. *Dendrosenecio keniensis* er frostbestandig til  $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$  som delvis skyldes slimet som samles i midten av bladrosetten. Lukking om natten kan hjelpe til med å forhindre at bladknoppen fryser og væskereseervoaret fra å fordampe. Foto: Berit Gehrke

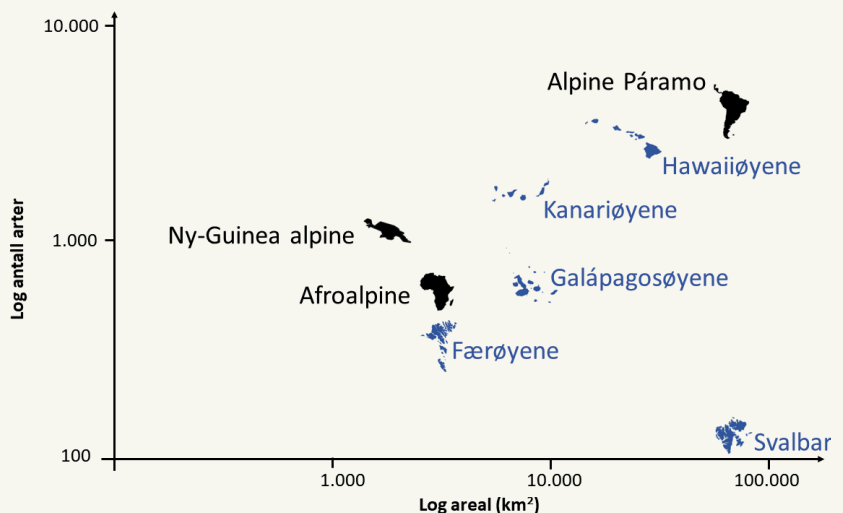
Afrika, ekstremt høy – nær 80 % (Gehrke & Linder 2014; Hedberg 1961, 1969).

### Langdistansespredninger og populasjonsendringer under istidssyklusene

At det finnes mange felles arter mellom de geografisk isolerte afrikanske fjelltoppene, kan tyde på at plantene sprer seg oftere mellom fjellene enn forventet ut fra avstanden mellom dem, sannsynligvis med vind og fugler. Slike spredningsepisoder, ofte med påfølgende hybridisering, er nå dokumentert i mange genetiske studier (f.eks. hos starr *Carex* [Gizaw et al. 2016], kjempesvineblom *Dendrosenecio* [Tusiime et al. 2020], storkenebb *Geranium* [Wondimu et al. 2017], tistel *Carduus* og kløver *Trifolium* [Wondimu et al. 2014]; oppsummert i Brochmann et al. 2021). Nisjemodellering tyder på at selv om det alpine landskapet i tropisk Afrika dekket et åtte ganger større areal under siste istid, slik at tregrensen da var rundt 1000 m lavere enn i dag, ble bare noen nærliggende fjell knyttet sammen med alpin vegetasjon (Chala et al. 2017). Dette betyr at gradvis plantevandring mellom mange av fjellene ikke var mulig, og at mer eller mindre tilfeldig langdistansespredning er den eneste mulige forklaringen på genetisk utveksling mellom fjellene (se for eksempel Tusiime et al. 2017).

Et urovekkende trekk ved plantepopulasjonene i det afrikanske høyfjellet er at de har ytterst lite genetisk variasjon, mye mindre enn tilsvarende populasjoner andre steder i verden

Fig. 8 | Arts-arealets størrelsesforhold i tropisk alpine høyfjellregioner og utvalgte øyer. Log-log transformasjon er valgt for å redusere inntrykk av veldig høyt artstall på større øyer, en relasjon som er godt kjent og beskrevet for planter. Tropisk-alpine områder over 3.500 m er i sort. Øyene er i blå og midtpunkt av symbol representerer plassering i illustrasjon. Svalbard er bare delvis isfri om sommeren, men hele landmassen er brukt som illustrasjon her.



(basert på studier av mange ulike arter; Brochmann et al. 2021). Dette kan bety at de er svært sårbare og lett kan dø ut ved miljøendringer, slik som et stadig varmere klima og økende menneskelig påvirkning av leveområdene. Mangelen på genetisk variasjon innen populasjonene tyder på at de har vært utsatt for ekstreme «flaskehals» – både ved at antall individer har minket under ugunstige klimaforhold, og ved at etablering på fjell har skjedd bare med ett eller få frø. Dessuten har vi observert i daterte stamtrær at selv om selve arten kan være gammel, er det påfallende at mange av dagens populasjoner på ulike spredte fjell er veldig unge. Den nærliggende tolkningen av disse dataene er at arter kan ha innvandret til et fjell, men senere dødd ut, og at artene senere har etablert seg på fjellet på nytt. Dermed vil mange av dagens populasjoner være unge (dvs. ha etablert seg nettopp på et fjell) og ha lite genetisk variasjon (dvs. ha etablert seg bare med ett eller få frø). Vi tolker dette dit hen at den afrikanske høyfjellsfloraen har vært utsatt for katastrofale forstyrrelser under klimasvingningene gjennom de siste par millioner år, og at dette har medført sykluser av innvandring, utdøing og innvandring på nytt.

### **Hvor lang tid tar det å danne en så særpreget flora?**

På grunn av den høye andelen endemismer og de særpregede livsformene i den afrikanske høyfjellsfloraen mente Hedberg at den måtte være meget gammel, kanskje til og med eldre enn fjellene som huser den i dag. Noen av fjellene er mange millioner år gamle (fra Miocen), andre er bare noen hundre tusen år (se oppsummering i Gehrke & Linder 2014), og de forekommer spredt over store områder. Klimaet har også endret seg dramatisk gjentatte ganger, især under istids-syklusene. Hvordan har dette påvirket historien til denne endemismerike, men artsfattige floraen? Vi konstruerte nylig stamtrærne til vel 100 av de 520 artene (~20 % av floraen) ved å generere nye genomdata (tekstboks 1; fig. 10) og kombinere disse med tidligere publiserte data. Med dette kunne vi datere opprinnelsen til hver enkelt art (ved såkalt «avslappet molekylær klokkedatering»; Kandziora et al. 2022). Selv om noen av fjellene er veldig gamle, fant vi at de fleste av de undersøkte artene (80 %) oppstod i løpet av de siste fem millioner år – og mest overraskende var det at antallet arter økte sterkt fram mot nåtiden. Sammen med funnene av ekstremt lite genetisk variasjon og unge fjellpopulasjoner peker dette mot et mye yngre og mer dynamisk øyscenario enn det Hedberg så for seg, og det støtter hypotesen om at forstyrrelser forårsaket av istidssyklusene induserte sykler av innvandring, utrydding og gjeninnvandring.



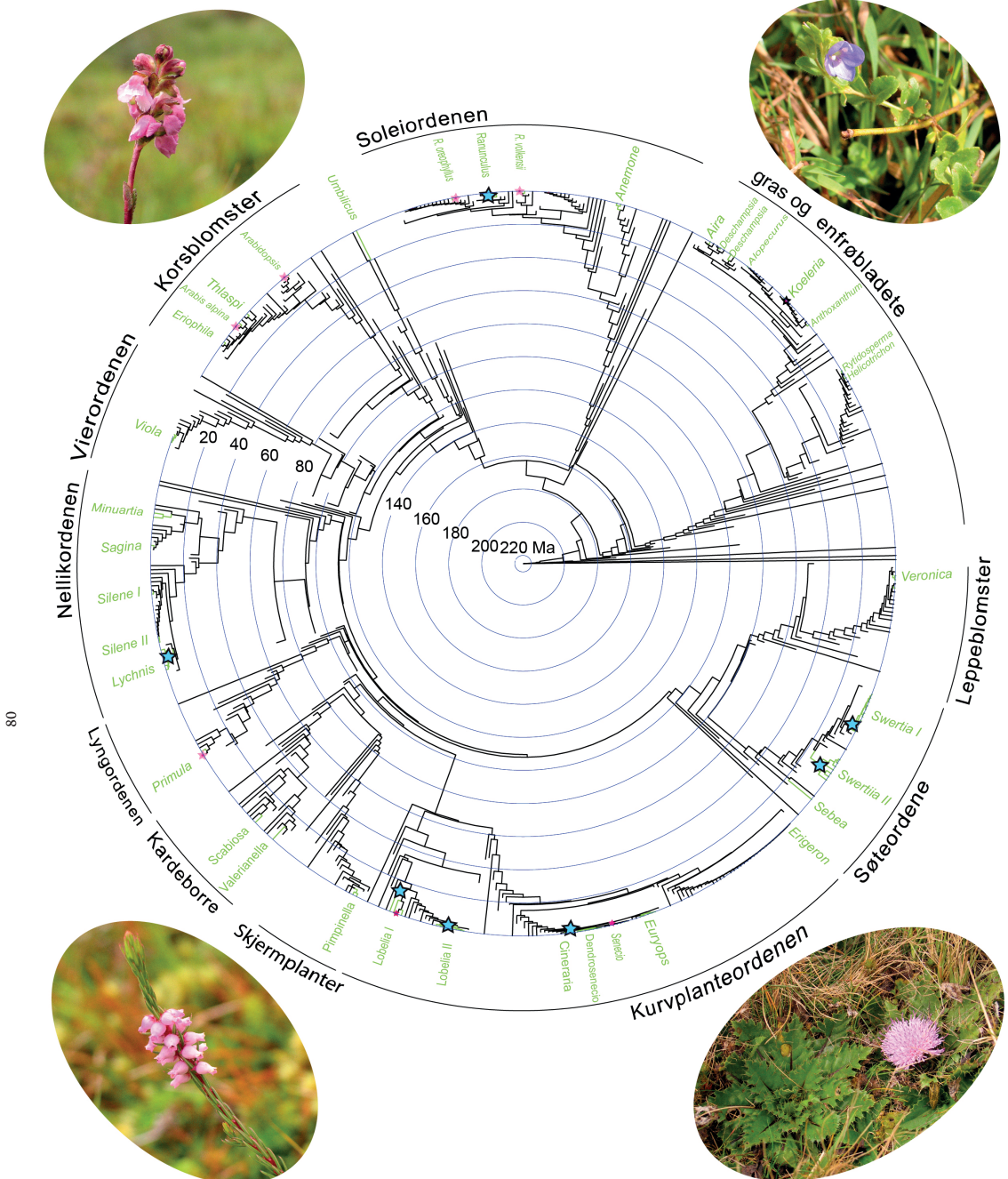


Fig. 10 | Datert fylogeni. Afroalpiner arter i grønn. De opprinnelige datasett ytterligere indikert med stjerne. Grupper som ikke inkluderer afroalpiner arter, beskjæres til punktene for en gruppe (crown nodes) for å øke lesbarheten. Afroalpiner grupper med veldig god statistisk støtte eller veldig høy sannsynlighet er indikert med rosa stjerne (sannsynlighet  $\geq 0,95$  i BEAST). Sirkler angir tid i millioner år før nåtiden. Fotografier viser eksempler på afroalpiner arter: topp venstre *Hedbergia abyssinica* (Snylterotfamilien/Orobanchaceae), topp høyre *Veronica glandulosa* (Kjempefamilien/Plantaginaceae), nederst venstre *Erica whyteana* (Lyngfamilien/Ericaceae) og nederst høyre *Afrocarduus schimperi* (= *Carduus schimperi*, Kruisetistel i kurvplantefamilien/Asteraceae). Bildekreditt: B. Gehrke, <https://www.inaturalist.org/>.

## Klimaendringer og det sårbare biologiske mangfoldet i Afrikanske høyfjell

Det kreves motstandskraft for å tåle eller dempe effekten av klimaendringer, og især nåtidens menneskeskapte klimaendringer, fordi disse skjer så fort. I dag er hele økosystemer påvirket av klimaendringer, men vår forståelse av deres utvikling og naturlige respons er begrenset, ofte til enkeltpopulasjoner eller arter. Den gåtefulle floraen på toppen av de afrikanske høyfjellene er isolert og unik. Den viser slående tilpasninger, slik som gigantisme, slimproduksjon eller tette hårkledde, til det barske tropiske alpine klimaet med «sommer hver dag og vinter hver natt». I denne artikkelen har vi oppsummert nye data fra mange studier som er utført etter Hedbergs tid. Det ser ut til at denne bemerkelsesverdige høyfjellsfloraen har en dynamisk historie med hyppige innvandringer og utryddelser forårsaket av tidligere naturlige klimaendringer, under istidens sykluser. Den ser derfor ut til å være spesielt sårbar for menneskeskapt klimaoppvarming, som raskt vil tvinge plantene sammen på stadig mindre områder på de høyeste fjelltoppene (fig. 11).

Artikkelen bygger på et arbeid under Global Coalition United for Biodiversity, som UiB er en del av, og som skal øke kunnskapen vår om grunnleggende mønstre i biologisk mangfold. I tillegg til de hovedfunnene som er omtalt her, har arbeidet vist at det er stor kompleksitet og variasjon mellom og innen de enkelte afrikanske høyfjellsartene.

### Forklaring av fagbegrep

**Artsradiasjon eller diversifisering** er en prosess der en stamart splitter seg til mange nye datterarter. Dette kan skje ved at nye ressurser blir tilgjengelige i form av ernæringskilder eller areal, eller ved at samspeillet med andre organismer endres. Store artsradiasjoner skjer ofte når mange nye og forskjellige typer av leveområder (nisjer) blir tilgjengelig.

**Evolusjon, artsdannelse og systematikk:** Evolusjon er en prosess som endrer de arvelige egenskapene til populasjoner fra generasjon til generasjon. Evolusjon skjer når prosesser som naturlig utvalg (seleksjon) og genetisk drift virker på genetisk variasjon og resulterer i at visse egenskaper blir mer eller mindre vanlige hos påfølgende generasjoner. Blir endringene store, kan det dannes nye arter. I systematikken studeres artene og deres slektskapsfold og historie ved blant annet å konstruere stamtrær basert på genetisk data (fylogenetiske trær).

**Genetisk diversitet eller mangfold** er variasjon i genetiske egenskaper innen en art eller mellom ulike arter. Graden av



Fig. 9 | Fjellskrinneblom, *Arabis alpina*, fra Mt. Kenya. Fjellskrinneblom finnes i fjellområder i Europa, Nord- og Øst-Afrika, Sentral- og Øst-Asia og deler av Nord-Amerika. I Norge vokser den i alle fjelltrakter og er nylig blitt funnet opp til 1980 meters høyde i Jotunheimen. Foto: Berit Gehrke, Mt. Kenya, Teleki Valley, 4.019 moh.

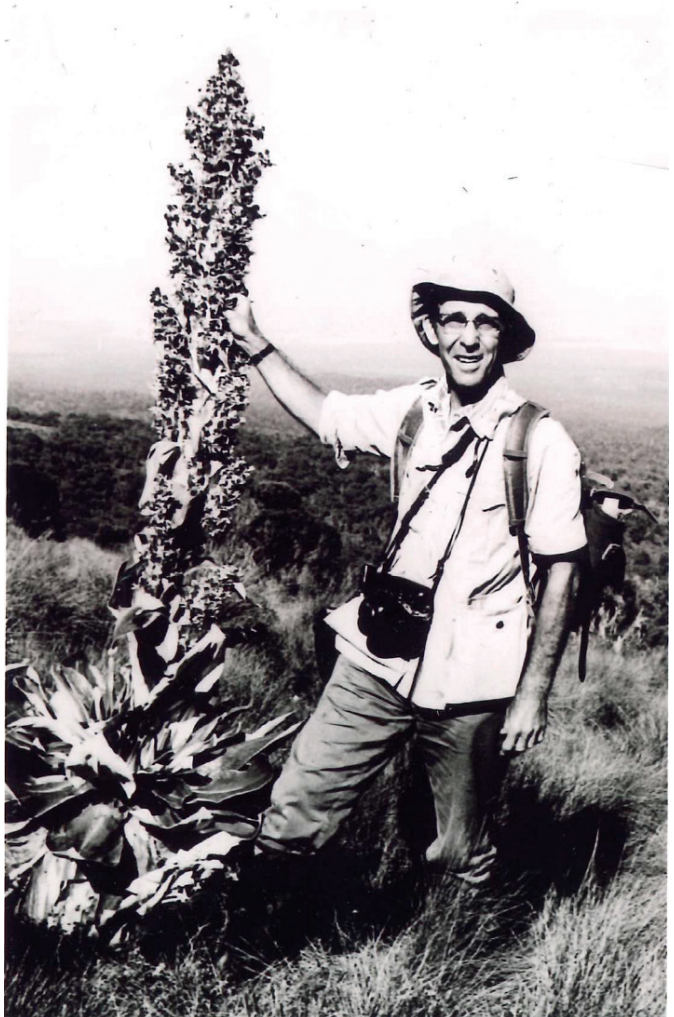
Fig. 11 | *Haplocarpha rueppellii* fra Aberdare fjellene, Kenya. Arten vokser bare i høylandet i Etiopia og det østlige Afrika over 2.400 m og har blitt funnet opp til 4.650 moh. Arten har tykke røtter som vokser tett pressede mot jorden. Foto: Berit Gehrke



genetisk mangfold innen en art har betydning for muligheten arten har til å overleve i framtiden, især ved miljøendringer, for eksempel ved at enkelte genkombinasjoner kan vise seg å være fordelaktige under nye miljøforhold.

En genetisk «flaskehals» er kraftig reduksjon i størrelsen av en populasjon (antall individer) – og dermed en reduksjon i populasjonens genetiske mangfold. Flaskehalsen kan oppstå på grunn av miljøendringer (istid, tørke/flo, sykdom). På øyer og himmeløyer (fjelltopper) kan nye populasjoner som etableres etter tilfeldig spredning av bare ett eller noen få individer, inneholde svært lite av kildepopulasjonens genetiske mangfold.

Fig. 12 | Karl Olov [Olle] Hedberg (født 19. oktober 1923 Västerås, Sverige – døde 24. september 2007) var professor i systematisk botanikk ved Uppsala universitet fra 1970 til 1989. Han var initiativtaker til og redaktør for storverket *Flora of Ethiopia and Eritrea* sammen med sin kone Inga Hedberg. I 1948 tok han sjansen og deltok som botaniker i en stor svensk zoologisk ekspedisjon til Øst-Afrika, organisert av Uppsala-entomologen Åke Holm. Foto delt med oss av Professor Inga Hedberg, som han anerkjente som en viktig hjelper i sitt arbeid.



## Genomskimmingsdata

For å kunne datere når artene innvandret til høyfjellet i Afrika og eventuelt dannet nye arter, trenger vi genetisk informasjon fra disse artene i Afrika og fra deres nærmeste slektninger andre steder. De siste årene har det blitt publisert undersøkelser av mange planteslekter og familier, og genomsekvensinformasjon har blitt gjort tilgjengelig for allmennheten. De fleste slike studier er imidlertid bare basert på et sterkt begrenset utvalg av arter. For å datere opprinnelsen til den afrikanske høyfjellsfloraen samlet vi nytt plantemateriale i felt og brukte tørkede bladprøver som representerte ~100 arter (20 % av floraen), 30 slekter og 13 familier som typisk forekommer over 3800 m. Vi brukte moderne genomskimming (Straub et al. 2012) til å få mest mulig informasjon ut av materialet (for mer informasjon se Årboka 2022).

Vi ekstraherte DNA fra prøvene og konstruerte «biblioteker» ved å sekvensere 550 basepar på Illumina HiSeq v2500 ved Norwegian Sequencing Center (<https://www.sequencing.uio.no/>). Vi rekonstruerte stamtrærne for de afroalpine artene og grupper («klader») ved å inkorporere våre nye sekvenser i analyser av 1) alle frøplanter (Janssens et al. 2020) og 2) de enkelte frøplantegrupper (se Kandziora et al. 2022). De sistnevnte er typisk basert på mange arter og variable sekvenser og grunne fossilkalibreringer, og de er bearbeidet av botanikere med spesialkunnskap. Vi brukte PhylUp (Kandziora 2020; <https://github.com/mkandziora/PhylUp/>), en python-arbeidsflyt for å finne og legge til sekvenser (Camacho et al. 2009) for å søke i både data fra kollegaer og fra den offentlige genbanken (NCBI GenBank). Vi delte først matriser som inneholdt all informasjon, inn i enkeltgenregioner og knyttet disse til artsnavn akseptert av genbanken NCBI. Dette steget er viktig fordi eksperter kan være uenig om hvilke artsnavn som bør brukes, slik at det kommer mindre data med i analysen enn det som finnes i databasen. Usikkerheten i analysene blir mindre jo mer komplett matrisen er. Vi estimerte alderen til afroalpine arter og grupper basert på begge typer datasett ved bruk av to forskjellige molekylære dateringsmetoder: «penalized likelihood» i treePL (Smith & O'Meara 2012) og «bayesiansk statistikk» under en ukorrelert lognormal avslappet klokkemodell i BEAST2 (Bouckaert et al. 2014). I tillegg til å bruke de mest avanserte versjonene av dateringsmetodene hadde vi som mål å matche alderskalibreringene og andre innstillinger så godt som mulig til dem som var oppgitt i de originale forskningsrapportene. Vi oppsummerte alder av innvandring og artsdannelse i den afroalpine floraen som helhet og sammenlignet dette med forventninger gitt forskjellige typer artsdannelse. Vi analyserte forskjellene mellom de påfølgende aldrene på tvers av evolusjonstrærne ved å bruke forskjellskvotient-funksjonen, som tar med i betraktning en grad av usikkerhet av den fylogenetiske rekonstruksjonen og alder ved 1) delsampling og 2) å vurdere separat resultater gitt de forskjellige aldersestimatene (Kandziora et al. 2022). Vi sammenlignet de estimerte artsdanningene med de simulerte under forutsetning av konstant eller eksponentiell vekst. Denne metoden ivaretok best mulig usikkerheten både i dataene, dateringene og de fylogenetiske rekonstruksjonene, for å sikre at resultatene ble statistisk signifikante.

### NOTER

1. Avdeling for Natur, Universitetsmuseet, Universitet i Bergen, Postboks 7800, N-5020 Bergen [MDP: <https://orcid.org/0000-0003-0403-4470>] [BG: <https://orcid.org/0000-0001-5866-4430>]
2. Naturhistorisk museum, Universitetet i Oslo, P.O Box 1172 Blindern, NO-0318 Oslo [CB: <https://orcid.org/0000-0002-8906-7273>] [MP: <https://orcid.org/0000-0001-6745-3301>] [AG: <https://orcid.org/0000-0002-2045-1285>]
3. Department of Botany, Faculty of Science, Charles University, Prague, Czech Republic; <https://orcid.org/0000-0002-1197-6207>
4. Grøntanlegg og vegetasjonsøkologi, Norsk institutt for bioøkonomi, Grimstad, 4886 Norway

- Assefa A, Ehrlich D, Taberlet P, Nemomissa S & C. Brochmann (2007) Pleistocene colonization of afro-alpine "sky islands" by the arctic-alpine *Arabis alpina*. *Hereditas* 99: 133–142. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800974>
- Brochmann, C., A. Gizaw, D. Chala, M. Kandziora, G. Eilu, M. Popp, M.D. Pirie & B. Gehrke (2021). History and evolution of the afroalpine flora: in the footsteps of Olov Hedberg. *Alpine Botany* 132: 65–87. <https://doi.org/10.1007/s00035-021-00256-9>
- Chala, D., N. E. Zimmermann, C. Brochmann & V. Bakkestuen (2017). Migration corridors for alpine plants among the 'sky islands' of eastern Africa: do they, or did they exist? *Alp Botany* 127: 133–144.
- Emadzade, K., B. Gehrke, H.P. Linder & E. Hörandl (2011) The biogeographical history of the cosmopolitan genus *Ranunculus* L. (Ranunculaceae) in the temperate to meridional zones. *Mol Phylogenet Evol* 58: 4–21. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.11.002>
- Emerson, B.C. & N. Kolm (2005) Species diversity can drive speciation. *Nature* 434, 1015–1017.
- Gehrke, B. & H.P. Linder (2009). The scramble for Africa: pan-temperate elements on the African high mountains. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*: 2657–2665.
- Gehrke, B. & H.P. Linder (2014). Species richness, endemism and species composition in the tropical Afroalpine flora. *Alpine Botany* 124: 165–177.
- Gehrke, B., M. Kandziora & M.D. Pirie (2016). The evolution of dwarf shrubs in alpine environments: a case study of *Alchemilla* in Africa. *Annals of botany*, mcv159, 17: 121–131.
- Gehrke, B. (2018) Staying cool: preadaptation to temperate climates required for colonising tropical alpine-like environments. *PhytoKeys* 96: 111–125.
- Gizaw, A, T. Wondimu, T.F. Mugizi, C.A. Masao, A.A. Abdi, M. Popp, D. Ehrich, S. Nemomissa & C. Brochmann (2016) Vicariance, dispersal, and hybridization in a naturally fragmented system: the afro-alpine endemics *Carex monostachya* and *C. runssoroensis* (Cyperaceae). *Alp Bot* 126 :59–7.
- Hauman, L. (1933) Esquisse de la végétation des hautes altitudes sur le Ruwenzori. *Bull Acad R Sci Belgique* 19: 900–917.
- Hedberg, O. (1951) Vegetation belts of the East African mountains. *Svensk bot. Tidskr.* 45: 140–202.
- Hedberg, O. (1957) Afroalpine vascular plants. *Symbolae Botanicae Upsalienses* XV, Uppsala
- Hedberg, O. (1961) The phylogeographical position of the afroalpine flora. *Recent Advances Bot* 1: 914–919.
- Hedberg, O (1969) Evolution and speciation in a tropical high mountain flora. *Biol J Linn Soc* 1: 135–148.
- Kandziora, M., B. Gehrke, M. Popp, A. Gizaw, C. Brochmann, & M.D. Pirie (2022). The enigmatic tropical alpine flora on the African sky islands is young, disturbed, and unsaturated. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 119: e2112737119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2112737119>
- Kandziora, M., J.W. Kaderit & B. Gehrke (2016) Frequent colonization and little in situ speciation in *Senecio* in the tropical alpine-like islands of eastern Africa. *Am J Bot* 103: 1483–1498. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600210>.
- Killick, D.J.B. (1978). The Afro-alpine Region. In: Werger, M.J.A. (eds) *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. Monographiae Biologicae, vol. 31. Springer, Dordrecht. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-9951-0\\_12](https://doi.org/10.1007/978-94-009-9951-0_12).
- La Sorte, F. A. & W. Jetz (2010) Projected range contractions of montane biodiversity under global warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277: 3401–3410.
- MacArthur, R. H. & E. O. Wilson 1967. *The theory of island biogeography*. – Princeton Univ. Press.
- Madriñán, S., A. J. Cortés & J. E. Richardson (2013). Páramo is the world's fastest evolving and coolest biodiversity hotspot. *Front. Genet.* 4.
- Merckx, V.S., K. Hendriks, K. Beentjes, C.B. Mennes, L.E. Becking, K.T.C.A. Peijnenburg, A. Afendy, N. Arumugam, H. de Boer,
- A. Biun, M.M. Buang, P.-P. Chen, A.Y.C. Chung, R. Dow, F.A.A. Feijen, H. Feijen, C. Feijen-van Soest, J. Geml, R. Geurts, B. Gravendeel, P. Hovenkamp, P. Imbun, I. Ipor, S.B. Janssens, M. Jocqué, H. Kappes, E. Khoo, P. Koomen, F. Lens, R.J. Majapun, L.N. Morgado, S. Neupane, N. Nieser, J.T. Pereira, H. Rahman, S. Sabran, A. Sawang, R.M. Schwallier, P.-S. Shim, H. Smit, N. Sol, M. Spait, M. Stech, F. Stokvis, J.B. Sugau, M. Suleiman, S. Sumail, D.C. Thomas, J. van Tol, F.Y.Y. Tuh, B.E. Yahya, J. Nais, R. Repin, M. Lakim & M. Schilthuizen (2015) Evolution of endemism on a young tropical mountain. *Nature* 524, 347–350
- Sklenář, P., E. Dušková & H. Balslev (2011). Tropical and Temperate: Evolutionary History of Páramo Flora. *Bot. Rev.* 77, 71–108.
- Smith J. M.B. & A. M. Cleef (1988). Composition and Origins of the World's Tropicalpine Floras. *Journal of Biogeography* 15: 631–645.
- Tusiime, F. M., A. Gizaw, T. Wondimu, C.A. Masao, A.A. Abdi, V. Muwanika, P. Travnickc, S. Nemomissa, M. Popp, G. Eilu, C. Brochmann & M. Pimentel (2017). Sweet vernal grasses (*Anthoxanthum*) colonized African mountains along two fronts in the Late Pliocene, followed by secondary contact, polyploidization and local extinction in the Pleistocene. *Molecular Ecology* 26: 3513–3532.
- Tusiime, F.M., A. Gizaw, G. Gussarova, S. Nemomissa, M. Popp, C.A. Masao, T. Wondimu, A.A. Abdi, V. Mirré, V. Muwanika, G. Eilu & C. Brochmann (2020) Afro-alpine flagships revisited: Parallel adaptation, intermountain admixture and shallow genetic structuring in the giant senecios (*Dendroserotia*). *PLoS ONE* 15:e0228979. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228979>
- White, F. (1981) The history of the Afromontane archipelago and the scientific need for its conservation. *African Journal of Ecology* 19: 33–54.
- Whittaker, R.J., K.A. Triantis & R.J. Ladle (2008) A general dynamic theory of oceanic island biogeography. *J. Biogeography* 35: 977–994.
- Wondimu T., A. Gizaw, F.M. Tusiime, C.A. Masao, A.A. Abdi, G. Gussarova, M. Popp, S. Nemomissa, & C. Brochmann (2014) Crossing barriers in an extremely fragmented system: two case studies in the afro-alpine sky island flora. *Plant Syst Evol* 300: 415–430. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0892-9>.
- Wondimu T., A. Gizaw, F.M. Tusiime, C.A. Masao, A.A. Abdi, Y. Hou, S. Nemomissa, & C. Brochmann (2017) Genetic structuring, dispersal and taxonomy of the high-alpine populations of the *Geranium arabicum*/kilimandscharicum complex in tropical eastern Africa. *PLoS ONE* 12: e0178208. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178208>