



BIOFAG SÆRNUMMER

# Biodiversitet


Arter, gener og økosystemer

Udgivet af:  
Foreningen af Danske Biologer og Center for Makro-  
økologi, Evolution og Klima, Københavns Universitet

Redigeret af:  
Carsten Rahbek, Karsten Elmoose Vad,  
Jesper Mebus og Emma Emilie Andersen



*San Rafael-vandfaldet i floden Quijos i Ecuador  
omkranset af artsrig bjergskov. Foto: Pete Oxford.*



# Hvorfor kan man finde flere arter i en enkelt tropisk bjergskov end i hele Europa tilsammen?

Et af biologiens helt store  
grundforskningsspørgsmål

Carsten Rahbek

**Tågen** ligger i tykke lag midt på den tropiske bjergside. Længere oppe ad bjerget skinner solen. Den fugtige duft af jordbund og træer spreder sig, og et væld af fugle synger og flyver på kryds og på tværs gennem den tætte tågeskov.

Fuglene er kun én gruppe af de mange arter, som findes i Sydamerikas tropiske bjergregioner, der er blandt verdens artsrigeste. Spørgsmålet om, hvor på Jorden der findes størst artsrigdom, og hvorfor artsrigdommen er størst lige præcis dér, er et af de største spørgsmål i biologiens verden, og det er et spørgsmål, som jeg beskæftiger mig meget med i min forskning. Det kan virke som et banalt spørgsmål, men vi er i dag endnu ikke helt nået frem til svaret, som formentlig hænger tæt sammen med den måde, som økosystemerne ser ud på. Det vidste jeg bare ikke, da jeg som ung specialestuderende var på min første ekspedition i Andesbjergene (figur 2).

### **Alene på bjergtoppen**

Jeg sidder i næsten 3.500 meters højde på et bjerg midt i den tropiske tågeskov, der dækker store dele af Andesbjergene. Jeg er alene,



*Figur 2. Carsten Rahbek på feltekspedition i Parque Nacional de Podocarpus i Ecuador i 1989.*

og her er stille. Det eneste, jeg kan høre, er den svage lyd af sang fra de mange forskellige fuglearter, der lever i den livskraftige tågeskov, som udfolder sig omkring mig på bjergets skråning – den selvsamme skråning, som jeg sidder på og er ved at få pusten tilbage efter at være gået op ad. Året er 1989, og jeg er midt i feltstudierne til mit speciale. Jeg tæller fugle, fordi jeg er nysgerrig på, hvor mange arter der findes i bjergenes højtliggende skove. Jeg har nu været i Andesbjergene i seks måneder, og hver eneste dag bevæger jeg mig flere tusinde højdemeter op og ned ad bjergsiden. Det er hård kost for kroppen, som nok til tider har brug for, at jeg





Figur 3. Udsigt over tropisk bjergskov i Andes fra CMEC-ekspedition i 2020. Området er blandt de mest artsrige i verden, og man finder mere end 800 fuglearter på kun 10.000 km<sup>2</sup>. Amazonas-regnskovens lavland kan ses i baggrunden. Foto: Jesper Sonne.

siger stop, men mit sind er fyldt af gåpåmod og ukuelig nysgerrighed. Så jeg fortsætter.

Dengang i Andesbjergene havde jeg ikke forestillet mig, at min vedholdenhed ville lede mig til det sted, hvor jeg står i dag: Midt i en forskningskarriere, hvor jeg bl.a. har beskrevet og forklaret, hvorfor de højtliggende områder i de tropiske Andesbjerge (figur 3) er de mest artsrige områder på Jordkloden. Faktisk kan et område i Andesbjergene på størrelse med Lolland være mere artsrigt end hele Europa sammenlagt. Og skovene i Andesbjergene er også samlet set mere artsrige end hele Amazonas' lavlandsskov (figur 4) – en kendsgerning, som man under mine specialestudier i 1989 havde svært ved at forestille sig, fordi den var i strid med en ellers dengang anerkendt makroøkologisk "naturlov": *Højdegradienten*, som beskrev, at antallet af arter faldt med højden op langs en bjergside.

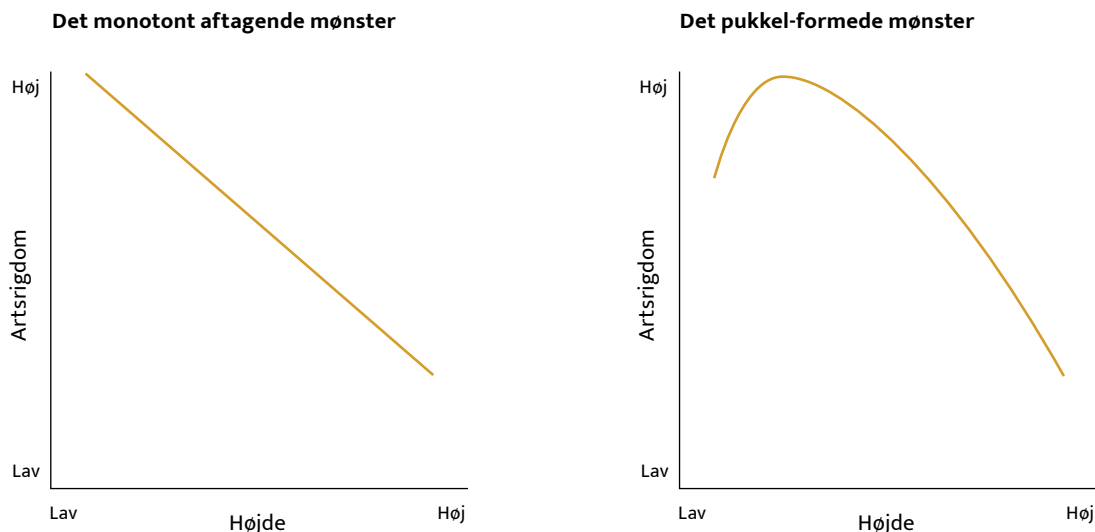
### En opdagelse i strid med teorien

Forståelsen af den såkaldte højdegradient af arter var jeg helt indforstået med, inden jeg rejste på min første ekspedition til Andes-

bjergene. Jeg havde læst alt om den, og jeg forstod den videnskabelige konsensus på området, som var empirisk dokumenteret i den videnskabelige litteratur og kunne beskrives med matematiske ligninger. Derfor var jeg også i intellektuel vildrede, da jeg på min specialerejse – og på mine senere rejser til Andesbjergene – kunne konstatere, at mine egne observationer ikke stemte overens med det, som stod skrevet i litteraturen om højdegradienten. Der var nemlig ikke flest arter nede i lavlandet, men derimod højere oppe ad bjergene.

I min ph.d.-afhandling, som jeg færdiggjorde i 1995 på både *Smithsonian National Museum of Natural History* i Washington D.C. og på Zoologisk Museum i København, sammenførte jeg store datasæt om artsrigdom langs højdegradienter fra mere end 500 studier fra bjergområder i hele verden. Med min afhandling kunne jeg med et empirisk fundament under mig dokumentere, at videnskaben dengang havde misforstået noget helt grundlæggende omkring Jordens artsrigdom. For den nederste del af bjergskråningen måtte jeg nemlig forkaste idéen om det lineære fald af arter med stigende højde. De fleste arter fandtes et stykke oppe

Figur 4. Amazonas-regnskovens lavland.  
Foto: Mark Bowler.



Figur 5. To grafiske modeller for variation i artsrigdom langs en højdegradient. Før mit ph.d.-arbejde i Andesbjergene var det monotont aftagende mønster (venstre), hvor artsrigdommen i Amazonas falder med stigende højde, anerkendt. Efter min ph.d.-afhandling dokumenterede jeg det pukkel-formede mønster (højre), hvor de fleste arter findes et stykke oppe i bjergene.

i de tropiske bjerge, og ikke i den flade lavlandsskov. Modsat det monotont aftagende mønster, man troede, der fandtes, så jeg et mønster, som jeg kaldte for *the hump-shaped pattern* – det pukkel-formede mønster (figur 5).

### Fortidens opdagelsesrejsende

Omskrivningen af artsrigdomsmønstret for højdegradienten var en *beskrivelse* af et helt nyt biodiversitetsmønster i verden. Men hvad *forklarer* dette mønster? Det har jeg brugt min forskningskarriere efter min ph.d. på at undersøge, og jeg har forsøgt at nå frem til en generel forklaring på, hvad der bestemmer fordelingen af liv på Jorden. Jeg har ikke arbejdet alene, for mine resultater er blevet valideret af andre forskere, der har analyseret mine datasæt på ny og frembragt stadig nye datasæt, som mønstret kan testes på. Hundredevis af forskere og tusindvis af artikler har beskæftiget sig med spørgsmålet siden.

Hvad der bestemmer variationen af artsrigdom langs gradienter eller over geografiske områder er et spørgsmål, som har fascineret mennesket i mange hundrede år. Lige siden opdagelsesrejsende naturhistorikere som Humboldt, Wallace og Darwin udforskede verdens dengang ukendte områder har forskningen været betaget af den artsrigdom, som findes i troperne, og hvad der forårsager den.

I tropiske bjergområder kan man med feltarbejde studere klimaets indflydelse på biodiversitet. På et bjerg i Andes kan man ved at bevæge sig blot 4-5 kilometer komme gennem vidt forskellige klimatiske zoner, fra tropisk lavland til alpine zoner med is året rundt. Den enorme artsrigdom i tropernes bjerge skabes af den store udskiftning af arter, som sker, når man går fra én klimazone til en anden. Skulle man lave samme slags studie langs en breddegradsgradient i lavlandet, så skulle man bevæge sig mere end 10.000 km. Det kan man ikke altid i

feltarbejde, og det er nemmere at bevæge sig 4 km op ad en bjergside.

### Nutidens genetiske tidsmaskine

De næste forskningsspørgsmål, som kom ud af mine studier af Andesbjergenes højdegradient, var, hvorfor tropiske bjergregioner var så enormt mere artsrige end alle andre områder på Jorden. De klassiske teorier for, hvad der bestemmer artsrigdom falder nemlig til jorden, så snart man inkluderer de tropiske bjergregioner. De tropiske bjergområder, som jeg havde besøgt, havde ganske simpelt mange flere arter, end hvad man ville forudsige på basis af fx den almindeligt udbredte hypotese om, at artsrigdommen er begrænset af et områdes produktivitet og mængden af tilgængelig energi. Da vi med forskningen endelig fik sammenstillet globale datasæt for den geografiske udbredelse af alle verdens padder, fugle og pattedyr (mere end 22.000 arter), viste det sig, at bjergregionerne i troperne indeholdt over 85% af dem.

De tropiske bjerges høje biodiversitet var et mysterium, som skulle løses for at kunne forklare, hvorfor livet på Jorden fordeler sig, som det nu engang gør. På Center for Makroøkologi, Evolution og Klima (CMEC) har dette været hovedfokus i vores forskning de sidste 15 år.

Jeg er sammen med mine kollegaer på CMEC og med de internationale forskere, som jeg samarbejder med, kommet et rigtig godt stykke vej mod målet. I 2019 udgav vi bl.a. to skelsættende oversigtsartikler i det videnskabelige tidsskrift *Science*. Her gav vi en status over de sidste 15 års forskning og sammenstillede samtidig millioner af data fra hele Jorden på organismer, klima og geologi med fokus på alle Jordens bjergregioner.

Vores data kom fra enorme databaser over udbredelsen af arter på Jorden, fra forskningens nyeste metoder inden for DNA-sekventering og bioinformatisk analyse af prøver fra naturen samt fra naturhistoriske samlinger. Med disse metoder kan vi sætte os ind i en genetisk tidsmaskine og kortlægge slægtskabet mellem forskellige arter samt finde ud af, hvilke arter der er nye, og hvilke arter der er gamle.

### Hvad er årsagerne til den høje artsrigdom i de tropiske bjerge?

Informationen fra adskillige genetiske tidsrejser i kombination med data over forekomsten af 22.000 arter bekræftede, at den høje artsrigdom i Amazonas' bjergområder ikke alene kan forklares ved energi- og produktivitsniveauet i det nutidige klima, som for området er kendetegnet ved varme temperaturer og høj fugtighed – selvom temperatur og vand i sig selv er forudsætninger for liv. Hvordan kan vi så begrunde det mønster, som vi ser? Forklaringen tager afsæt i forskellige årsager:

**1) Nye arter dannes.** De tropiske bjerge er med deres mange dale og bjergtoppe ideelle til at skabe isolation mellem populationer. Derfor er bjergene ganske simpelt *artspumper*, hvor masser af nye arter dannes med stor hastighed.

**2) Få arter uddør.** Bjergenes store variation i topografi skaber lokale "lommer" med forskelligt mikroklima, hvor arter har mulighed for at overleve på trods af globale klimaforandringer. Her behøver arterne kun at flytte sig få kilometer for at blive i den klimatype, de foretrækker. Det betyder, at mange arter også har længere levetid som



art i bjergene. Det samme kan ikke siges om lavlandsområderne, hvor klimaet er mere homogent over afstande på hundreder eller tusinder af kilometer. Den høje fremkomst af nye arter kombineret med lav uddøen (sammenlignet med andre steder på Jorden) skaber en høj artsrigdom i de tropiske bjerge.

**3) Bjergområderne indeholder flest klimatyper.** Sammenligner man de tropiske bjerge med lavlandet, så har bjergområderne det højeste *klimavolumen*. Et områdes klimavolumen betegner det antal klimatyper (en fin-kornet inddeling af områder baseret på deres gennemsnitlige nedbørsmængder og temperatur over et år), som findes per areal-enhed. Forskellige arter er tilpasset forskellige typer af klima – de har *klimanicher* – som de stort set aldrig bryder ud af. Den nordlige del af Andesbjergene indeholder over 45% af alle verdens klimatyper, mens lavlandet i Amazonas kun indeholder ca. 12% og Europa endnu færre. Fordi der findes så mange forskellige klimatyper på forholdsvis lidt plads, kan enormt mange arter sameksistere – og overleve (som beskrevet i pkt. 2) – i de tropiske bjerge.

**4) Bjergenes habitater er de mest forskelligartede.** Den såkaldte *habitat-heterogenitetssammenhæng* (som uddybes yderligere i artiklen om dansk skov på s. 35) beskriver, hvordan artsrigdommen i et habitat stiger med habitatets heterogenitet. Mønsteret bygger på en viden om, at et habitat med højere intern forskellighed – fx tilstedeværelsen af dødt ved og våde områder samt en kombination af tæt beplantning og lysåbne arealer – vil skabe bedre mulighed for, at arter kan leve i unikke nicher end i mere homogene habitater. I troperne er habitaterne i lavlandene mere homogene end længere oppe ad bjergsiden. Dette hænger bl.a. sammen med de mange forskellige klimatyper (se pkt. 2 ovenfor), men er også forårsaget af den varierede topografi sammenlignet med lavlandet.

#### **Geologisk heterogenitet – en forkastet hypotese**

Sammen med min kollega professor Jon Fjeldså havde jeg tidligere i min karriere foreslået en hypotese om, at *geologisk heterogenitet* – ud over de fire ovennævnte forklaringer på den høje artsrigdom i Andesbjergene – også var vigtig for områdets store



*Fuglen kæmpekeglenæb (Conirostrum binghami) i en polylepisskov i Parque Nacional Cajas i Andes, Ecuador. Træerne i slægten Polylepis, som udgør polylepisskovene, vokser i ca. 4000-4500 meters højde, og deres skællede bark gør det svært for mosser og andre epifytter at sætte sig fast. Til gengæld er barken fyldt med insekter, som kæmpekeglenæbfuglen med sit spidse næb nemt kan få fat i. Foto: Jesper Sonne ifm. CMEC-ekspedition i 2022.*

mængde af liv. Hypotesen gik ud på, at bjerge bestående af mange forskellige stentyper var mere artsrige end bjerge med færre stentyper (en *geologisk habitat-heterogenitetshypotese*).

Vi viser dog i vores artikler fra 2019, at vores egen idé og hypotese måtte forkastes – der fandtes i empirien ingen sammenhæng mellem artsrigdom og geologisk heterogenitet. Til gengæld faldt vi over et markant nyt mønster: Ikke alle tropiske bjerge er enormt rige på liv. Den høje artsrigdom findes primært i de bjerge, som har vulkansk oprindelse, eller som kommer af opløftet havbund (i Andesbjergene er begge dele tilfældet). Bjerge, som stammer fra tektoniske sammenfoldninger (fx Himalaya), er relativt artsfattige til sammenligning.

I vores artikler har vi fremsat en mulig forklaring, som endnu er utestet. Andre forskere vil sandsynligvis vise, at denne første forklaring er forkert og bidrage med bedre hypoteser. Sådan foregår forskningen også: Vi opdager nye mønstre, forkaster forklaringer, der ikke er gode nok og finder på nye forklaringer, som er bedre.

### Vi er ikke helt i mål

Har vi så besvaret spørgsmålet om, hvorfor tropiske bjerge er de mest artsrige steder på

Jorden? Nej, men i vores biologiske forskning er vi kommet nærmere svaret, og de årsager, som jeg har beskrevet her, er nok en del af forklaringen.

Vi har også fået afvist flere tidligere hypoteser, fx at artsdiversitet skulle være styret af og i ligevægt med energi og nutidigt klima. Her ved vi nu, at tingene ikke er i ligevægt, men at de i stedet er dynamiske og altså hele tiden forandrer sig. De evolutionære processer sætter den dag i dag stadig store aftryk på fordelingen af artsrigdom på Jorden.

I dag er jeg stadig nysgerrig og fyldt med lyst til at finde den endelige forklaring, så ligesom jeg gjorde det i Andesbjergene under min første ekspedition i 1989, så fortsætter jeg.

## Yderligere læsning

Carsten Rahbek (1995): *The elevational gradient of species richness: a uniform pattern?* *Ecography*.

Carsten Rahbek (1997): *The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds.* *The American Naturalist*.

Carsten Rahbek, Michael K. Borregaard, Robert K. Colwell, Bo Dalsgaard, Ben G. Holt, Naia Morueta-Holme, David Nogués-Bravo, Robert J. Whittaker og Jon Fjeldså (2019): *Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity?* *Science*.

Carsten Rahbek, Michael K. Borregaard, Alexandre Antonelli, Robert K. Colwell, Ben G. Holt, David Nogués-Bravo, Christian M. Ø. Rasmussen, Katherine Richardson, Minik T. Rosing, Robert J. Whittaker og Jon Fjeldså (2019): *Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes.* *Science*.

## Biodiversitet – Arter, gener og økosystemer

Biodiversitet handler om livet på Jorden i alle sine former: Arterne, deres genetiske sammensætning og de økosystemer, som de er en del af. Biodiversitet er mangfoldigheden af liv på disse tre niveauer, og de interaktioner, som påvirker niveauerne på kryds og tværs i tid og rum.

Dette særnummer af Biofag er en introduktion til biodiversitet som fagligt begreb, og indholdet dækker:

- Biodiversitetsbegrebets definition og historie
- Sydamerikas tropiske bjergregioner, hvor den største biodiversitet på landjorden findes
- Forskning i biodiversitet
- Biodiversitet i dansk skov
- En holistisk forståelse af biodiversitet

Særnummeret er skabt i et samarbejde mellem biodiversitetsforskere fra Center for Makroøkologi, Evolution og Klima (CMEC) på Københavns Universitet og Foreningen af Danske Biologer (FaDB) med støtte fra Novo Nordisk Fonden.

[www.biodiversitetigymnasiet.dk](http://www.biodiversitetigymnasiet.dk)



CENTER FOR MAKROØKOLOGI,  
EVOLUTION OG KLIMA  
KØBENHAVNS UNIVERSITET



FaDB  
FORENINGEN AF  
DANSKE BIOLOGER

novo nordisk  
fonden