

# Svensk botanisk forskning under 1900-talet

Bengt Jonsell ger oss här den första samlade översikten över 1900-talets svenska botaniska forskning.

BENGT JONSELL

En skildring av svensk botanisk forskning under 1900-talet måste gripa tillbaka några årtionden in på det föregående seklet för att peka på några utgångspunkter, utan att därför i detalj gå in på vad våra botaniska forskare då uträttade. Det är framför allt tre teoretiska genombrott, man kunde kanske säga paradigmskiften under det senare 1800-talet, som blivit vägledande för 1900-talets forskning.<sup>1</sup>

Det första är till stor del inhemskt även om impulser kommit utifrån: formuleringen av teorin om den stora nedisningen omkring 1870 av Otto Thorell, följd mot seklets slut av tämligen exakta dateringar och bilder av kustförskjutningen (som man då ofta sade) genom forskare som Gerhard de Geer och Henrik Munthe. Även om dessa upptäckter ligger inom naturgeografins område fick de den största betydelse för den forskning om nordisk växtgeografi och vegetationshistoria som tog fart omkring 1900 med namn som Rutger Sernander och Gunnar Andersson.

1 Viktiga källor till 1900-talets första hälft (och delvis längre) är:

Eriksson, G. 1978. Kartläggarna. Naturvetenskapens tillväxt och tillämpningar i det industriella genombrottets Sverige 1870–1914. Umeå.

Fries, R. E. 1950. A short history of botany in Sweden. Uppsala.

Hjelmqvist, H. 1958. Botanisk forskning i Lund under ett sekel. Bot. Not. 111: 5–33.

Krok, Th. O. B. N. 1925. Bibliotheca botanica suecica. Svensk botanisk litteratur från äldsta tider t.o.m. 1918. Uppsala.

Söderqvist, T. 1986. The Ecologists. From merry naturalists to saviours of the nation. Diss., Göteborg.

Uddenberg, N. 2003. Idéer om livet. Stockholm.

Det andra är darwinismens intåg i Sverige, först bland zoologer men ganska tidigt bland botanister som världsomseglaren N. J. Andersson och framför allt lundaprofessorn Fredrik Areschoug, som efter Darwins bortgång 1882 hyllade denne i ett insiktsfullt "Minnesblad".<sup>2</sup> Darwinismen accepterades långt ifrån allmänt bland de ledande botanisterna och striderna om den så kallade "artreduktionen", som blev en följd av darwinistiskt synsätt, fortsatte in på 1900-talet. Likafullt var fröet sått och det blev svårt för forskare med minsta teoretiska läggning att inte förhålla sig till frågan.

Det tredje är de mendelska lagarna av år 1865 och ärftlighetslärans genombrott. Den så kallade återupptäckten av Gregor Mendels verk skedde år 1900, på tre håll oberoende av varandra, och slog snabbt igenom inte minst i nordisk forskning. Acceptansen av denna genetiska teori blev långt mer allmän än av darwinismens principer, särskilt som den kunde sopa undan uppenbart spekulativa ärftlighetshypoteser, som Darwin och många andra hade företrätt. Många decennier in på 1900-talet ansåg många darwinismen och den mendelska genetiken oförenliga och vägen fram till en syntes dem emellan gick över en livlig debatt också i vårt land, som det kommer att finnas anledning att beröra.

Från dessa tre utgångspunkter kan vi följa, i varje fall till en början, skilda forskningslinjer, som med avknoppningar, sidospår och fusioner kan urskiljas genom hela 1900-talet. Många andra för vår och all botanisk forskning banbrytande upptäckter under 1800-talets slut kunde nämnas – celläran, kromosomernas roll, embryologin, generationsväxlingen – av vilket det mesta formulerats i de tyska forsknings-

2 Areschoug, F. 1883. Charles Darwin – ett minnesblad. Lund.



Figur 1. Rutger Sernander (1866–1944), grundare av den starka svenska växtbiologin – och en av männen bakom Svenska Botaniska Föreningen – var också pionjär för naturskyddet i vårt land och grundare av Svenska Naturskyddsföreningen 1909. Många av hans arbeten skrevs med naturskyddet i tanke – Gotlands myrar, Djurgårdens ekar, Upplands backar och hagar. Han hade stark känsla för kulturlandskapet och förenade en naturvetenskaplig och en humanistisk syn på landskapets utveckling. Han syns här utanför sin villa Sernagården i Kåbo i Uppsala med hustrun Signe skymtande i fönstret.

miljöerna, de utländska institutioner med vilka dåtidens svenska forskare utan tvekan hade sina närmaste förbindelser.

Dock måste denna översikt begränsas i olika avseenden. Här kommer särskilt att behandlas områden som har en nationell prägel, det vill säga utgör bidrag till kartläggning av landets växtvärld och dess historia, eller reder ut och diskuterar taxonomin hos växtgrupper som förekommer inom landet. Men här kommer också att belysas den viktiga svenska forskning, som behandlar flora och växtgeografi i skilda delar av världen. Skildringen inriktas på den professionella forskningen, i huvudsak vid universitet och museer, medan den på flera områden livaktiga botaniska amatörverksamheten får sin roll tilldelad i Jenny Beckmans uppsats (se sid. 55).

Många namn kommer att nämnas men ännu fler av betydelse måste förbigås – annars bleve det lätt enbart en katalog. Uteslutits har ren laboratorieforskning, såsom växtfysiologin, och även paleobotaniken, liksom med få undantag den tillämpade botaniska forskningen inom jord- och skogsbruk samt inom naturvårdsbiologin,

som vuxit sig stark under de senaste årtiondena. Snabbt självständiga avknoppningar som förenar botanik och zoologi har inte heller fått komma med, exempelvis genetik, limnologi och pollinationsbiologi.

### Växtvärldens historia

Vid 1900-talets början var Sveriges flora väl känd i sina stora drag i varje fall ifråga om kärlväxterna och även mossorna tack vare det intensiva samlandet sedan 1800-talets mitt.<sup>3</sup> Återstod gjorde visserligen stora delar av norrländska inlandet<sup>4</sup> men utbredningsmönster kunde urskiljas och diskuteras. Mot bakgrund av den nyvunna kunskapen om landformernas utveckling efter senaste istiden blev arternas och vegetationstypernas invandringshistoria ett lockande forskningsgebit. Portalfiguren är Rutger Ser-

3 Jonsell, B. & Hultgård, U.-M. 1999. From *Hortus siccus* to phytoteck. A sketch about Swedish herbaria over four centuries. *Symb. bot. Upsal.* 32: 195–206.

4 Jonsell, B. 2005. Linnés *Iter lapponicum* och utforskandet av Lapplands flora. I: Jacobsson, R. (red.), *Så varför reser Linné?* Perspektiv på *Iter lapponicum* 1732, sid. 103–122.

nander (figur 1) som redan på 1890-talet lockades att för sin doktorsavhandling studera den gotländska vegetationens utvecklingshistoria<sup>5</sup> – säkert lockad till ön genom Gerhard de Geers och Henrik Munthes fascinerande resultat om den naturgeografiska utvecklingen efter istiden. Studier av torvlagers makrofossil, på Gotland och annorstädes, ledde inte bara till teorier om den lokala vegetationsutvecklingen, utan till den nu välkända bilden av Östersjöns förstadium, från Baltiska issjön till Littorinahavet, samt till hypoteser om skogsträdens invandring. Allt detta har givetvis kompletterats och förfinats.

En het och omskriven polemik bröt snabbt ut om Sernanders teorier om trädens invandring, i synnerhet granens som ansågs snabbt ha omformat vårt land i övergången från brons- till järnålder. Hans ende kollega i ämnet, Gunnar Andersson (1865–1928), arbetade inom samma fält och studerade torvmossornas lagerföljder för att komma åt vegetationens utveckling och trädens invandring. Men deras sätt att angripa frågorna var högst olikartade. Sernander ville ta hänsyn till allt som stod till förfogande, från de av norrmannen Axel Blytt uppställda perioderna med kallare och varmare klimat till nivåförändringarna och utgick från enstaka väl studerade platser, till exempel Gotland. Beträffande Sernander kan tilläggas att han räknade med arters långdistansspridning, exempelvis över Östersjön, vilket var Andersson främmande.

Det må inskjutas, att Sernander omkring förra sekelskiftet arbetade intensivt med växters spridningsbiologi, vilket resulterade i två ståtliga arbeten, dels ett över den skandinaviska florans spridningsbiologi,<sup>6</sup> dels ett pionjärbete om spridning med myror,<sup>7</sup> vilkas betydelse bara alltmör bekräftats under de hundra år som följt.

Sernanders forskning följde en linje från Blytt och finländaren Ragnar Hult och han ansåg sig företräda ”den moderna biologiska växtgeografen”, men betraktades av Andersson som mindre

omsorgsfull. Andersson däremot genomförde under 1890-talet över stora delar av Sverige en enorm inventering av mossars lagerföljder och använde i huvudsak detta för sina slutsatser.

Hans lärofader var paleobotanisten Adolf Nathorst (1850–1921) och hans motto ”den rationella botaniska analysen”.

Granens invandringshistoria blev det första stora tvisteämnet, men fejden utvecklades under 1900-talets första decennium till att omfatta hela forskningsområdet, som får betecknas som ett fält utan gränser mellan botanik och kvartärgeologi. En slutpunkt för Anderssons del i detta ämne blev den imposanta bok han skrev tillsammans med sin bror Selim Birger om den norrländska vegetationens invandringshistoria, utkommen 1912,<sup>8</sup> av Sernander betraktad som tämligen ensidig. Då hade stridsyxan dememellan redan grävts ned vid en internationell geologkonferens 1910, dock utan att någon försoning skett. Man höll bara i huvudsak tyst. Till detta bidrog säkert att en helt ny och långt exaktare metod, pollenanalysen, hade införts till vårt land och här utvecklats till ett redskap som snabbt överflyglade de äldre angreppssätten, som ju måst taga fasta på makrofossil i mossar, leror och kalktuffer. Namnet bakom denna nya metod är Lennart von Post (1884–1951), elev till Sernander vid seminariet i Uppsala.

### Pollenanalys och diatoméanalys

Fossilt pollen hade i och för sig uppmärksamats till exempel i Tyskland sedan 1840-talet, men först omkring 1900 blev det möjligt att systematiskt utnyttja den för tolkningar av vegetationshistorien. Den förste att i vårt land analysera proportionerna av pollen i torvmark var Gustaf Lagerheim (se sid. 47–48) vid Riksmuseet men det blev Lennart von Post som utvecklade pollenanalysen till en svensk specialitet. Han lanserade på 1910-talet de diagram som blivit dess signum. Men först ryckte han ut till Gotland, där jättemyren Mästermyr skulle utdikas och ett oersättligt arkiv gå förlorat, som

5 Sernander, R. 1894. Studier öfver den gotländska vegetationens utvecklingshistoria. Akad. avh.

6 Sernander, R. 1901. Den skandinaviska vegetationens spridningsbiologi. Uppsala.

7 Sernander, R. 1906. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren. Uppsala.

8 Andersson, G. & Birger, S. 1912. Den norrländska florans geografiska fördelning och invandringshistoria. Uppsala.



Figur 2. Gunnar Erdtman (1897–1973) grundade den taxonomiska palynologin efter att ha börjat som kvartärgeologisk pollenanalytiker. Han var under många år lektor vid läroverket i Västerås men fick med tiden en personlig professur förknippad med föreståndarskap för det palynologiska laboratoriet i Solna, vilket efter hans tid flyttades till Frescati i Stockholm och inordnades i Riksmuseet. Detta var under Erdtmans tid världsledande för denna gren av botaniken.

Sernander uttryckte det. Därefter blev mellersta och södra Norrland von Posts arbetsfält tack vare den för svensk växtbiologi så viktiga mecenaten Frans Kempe som gav rikt understöd för att få dessa landsändars vegetationshistoria utforskad.

Pollenanalysen i von Posts tappning mottogs utan större invändningar. Även om Henrik Hesselman (se sid. 45) pekade på det ofrånkomliga problemet att långspridning av vissa trädpollen gör tolkningen av den lokala florans historia osäker.<sup>9</sup> Metoden anammades snabbt i Europa

<sup>9</sup> Hesselman, H. 1919. Iakttagelser öfver skogsträdspollens spridningsförmåga. Medd. Fr. Statens Skogsförsöksanstalt 16(2): 27–53.

och Nordamerika och i vårt land skrevs flera omfattande vegetationshistoriska avhandlingar grundade på pollenanalys fram till 1960-talet. I dessa sammanknöts skogshistoria och jordbruksutveckling såsom i Magnus Fries (1917–1987)<sup>10</sup> arbeten från Västergötland och Bohuslän, Lars-König Königssons (1933–2001) om Ölands Stora Alvar<sup>11</sup> samt Björn Berglunds (f. 1935) från Sydsverige.<sup>12</sup>

I viss mån en parallell till pollenanalysen utgjorde diatoméanalysen, grundad på förekomsten av kiselalger i sjösediment, främst leror. Den krävde först och främst taxonomiska utredningar för bestämning av kiselalgflororna, vilket initierades av kemisten Per Cleve (1840–1905) och fördes vidare av hans dotter Astrid Cleve von Euler (1875–1968).<sup>13</sup> Hennes långa forskargärning, mesta tiden vid sidan av akademiska institutioner, resulterade i väldiga volymer över Sveriges och Finlands kiselalgflora, såväl den recenta i söt- och brackvatten som den fossila från Baltiska issjön till Littorinahavet.<sup>14</sup> Hennes geologiska tolkningar på grundval av denna kartläggning blev mycket omstridda och i ringa mån accepterade men den solida taxonomiska och floristiska grunden kan inte bestridas. Dessutom fick den stor betydelse för utnyttjande av kiselalger som vattenindikatorer. Några elever förde i Uppsala studiet av diatoméer vidare fram till 1970-talet, främst Maj-Britt Florin (1905–1993)<sup>15</sup> och Nils Quennerstedt (1917–1989).<sup>16</sup>

<sup>10</sup> Fries, M. 1951. Pollenanalytiska vittnesbörd om senkvartär vegetationshistoria, särskilt skogshistoria i nordvästra Götaland. *Acta Phytogeogr. Suec.* 29; 1958. Vegetationsutveckling och odlingshistoria i Varnhemstrakten. *Acta Phytogeogr. Suec.* 39.

<sup>11</sup> Königsson, L.-K. 1968. The Holocene history of the Great Alvar of Öland. *Acta Phytogeogr. Suec.* 55.

<sup>12</sup> Berglund, B. 1966. Late-Quaternary vegetation in eastern Blekinge, southeastern Sweden. *Opera Bot.* 12.

<sup>13</sup> Florin, M.-B. 1968. Astrid Cleve von Euler. *Svensk Bot. Tidskr.* 62: 549–564.

<sup>14</sup> Cleve von Euler, A. 1951–55. *Die Diatoméen von Schweden und Finnland I–V. K. Vet.- Akad. Handl.* 4.

<sup>15</sup> Florin, M.-B. 1957. Insjöstudier i Mellansverige. Mikrovegetation och pollenregn i vikar av Östersjöbäckenet och insjöar från preboreal tid till nutid. *Acta Phytogeogr. Suec.* 38.

<sup>16</sup> Quennerstedt, N. 1955. Diatoméerna i Långans sjövegetation. *Acta Phytogeogr. Suec.* 36.

## Palynologi

En elev till von Post var Gunnar Erdtman (figur 2),<sup>17</sup> den förste som på ett världsspråk lade fram en avhandling inom ämnet pollenanalys, vilket därmed fick internationellt genomslag.<sup>18</sup> Erdtman införde emellertid pollenstudier i taxonomins tjänst<sup>19</sup> och grundlade den disciplin som kallas palynologi. Med stöd från forskningsrådet kunde han 1948 grunda det självständiga palynologiska laboratoriet i Solna och sedermera Stockholm, som han ledde till 1969. Under efterträdaren Siwert Nilsson (1933–2002) blev detta alltmer ett internationellt palynologiskt centrum med utgivning av pollenfloror och tidskriften *Grana* på programmet. Palynologin var i denna form en svensk specialitet som vann efterföljd i många länder. Laboratoriet inlemmas 1975 organisatoriskt i Riksmuseet och är nu till stor del en serviceenhet som mäter pollenmängder i luften med tanke på allergiker, ännu dock med utgivning av skrifter.

## Systematik och evolution

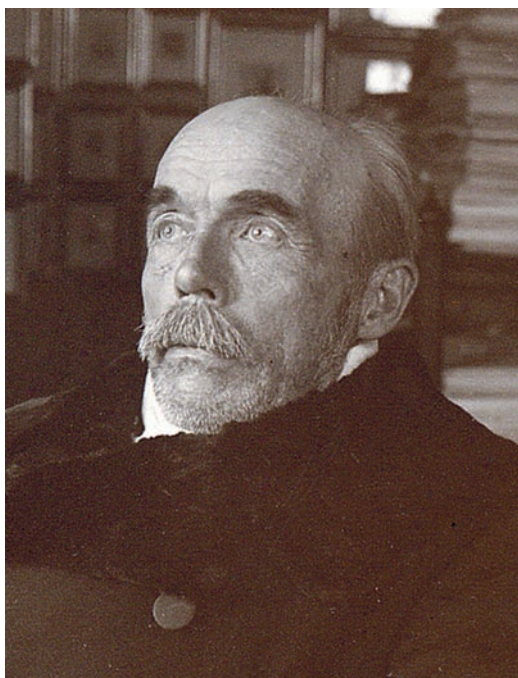
Växtsystematiken var i vårt land vid förra sekelskiftet inriktad på detaljfrågor. De stor-slagna synteser som utgjort det förnämsta av Linnés botaniska verk och sedan följts under 1800-talets tidigare del av motsvarigheter på mykologins och fykologins områden saknade nu motsvarigheter. Denna del av det linneanska arvet hade sedan länge övertagits av engelsmän, fransmän och tyskar. Systematik baserad på svenskt material var begränsad till detaljutredningar av komplicerade grupper och inte minst artbeskrivande inom de apomiktiska.<sup>20</sup> Morfologisk variation inom arterna stod i centrum för intresset, men för tolkningen av vad man registrerade saknades ännu accepterade teorier.

17 Hedberg, O. 1973. Gunnar Erdtman in memoriam. *Svensk Bot. Tidskr.* 67: 311

18 Erdtman, G. 1921. *Pollenanalytische Untersuchungen von Torfmooren und marinen Sedimenten in Südwest-Schweden*. Ark. f. Bot. 17: 10.

19 Erdtman, G. 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy*. Angiosperms. Uppsala.

20 Apomikter är arter eller individer som fortplantar sig med fröbildning utan föregående befruktning, eller med hjälp av groddknoppar o.dyl.



Figur 3. Veit Wittrock (1839–1914) disputerade i Uppsala på en avhandling om grönalger men kallades av Kungl. Vetenskapsakademien till föreståndare för Bergianska stiftelsen med dess botaniska trädgård. När denna tvingades flytta från Vasastaden utsåg han den nya platsen i Frescati och byggde där upp den Bergianska trädgården till den gestalt den i stora drag ännu behåller.

Belysande är Veit B. Wittrocks (figur 3) omfattande studier i Bergianska trädgården i Stockholm, där han var mångårig föreståndare. Han nyttjade trädgården som ett försöksfält för prover av vildväxande material insamlade från mängder av lokaler, men gjorde också observationer i stockholmstraktens natur. Bland materialet fanns linnea, styvmorsviol, akleja, gran vilkas variation särskilt ifråga om blomfärg och blomform, respektive kottar, han minutiöst lät avbilda i vackra färgplanser, enastående i sitt slag.<sup>21</sup> Resultatet blev alltså en beskrivning av ett väldigt material och av ett stort antal taxa<sup>22</sup> på varietets- och formnivå.

21 Jonsell, B. 1991. Veit Brecher Wittrock. I: Jonsell, B. (red.), *Bergianska botaniker*. Stockholm, sid. 92–119.

22 Ett taxon (plur. taxa) är en taxonomisk enhet, en grupp



Figur 4. Nils Hylander (1904–1970), till höger på bilden, var förste intendent med professors namn vid botaniska trädgården i Uppsala och därtill synnerligen bevandrad i den botaniska nomenklaturen. Han var sin tids främsta kännare av våra kärlväxter från taxonomisk och nomenklatorisk synpunkt och företrädde Sverige i många sammanhang där sådana ämnen behandlades.

Wittrocks ledstjärna var fransmannen Jordans på 1860-talet framlagda teori om elementararterna inom de variabla, linneanska arterna. I ljuset av den nya genetikens mutationsteori fick dessa elementararter förnyad aktualitet och det ansågs vara en angelägen forskningsuppgift att fastställa dem. Vi kan numera, i populationsgenetikens ljus, inse att detta knappast var något fruktbart angreppssätt och endast de som på likartat sätt tog itu med de apomiktiska grupperna nådde i varje fall reproducerbara resultat.

Ännu en grupp växter med svårtolkad variation var de annueller som på grund av långt driven självpollination bildar rena linjer och där-

med enhetliga lokalpopulationer. Eftersom kunskapen om deras genetiska bakgrund saknades kom de att taxonomiskt behandlas ungefär som apomikterna och många former beskrevs. Det har sedan visat sig att dessa är instabila och kan korsas bort i vilken generation som helst. Ett exempel är Ernst Almquists (1852–1946, mest känd som Vegaexpeditionens läkare) studier över lomme *Capsella bursa-pastoris*, som uppdelades i omkring 200 elementararter.<sup>23</sup> Dansk genetisk forskning, framför allt Wilhelm Johannsen, klarade att det rörde sig om rena linjer med långt driven homozygoti.

För de korsbefruktande växtgrupperna hade man ännu under seklets första två decennier dåligt grepp om hur genetiska anlag fördes vidare och om hur anlagen i nya kombinationer gestaltade växtformerna, kort sagt, relationen mellan genotyp och fenotyp var mycket oklar. Men det fanns också under tidigt 1900-tal forskare som ägnade sig åt grundliga utredningar av kritiska sexuella släkten som hade förblivit oklara för de vetenskapliga botanisterna och knepiga för den stora skaran av växtsamlare att komma till rätta med. Det främsta namnet därvidlag är nog Svante Murbeck (1859–1946),<sup>24</sup> som utförde minutiösa studier inom bland annat *Rumex* (skräppor), *Cerastium* (arvar), *Stellaria* (stjärnblommor) och *Agrostis* (ven). Murbeck var en skarpsynt man med påtaglig "taxonomisk blick" och hans utredningar har kommit att stå sig överraskande väl, trots alla metoder som efter hand kunnat tas i anspråk för att pröva hans resultat. Nämnas bör här också en forskare vid sidan av institutionerna om än med viss förankring vid Riksmuseet, nämligen Elisabeth Ekman (1862–1936) som både i de skandinaviska fjällen och Arktis studerade *Draba* (drabor) och publicerade en rad uppsatser om detta släkte.<sup>25</sup>

23 Almquist, E. 1923. Studien über *Capsella bursa-pastoris* (L.) II. Acta horti Bergiani 7: 41–95.

24 Jonsell, B. 1989. Murbeck, Svante Samuel. Svenskt biografiskt lexikon 26: 70–73

25 Eriksson, G. 1995. Fru Draba. I: Ambjörnsson, R. & Sörlin, S. (red.), Obemärkta. Det dagliga livets idéer. Carlsons.

organismer med vetenskapligt namn. Taxa kan vara t.ex. underarter, arter, släkten eller familjer.

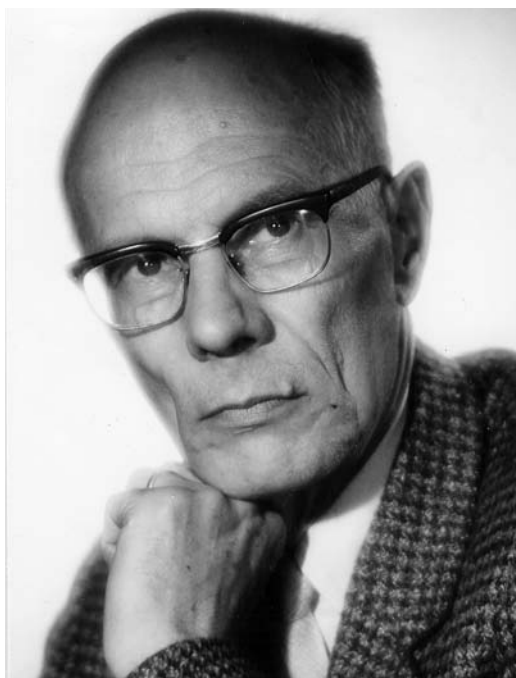
### Apomikter och andra grupper med speciella reproduktionssystem

Den snabbt expanderande embryologin hade däremot gett fastare grund att stå på ifråga om apomikterna. För dessa hade Svante Murbeck i Lund inom daggkåporna *Alchemilla* och Oscar Juel (1863–1931) i Uppsala inom kattfotsläktet *Antennaria* utfört pionjärarbeten, också internationellt sett. Bådas arbeten är mönstergilla i grundlighet, omfattning och skarpsinne. Murbeck fortsatte med motsvarande studier över hökfibblor *Hieracium* och maskrosor *Taraxacum*, vilkas därmed konstaterade apomixis ledde till förmodad konstans hos alla de i fina detaljer urskiljbara småarter som i hundratal beskrevs under 1900-talets första hälft. Detta beskriande blev i många fall en affär för amatörer, men också för museimän som den ytterst flitige hieraciologen Hugo Dahlstedt (1856–1934), assistent vid Riksmuseet. Det fanns också några akademiskt etablerade botaniker inom detta område, Gunnar Samuelsson (1885–1944), professor vid Riksmuseet och docenten Nils Hylander (figur 4) i Uppsala som båda arbetade med fibblegrupper och daggkåpor bland mycket annat.

Småningom uppmärksammades, först i Finland, majsörblommornas *Ranunculus auricomus* stora morfologiska variation i kombination med apomixis, något som fick Eric Julin (1906–1990) och J. A. Nannfeldt (se sid. 48) att på 1960-talet publicera mängder av småarter i denna grupp.<sup>26</sup> Vid den tiden ansågs detta småartsbeskrivande nog ändå passé och utan egentligt vetenskapligt värde, ett namngivande av slumpartat uppkomna genotyper utan biologisk relevans.

Under 1990-talet har intresset tilltagit för småarterna inom alla de nämnda grupperna. Man har i många fall upptäckt småarter med bindning till speciella biotoper i det gamla odlingslandskapet, biotoper som håller på att försvinna. Flera småarter skulle kunna vara ekologiska indikatorer och man har på sina håll

26 Julin, E. 1963–1966. *Der Formenkreis des Ranunculus auricomus* in Schweden I–IV. *Arkiv f. botanik* 6: 1–108; 163–308 (nr III med J. A. Nannfeldt).



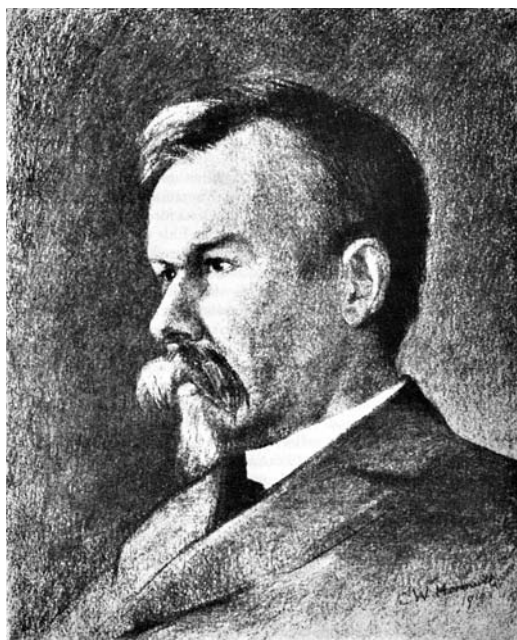
Figur 5. Folke Fagerlind (1907–1996), professor vid Stockholms högskola/universitet, var växtmorfolog med bred forskningsinriktning, från cytologi till livsformer, skolad av Otto Rosenberg. Han bodde under sin emeritustid långa perioder i Sri Lanka och ordnade där exkursioner för svenska botaniker.

börjat eftersöka i vilken utsträckning sådana kvarlever i det landskap som så starkt förändrats sedan de beskrevs. Nya utredningar av till exempel fibblegrupper har gjorts, bland annat i flera uppsatser av Torbjörn Tyler (f. 1973) i Lund.

Andra växtgrupper med påfallande men svårtolkad variation utforskades och beskrevs på likartat sätt, fastän det snart visade sig att den genetiska bakgrunden var en helt annan. Det bästa exemplet är släktet *Rosa*, där mängder av former beskrevs inom nyponrosornas grupp. Genom arbeten i Bergianska trädgården av Gunnar Täckholm (1891–1933)<sup>27</sup> och sedan Folke Fagerlind (figur 5)<sup>28</sup> klarlades att dessa

27 Täckholm, G. 1922. *Zytologische Studien über die Gattung Rosa*. *Acta horti Bergiani* 7: 3.

28 Fagerlind, F. 1945. *Die Bastarde der canina-Rosen, ihre Syndese und Formbildungsverhältnisse*. *Acta horti Bergiani* 14: 2.



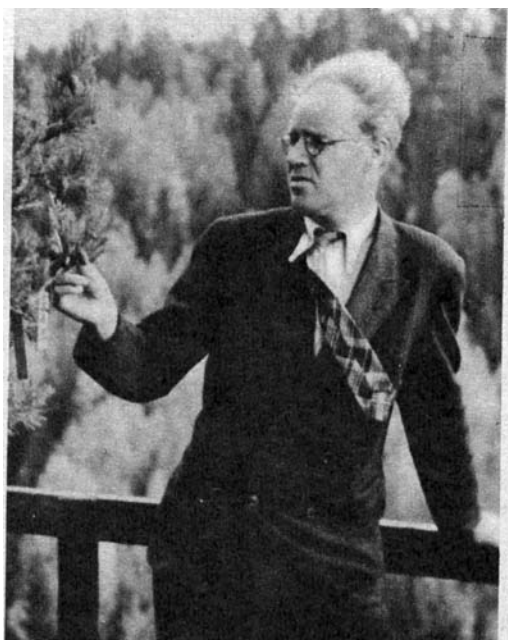
Figur 6. Bengt Lidforss (1868–1913), björnbärsforskaren som kanske är mer känd som radikal politiker i Lund och en av socialdemokratins pionjärer, som sådan obekvämt för det akademiska etablissemangen. Trots vissa kretsars starka motstånd erhöill han professur i systematisk botanik i Uppsala, som han inte hann tillträda förrän han fick professur i Lund, strax före sin alltför tidiga död.

Kolteckning av C. W. Horowitz.

rosor har en alldeles speciell bildning av pollen och äggceller som medför att det genetiska materialet kombineras på ett sätt som alls inte leder till konstanta småarter utan till mer eller mindre tillfälliga svärmar av likartade former. Detta var en viktig upptäckt av en alternativ typ av meios<sup>29</sup> hos blomväxterna av stor betydelse för växtgruppens evolutionära och taxonomiska mönster.

En annan växtgrupp som lockade en rad framstående forskare var björnbären inom släktet *Rubus*. Naturligt nog med tanke på björnbärens förekomst i vårt land blev detta en sydsvensk specialitet. Pionjär var redan på 1880-talet den nämnde darwinisten Fredrik

<sup>29</sup> Celldelning som ger upphov till könsceller (med i regel halva antalet kromosomer jämfört med modercellen).



Figur 7. Åke Gustafsson (1908–1988), björnbärsforskaren i Lund som blev skogsgenetiker i Stockholm var politiskt inflytelserik under 1950- och 1960-tal. Han värnade om systematiken i en tid när dess professorer var nära att sopas bort av "moderna" ämnen och räddade kvar den vetenskapliga verksamheten vid Riksmuseet.

Areschoug (1830–1908), som hade försöksodlingar av björnbär i botaniska trädgården i Lund. Den mångsidige och briljante Bengt Lidforss (figur 6) fick sin botaniska inspiration till stor del genom Areschoug. Lidforss var övertygad darwinist, helt i linje med sin radikala politiska åskådning, och utförde med björnbären omfattande korsningsexperiment inom den partiellt fertila *Coryliifolie*-gruppen. För Lidforss stod artbildningen i centrum – frågan i tiden var om den skedde genom hybridisering eller mutationer. Han stannade för både och, och får anses som den första experimentella växtsystematikern i landet men var föga intresserad av att beskriva arter. Björnbären var bara en del av Lidforss botaniska verksamhet. Han var lika mycket växtfysiolog, skolad hos den framstående Bengt

Jönsson (1849–1911), vilket är en förklaring till hans förmåga att utföra fruktbara försök också för växtsystematiska problem.<sup>30</sup> "Som botanist är han en vägrödjare" har Åke Gustafsson (figur 7) skrivit, den man som förde vidare och fullföljde mycket av Lidforss björnbärsforskning.

När Lidforss redan 1913 avled hade kromosomstudier bara nätt och jämt kommit igång som metod inom växtsystematiken. Han stod i begrepp att ta upp dem men det blev just Åke Gustafsson som i slutet av 1920-talet tog sig an björnbärsforskningen med bland annat denna metodik. Gustafsson löste många problem inom apomixis över huvud taget genom sina stora arbeten särskilt bland björnbären,<sup>31</sup> men också bland fibblor och maskrosor. Hans forskning på detta område sammanfattades i en stor översikt.<sup>32</sup> Mycket av den forskning som redovisas där hade utförts av svenska forskare och denna gren av botaniken var länge en svensk specialitet. Gustafsson själv lämnade den scenen när han blev professor i skogsgenetik i Stockholm, men denna forskning i korsvägen mellan systematik och genetik fortsatte i Lund ännu några årtionden, bland annat inom det intrikata släktet *Potentilla*.

### Genekologi

Varken darwinism eller mendelism fick under 1900-talets första årtionden något genomslag för växtsystematisk forskning i Sverige, knappast heller i andra länder, med undantag då hos oss för Bengt Lidforss. De impulser som först omkring 1940 skulle börja förnya den växtsystematik som rörde sig på artnivån kom från skilda håll, såväl inhemska som utländska. Man kan för det första nämna genekologin med Göte Turesson (figur 8) som banbrytande kraft, för det andra studiet av kromosomerna och då särskilt deras antal och graden av ploidisering, och slutligen själva den idémässiga syntesen av darwinism och genetik som formulerades i



Figur 8. Göte Turesson (1892–1970), under sin storhetstid verksam i Lund, föll med sin banbrytande genekologiska forskning på något vis mellan de etablerade inriktningarna – systematik, genetik, ekofysiologi – och fick trots ihärdiga bemödanden aldrig en professur i det Skåne där han hörde hemma. Slutligen blev han professor i genetik i Uppsala, men flyttade åter till Skåne så snart det blev möjligt.

Storbritannien och USA från slutet av 1930-talet och fram till 1950-talets början.

Vartefter fick "the Modern Synthesis" fotfäste också i våra botanisters tänkesätt. Först med detta kom den rent klassificerande, växttaxonomiska forskningen att få en betydande evolutionär dimension, som särskilt kretsade kring artbildningsfrågor. Systematikerna kom alltmer att vända på steken och lät evolutionära problemställningar utgöra motivet för sin forskning, vilken sedan också resulterade i en revision av gruppens taxonomi.

Tidigast var hos oss genekologin, som formulerades av Göte Turesson i en banbrytande avhandling från 1922,<sup>33</sup> vilken behandlar ett antal i Skåne allmänna växtarters variation såväl i fält som i odling, och även omfattande transplantationsförsök. Han kunde då konstatera att somliga arter i odling behöll många av

30 Karlsson, R. 1983. Bengt Lidforss och botaniken. Liber.

31 Gustavsson, Å. 1943. The genesis of the European blackberry flora. Lunds univ. årsskr., N.F. Avd. 2, 39(6).

32 Gustavsson, Å. 1946–1947. Apomixis in higher plants I–III. Lunds univ. årsskr. N.F. Avd. 2, 42, 43.

33 Turesson, G. 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. Diss. Lund



Figur 9. Nils Heribert-Nilsson (1883–1955), professor i Lund, bröt av från den gängse typen av svenska växtsystematiker med sina okonventionella uppfattningar om evolutionsläran och artbildningens drivkrafter – darwinismen, annars väletablerad i Lund – accepterade han knappast. Han förblev vetenskapligt isolerad och vann egentligen inga elever.

de egenskaper som de visade upp i fält, medan andra förlorade dessa – de odlade proverna blev i stort sett lika; arterna visade sig plastiska. Det var alltså graden av genotypisk kontra fenotypisk variation som Turesson studerade, och i detta sammanhang myntade han begreppet ekotyp,<sup>34</sup> som blivit allmänt internationellt accepterat och än idag är centralt i växtekologisk och biosystematisk forskning världen över. Ekotypbegreppet är nog ett av de viktigaste svenska bidragen till den botaniska begreppsvärlden och Turesson är alltså en av de flitigast citerade svenska forskarna inom botaniken.

<sup>34</sup> En ekotyp är en genetiskt betingad variant inom en art, som är bunden till en viss miljö.

Turesson hade, föga förvånande, fått sina impulser utanför Sverige – här i landet stod inget att hämta i den vägen. Hans obändiga självständighet fick honom att bryta upp ur det svenska utbildningssystemet och slå sig ned i Seattle, där han fick kontakt med moderna amerikanska växtekologer och även skrev sina första arbeten. Han återvände likafullt, lockad får man anta av två framflyttande svenska forskningsinriktningar, Lundegårdhs (se sid. 44) ekofysiologiska experiment på Hallands Väderö, och Nilsson-Ehles (se sid. 29) genetiska forskning i Svalöv. Med denna rika bakgrund inledde han sina observationer och experiment i Skånes flora. Just provinsen är nog viktig härvidlag – få områden i vårt land uppvisar så pregnant variation i ståndorter som Skåne.

Turesson var påtagligt självmedveten och såg klart det banbrytande i sin forskning, men fick inte det gehör han kanske väntat i den svenska akademiska världen, framför allt inte bland systematikerna. Man förstod i allmänhet inte relevansen av det hela, tog väl inte direkt avstånd men lämnade det åsido. Klyftan mellan Turessons arbeten och tidens systematiska botanik var för vid och hans i själva verket överbryggande ekologi kom länge att negligeras. Generationens ledande systematiker var mikroskopinriktade cytologer, anatomer och embryologer, som sådana i flera fall banbrytande, och saknade i mycket förutsättningar att förstå Turessons forskning.

För Turesson var artproblemet i stort sett ekologiskt. Rekombinationen av gener ("mendelska faktorer") blev det centrala och förändringar i den abiotiska världen gav förutsättningar för motsvarande förändringar i den biotiska, i sin tur en drivkraft för rekombinationer av anlag och nya grupperingar av genotyper, det vill säga i förlängningen stundom nya arter. Turesson såg den linneanska arten, under begreppet "ecospecies" som sammanhållen av ståndortskraven i vid bemärkelse och i många fall differentierad i ett antal ekotyper.

Utomlands, i synnerhet i Storbritannien, uppmärksammades Turesson desto mer och

måste betraktas som inspiratör till den länge mycket livskraftiga genekologiska skola i detta land som i sinom tid kom att kallas biosystematik.<sup>35</sup> Han ges utförlig plats i brittiska läroböcker och hans tankar var levande för botanister som J. S. L. Gilmour, J. W. Gregor och W. J. Turrill i England, som alla bidrog till "dem"-terminologin<sup>36</sup> och för G. Ledyard Stebbins i USA, viktig för "the Modern Synthesis", alltså den fruktbara förening av de darwinistiska och genetiska teorierna som växte fram på 1930-talet. Dessa tankegångar omsattes bland botanisterna knappast i vårt land i praktiken förrän på 1950-talet, mycket en följd av Stebbins' "Variation and evolution in plants",<sup>37</sup> som fick nära nog effekten av en väckelse.

En annan experimentell systematiker var lundensaren Nils Heribert-Nilsson (figur 9), professor i systematisk botanik 1934–1948, men likafullt i stark opposition mot Turesson. Dennes ekologiska utgångspunkt kunde Heribert-Nilsson alls inte acceptera. Hans experimentella forskning över artbildning hos *Salix* övertygade honom om hybridiseringens avgörande roll inte bara i *Salix* utan över huvud taget, vilket han 1953 lade fram i sitt omfångsrika slutord, *Synthetische Artenbildung*.<sup>38</sup> Han stod under starkt inflytande av holländaren Lotsys teorier om artbildning genom hybridisering, framlagd i en ganska blygsam skrift år 1916.<sup>39</sup> Heribert-Nilssons arbete har väl aldrig fått nämnvärt genomslag utan betraktats som något apart. Dock var han i sin generation en av de få bland svenska systematiker som förde en ingående diskussion i teoretiska frågor och som var road av att diskutera.

35 Jonsell, B. 2000. 250 years of Nordic–British meeting points in botany. *BSBI News* 85: 67–77.

36 Dembegreppet används för att klassificera grupper inom arter med speciella kännetecken, t.ex. cytodemer (med olika kromosomtal), ekodemer (med olika typer av ståndorter), topodemer (som växer i olika geografiska områden).

37 Stebbins, G. L. 1950. *Variation and evolution in plants*. New York.

38 Heribert-Nilsson, N. 1953. *Synthetische Artenbildung I–II*. Lund.

39 Lotsy, J. P. 1916. *Evolution by means of hybridization*. The Hague.

En annan var G. Einar Du Rietz (se sid. 41), egentligen växtgeograf men även både verksam och inflytelserik som systematiker. I evolutionsfrågor var han livet igenom skeptisk till mutationsteorier och andra av genetikens hörnstenar. Han stod nära Lotsys och Heribert Nilssons tankar om artbildning men avvisade Turessons ekotypbegrepp och hela de därmed förbundna resonemangen. Du Rietz framlade 1930<sup>40</sup> en välformulerad och framsynt skrift om tillämpningen av de taxonomiska kategorierna – art, underart, varietet – som än idag, inom och utanför vårt land, anförs som operativt rättesnöre i många floror, till exempel för Flora Nordica nu vid 2000-talets början.

### Kromosomer och polyploider

Den botaniska kromosomforskningen har som portalfigur Otto Rosenberg (figur 10) vid Stockholms högskola. I likhet med flera andra svenska botanister (t.ex. Oscar Juel och Bengt Jönsson) hade han studerat vid Eduard Strasburgers berömda institution i Bonn, världsledande inom botanisk embryologi och cytologi – ett exempel på det tyska inflytandets dominans över svensk naturvetenskap för hundra år sedan. Särskilt berömd blev Rosenberg för sina studier över sileshår *Drosera* i vilka han som den förste analyserade kromosomförhållandena hos en växthybrid (storsileshår  $\times$  rundsileshår),<sup>41</sup> vilket blev av stor teoretisk betydelse. Han inspirerade elever som Täckholm och Fagerlind (se sid. 25) men detta ledde knappast vidare mot den svenska experimentella systematiken.

En annan inkörsport låg i söder och i gränsområdet mellan grundforskning och tillämpning, växtförädlingen. I och med "återupp-täckten" av Mendels lagar år 1900 fick denna forskning en klar och stabil teoretisk grundval och utvecklades snabbt. I vårt land var det Herman Nilsson-Ehle (1873–1949) som vid den agrikulturella försöksanläggningen i Svalöv startade korsningsförsök som ett viktigt, snart

40 Du Rietz, G. E. 1930. The fundamental units of biological taxonomy. *Svensk Bot. Tidskr.* 24: 333–428

41 Rosenberg, O. 1909. Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia*  $\times$  *rotundifolia*. *K. Sv. Vet.-Akad. Handl.* 43(11).



Figur 10. Otto Rosenberg (1872–1948) var professor vid Stockholms högskola och vid förra sekelskiftet banbrytande inom botanisk cytologi, särskilt kromosomforskning. Rosenberg var en utmärkt lärare och inspiratör för en kommande botanistgeneration vid Stockholms högskola, bland dem Gunnar Täckholm och Folke Fagerlind. Här syns han vid en exkursion med Svenska Botaniska Föreningen till Ljusterö 1936.

dominerande, led i växtförädlingen och därmed kunde påvisa hur multipla genetiska faktorer var viktiga för egenskaper med glidande variation. Generna styrde inte bara i kraft av dominanta och recessiva egenskaper, och förändringar uppstod inte bara genom mutationer. Detta mer nyanserade och mångfacetterade synsätt fick med tiden stor betydelse också inom den experimentella växtsystematiken.<sup>42</sup>

<sup>42</sup> Detta och följande stycke bygger på Tunlid, A. 2004. Årftlighetsforskningens gränser. Individer och institutioner i framväxten av svensk genetik. Uggla, Lunds univ.

Också i söder kom kromosomforskning ganska snart igång inom kretsen av Nilsson-Ehles elever, även om det fanns de som ännu var skeptiska till kromosomernas roll som bärare av de "mendelska faktorerna", de genetiska anlagen. Introduktören blev Artur Håkansson (1896–1961) med sina studier över *Oenothera*, *Pisum* m.m. Han både övertygade Nilsson-Ehle om kromosomernas rätta roll och inspirerade en rad något yngre forskare, främst bland dem Arne Müntzing (1903–1989) och Albert Levan (1905–1998). Levan var den utpräglade cytologen men som studieobjekt för sin avhandling hade han en variabel vild art, gräslök *Allium schoenoprasum* och frågor kring polyploidisering<sup>43</sup> och artbildning blev centrala.

Müntzing nådde botanisk världsberömmelse med sin doktorsavhandling 1930, som demonstrerade hur en välkänd "linneansk" art kunde framställas genom korsning mellan två andra välkända arter följt av kromosomtalsfördubbling av avkomman. Släktet *Galeopsis* var Müntzings försöksobjekt och den syntetiskt framställda arten var pipdån *Galeopsis tetrahit*.<sup>44</sup> Detta var ett genombrott inom evolutionsforskningen, som starkt inspirerade den framväxande biosystematiken. Man kan konstatera att årftlighetsläran bland Nilsson-Ehles efterföljare inte längre var kopplad till växtförädlingen utan snarare grundforskning som stod nära den experimentella växtsystematiken.

Mot slutet av 1920-talet började fastställande av kromosomtall inom artgrupper och släkten bli vanliga ute i världen. Få exempel finns från vårt land, men det främsta är nog Helge Bruuns (1897–1978) grundliga undersökning över släktet *Primula*, publicerad 1932, med räkningar från ett stort antal arter i Eurasien och Amerika och med försök till fylogenetiska<sup>45</sup> tolkningar.<sup>46</sup>

<sup>43</sup> Polyploidia är celler och organismer med mer än två kromosomuppsättningar.

<sup>44</sup> Müntzing, A. 1930. Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis*. Hereditas 13: 185–341.

<sup>45</sup> En organisms eller gruppens fylogeni är dess evolutionära historia, dvs. härstamningslinjerna med sina förgreningar från en gemensam förfäder till gruppens medlemmar av idag.

<sup>46</sup> Bruun, H. 1932. Cytological studies in *Primula*. Symb. bot. Upsal 1(1).

## Biosystematik

Den nordiskt inriktade växtsystematiken inspirerades vid den här tiden bland annat av hypoteserna om istidsövervintring av nordiska fjällväxter, en hypotes som först fördes fram av Axel Blytt<sup>47</sup> i Norge och med entusiasm utvecklades av Sernander; hypotesen kom att kallas den Blytt-Sernanderska och förblev 1900-talet igenom en av de animerade diskussionsfrågorna i skandinavisk botanik, i synnerhet som kvartärgeologerna inte ansåg sig kunna peka på områden som skulle ha burit vegetation under senaste istiden.

I vårt land belystes denna teori tidigt av Thore C. E. Fries i hans avhandling från 1913 (se sid. 37, 41) med utgångspunkt i en rad fjällväxters utbredningsmönster, särskilt de som har isolerade och starkt centriska utbredningar i de skandinaviska fjällen, i ett nordligt eller sydligt område, eller i båda. I nästa generation togs frågan upp med eftertryck av Rolf Nordhagen (1894–1979), professor i Bergen och från 1946 i Oslo). Han iakttog utbredning och differentiering hos vissa sådana fjällväxter, i synnerhet fjällvallmo *Papaver radicatum* och Gunvor Knaben fortsatte dessa studier med cytologisk metodik i akt och mening att underbygga hypotesen att arters populationer under istiden isolerats från varandra i refugier och där i någon mån differentierats. I vårt land hade J. A. Nannfeldt (se sid. 48) då redan tagit upp dessa frågeställningar och studerat differentiering inom arter av släktet *Poa*, särskilt polargröe *Poa arctica*. Med detta var den Blytt-Sernanderska "övervintringsteorin" etablerad för åtskilliga decennier framöver och underbyggdes ytterligare i en rad skrifter. Särskilt poeten och litteraturkritikern, tillika botanisten, Sten Selander (1891–1957), förespråkade vältaligt denna fantasieggande teori i sin avhandling om Lule lappmarks flora<sup>48</sup> och även i populära arbe-

ten, särskilt den magnifika volymen om "Det levande landskapet"<sup>49</sup>

Efter kritiska och livfulla diskussioner i synnerhet i Norge har bilden svängt radikalt – en rad omständigheter anses nu tala mot en "övervintring" av något betydande antal av våra nuvarande fjällväxter. Dessa och biogeografiska frågeställningar överhuvudtaget kan numera belysas med molekylära metoder (se sid. 33) som ger en helt annan säkerhet i bedömningarna. En ny gren av biogeografien, fylogeografi, har vuxit fram sedan slutet av 1980-talet. Den söker fastställa taxas och populationers migration och invandringsvägar, hos oss framför allt under pleistocen och holocen. Frågeställningarna är inte alltid nya men väl metoderna. I vårt land har ännu ganska litet publicerats i denna genre, men i Oslo pågår ett stort fylogeografiskt projekt inriktat på sammanhanget mellan de arktiska trakternas och de skandinaviska fjällens florer.<sup>50</sup>

Nannfeldts ovan nämnda *Poa*-arbeten kompletterades med cytologiska undersökningar av Axel Nygren (1912–1987), som också gjorde omfattande arbeten inom *Calamagrostis*<sup>51</sup>. Härmed hade dörren öppnats för ganska omfattande cytotaxonomiska arbeten över skandinaviska gräs, men man kan inte tala om ett samlat forskningsprogram. Det var snarare fråga om individuella initiativ ända fram till slutet av 1960-talet, både i Uppsala och Lund, med Inga Hedbergs (f. 1927) avhandling om vårbrodden *Anthoxanthum odoratum*<sup>52</sup> och Gunnar Weimarcks (f. 1936) om myskgräset *Hierochloë odorata*<sup>53</sup> bland de sista. Men långt ifrån bara gräs upptog intresset.

Särskilt i Lund, och väl i viss mån som en följd av den i Skåne livaktiga botaniska cyto-

49 Selander, S. 1955. Det levande landskapet i Sverige. Stockholm.

50 Brochmann, C. m.fl. 2003. Glacial survival or tabula rasa? The history of North Atlantic biota revisited. *Taxon* 52: 417–450.

51 Nygren, A. 1962. Artificial and natural hybridization in European *Calamagrostis*. *Symb. bot. Upsal.* 17(3).

52 Hedberg, I. 1967. Cytotaxonomic studies on *Anthoxanthum odoratum* L. s. lat II. *Symb. bot. Upsal.* 18(5).

53 Weimarck, G. 1971. *Studies of Hierochloë* (Gramineae) in the northern hemisphere. *Diss. Lund.*

47 Blytt, A. 1893. Zur Geschichte der Nordeuropäischen, besonders der Norwegischen Flora. *Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr.* 17 Beiblatt 41: 1–30.

48 Selander, S. 1950. Floristic phytogeography of South-western Lule Lappmark (Swedish Lappland). I. *Acta Phytogeogr. Suec.* 27.

login och genetiken, inleddes på 1950-talet ganska stort anlagda cytotoxonomiska studier över kritiska nordiska släkten eller variabla arter, till exempel *Eleocharis palustris* (knappsäv),<sup>54</sup> *Alisma* (svalting),<sup>55</sup> *Artemisia maritima* (strandmalört),<sup>56</sup> *Sanguisorba* (blodtopp),<sup>57</sup> *Odontites* (rödtopp),<sup>58</sup> *Euphrasia* (ögontröst),<sup>59</sup> *Rorippa* (fräne)<sup>60</sup> – många fler finns att nämna, de flesta från Lund men ett och annat från Uppsala. Man kan notera att kvinnorna nu bryter in på allvar i den botaniska forskningen för att mot slutet av seklet vara minst lika talrika bland yngre disputerade och doktorander. Dessa brett upplagda arbeten krävde omfattande resor för materialinsamling och betydande odlingsresurser i en botanisk trädgårds friland och växthus för korsningar och jämförande odling. Paralleller till denna biosystematik, som forskningsinriktningen ofta kom att kallas, finner vi framför allt i Storbritannien. Ett avtryck från Turesson kan säkert spåras i båda fallen.

Det måste nog ändå sägas att för studier som de nämnda stod taxonomiska frågeställningar, mellan och inom arter, i centrum, även om många evolutionära problem diskuterades och fick en del svar. Artbildningsfrågorna var dock svåra att belysa inom Nordens eller ens de nordliga florornas gränser. Därför inleddes i slutet av 1950-talet, när förhållandena efter kriget till sist gjorde det möjligt, ett stort upplagt program för studium av artbildningsfrågor i Greklands flora, framför allt i den egeiska arkipelagen med dess hundratals öar och dramatiska topografi. Där kunde man i den rika floran av endemer finna

modeller av generellt intresse. Initiativet kom från Hans Runemark (f. 1927), som sadlade om från lichenologi (se sid. 50) och snabbt fick en lång rad elever. Ett stort antal "egeiska" avhandlingar gav en rikhaltig bild av artbildningen och bidrog givetvis också till en säkrare taxonomi. Bland alla dessa avhandlingar nämner jag här bara Sven Snogerups (f. 1929) om *Erysimum*<sup>61</sup> och Arne Strids (f. 1943) om *Nigella*.<sup>62</sup> Egeisforskningen har fortsatt till århundradets slut. Storslagna synteser är *The Mountain Flora of Greece*<sup>63</sup> och den pågående *Flora Hellenica*.<sup>64</sup>

### Det molekylära genombrottet och kladistiken<sup>65</sup>

Efter 1960-talet kan man nog tala om en viss stagnation när det gäller den biosystematiska forskningen både i vårt land och internationellt. Det kan för övrigt sägas gälla systematiken över huvud taget. Nya metodiska eller teoretiska genombrott hade inträffat för varje årtionde fram till 1950-talet, men därefter blev man för en tid i huvudsak hänvisad till det etablerade. Kemotaxonomi och svepelektronmikroskopi blev nya instrument, men det förstnämnda fick aldrig verkligt genomslag, och det senare blev i många fall en utomordentlig kompletterande teknik, men lämnade knappast några teoretiska bidrag. Det är först mot århundradets slut, inemot 1990, som bilden ändras, och det på ett genomgripande sätt i flera avseenden. Vid den tiden började datoriseringen vinna insteg, molekylärbiologiska metoder togs i anspråk och den kladistiska teoribildningen fick fotfäste.

Datorernas möjligheter blev avgörande när det gällde att hantera systematikernas stora mängder av information, att konstruera och analysera alla möjliga slag av diagram, inte

54 Strandhede, S.-O. 1961. *Eleocharis palustris* in Scandinavia and Finland. Bot. Not. 114: 417–434.

55 Björkqvist, I. 1967–68. Studies in *Alisma* L. Opera Bot. 17, 19.

56 Persson, K. 1973. Biosystematic studies in the *Artemisia maritima* complex in Europe. Diss., Lund.

57 Nordborg (Dahlgren), G. 1967. Studies in genus *Sanguisorba* section *Poterium* [(Rosaceae)]. Diss., Lund.

58 Snogerup, B. 1983. The genus *Odontites* (Scrophulariaceae) in northwest Europe. Diss., Lund.

59 Karlsson, T. 1984. Early flowering taxa of *Euphrasia* (Scrophulariaceae) on Gotland, Sweden. Nordic J. Bot. 4: 303–326; 1986. The evolutionary situation of *Euphrasia* in Sweden. Symb. bot. Upsal. 27(2): 61–71.

60 Jonsell, B. 1968. Studies in the north-west European species of *Rorippa* s. str. Symb. bot. Upsal. 19(2).

61 Snogerup, S. 1967. Taxonomy, variation and evolution in *Erysimum* sect. *Cheiranthus*. Diss., Lund.

62 Strid, A. 1970. Biosystematic and cytological studies in the *Nigella arvensis* complex. Diss., Lund.

63 Strid, A. (red.) 1986–91. *Mountain flora of Greece*. Cambridge.

64 Strid, A. & Tan, K. (red.), 1997–. *Flora Hellenica*. Koeltz.

65 Inom kladistiken analyseras fylogenerier med principen att alla förgreningar ska vara monofylier (se not nr 68). Ett kladogram är den grafiska bilden av detta, i vilket förgreningarnas ändpunkter representerar monofyletiska taxa.

minst de mängder av kladogram<sup>65</sup> som måste provas mot varandra. Därtill kommer att museernas samlingar, alltjämt viktiga för stora delar av den taxonomiska forskningen, blir mycket lättare tillgänglig allteftersom de läggs ut över nätet. Ark med typmaterial, speciellt historiska herbarier, inscannas mer och mer, vilket särskilt underlättar för den nomenklatoriska sidan av arbetet. Med detta har också de internationella kontakterna nått helt andra nivåer, såväl personer emellan som mot institutioner.

De molekylära metoderna är av många slag och utvecklas och förfinas ständigt. Till en början rörde det sig mest om analys av isozymer, alltså proteiner som hos olika individer föreligger i något olikartade varianter vilka genom elektrofores<sup>66</sup> ger band på olika nivåer i en gel. Denna metod tillåter att ett ganska stort material kan analyseras till relativt ringa kostnad. Detta är i många fall fortfarande en viktig metod, särskilt på artnivån, men också där har på senare tid sekvensering av delar av genomet i växtens cellkärnor (som innehåller hela arvs-massan) eller kloroplaster (som visar endast det maternella arvet) kommit att bli dominerande. Metoden innebär en analys av själva nukleinsyrornas ordningsföljd i generna, vilket kan ge en närmast oändligt stor mängd information att analysera. Datorbehandling är givetvis nödvändig men också en begränsning. Denna information kan sedan kopplas till och värderas tillsammans med vad traditionella metoder kan ge. Det bör påpekas att också informationen från kromosomerna förfinats kraftigt. Man kan nu med modern färgningsteknik avgöra till exempel från vilken föräldraart den ena eller andra delen av en kromosom härstammar (GISH-tekniken).

Det kladistiska synsättet fick i vårt land sitt första uttryck i Kåre Bremers (f. 1948) avhandling i Stockholm om det sydafrikanska kompositläktet *Relbania*<sup>67</sup> och är vid senaste sekelskiftet oundvikligt i varje taxonomiskt arbete, i varje fall ovanför artnivån, även om det kan

råda delade meningar om i vilken grad det skall vara vägledande för de taxonomiska slutsatserna. Kravet på taxas monofyli<sup>68</sup> ställs olika högt av olika forskare. Kladistiken är nu etablerad vid alla taxonomiska forskargrupper i landet, men efter starten i Stockholm med särskild kraft i Uppsala, där en lång rad avhandlingar särskilt över tropiska, afrikanska växtgrupper presenterats.

Också för forskningen på artnivån har dessa nyheter inneburit en påtaglig förnyelse. I vårt land finns bland annat Mikael Hedréns (f. 1956) studier över det lika allmänbekanta som intrikata orkidésläktet *Dactylorhiza*, i vilket arternas relationer och uppkomsthistoria nu till stora delar har retts ut.<sup>69</sup> Den moderna biosystematiken, om nu denna term längre alls skall brukas, ligger ofta nära populationsekologin såsom i Björn Widéns (f. 1944) studier av ölandssolvändan och Honor Prentices (f. 1952) och hennes elevs arbeten över ett flertal arter med tyngdpunkt på Ölands alvarmarker. Det bör noteras att alla de i detta stycke nämnda hör hemma i Lund som åter befäster sin ställning på detta forskningsfält.

Men de nya metoderna och teorierna innebär också att "storsystematiken" återvunnit en ställning i svensk botanisk forskning. Inledningsvis nämnde jag att för kärlväxterna hade den knappast bedrivits hos oss sedan Linnés dagar. Intresset i vårt land återupplivades redan före det "moderna genombrottet" av Rolf Dahlgren (1932–1987) i Lund (sedan professor i Köpenhamn), som studerade och diskuterade alla tänkbara karaktärers fördelning inom angiospermsystemet – till exempel morfologiska, anatomiska, embryologiska, cytologiska, parasitologiska, och inte minst kemiska, ett område som vid den tiden ändå hade starkt uppsving och bjöd på mycket ny information. Dahlgren illustrerade systemet i form av bubblor, tänkta som

68 Monofyli innebär att en grupp (t.ex. ett släkte) innefattar alla medlemmar (t.ex. arter) med gemensam härstamning och endast dessa.

69 Hedré, M. 1996. Genetic differentiation, polyploidization and hybridization in Northern European *Dactylorhiza* (Orchidaceae): Evidence from allozyme markers. *Plant Syst. Evol.* 201: 31–55.

66 Teknik grundad på skillnader i elektrisk laddning, som används för att separera olika slag av molekyler, särskilt proteiner.

67 Bremer, K. 1986. *Taxonomy of Relbania and Rosenia* (Compositae). Diss., Stockholm.

tvärsnitt genom stamträdet, i storlek proportionella till varje ordnings artantal och arrangerade intill varandra alltefter förmodad släktskap.<sup>70</sup> Detta blev en överlägset pedagogisk presentation av angiospermsystemet som kom att gå under namnet "dahlgrenogram".

Med det molekylära genombrottet visade det sig, att stora delar av det system Dahlgren presenterat måste revideras i grunden. Hans system innebar en modifikation av angiospermsystem som successivt under 1900-talets mitt utvecklats under medverkan av kanske främst ryssen-armeniern Takhtajan och amerikanerna Cronquist och Thorne. I den intensiva storsystematiska revision som följt sedan 1990-talet har svenska forskare arbetat med växtfamiljer såsom Compositae (Asteraceae), Primulaceae och Rubiaceae för utredning av fylogener och revisioner av släkten och tribus. Det rör sig om stora mängder taxa – Compositae har 20 000, Rubiaceae 10 000 arter – och samarbete mellan forskargrupper världen över är nödvändigt. Detta är ännu mer nödvändigt inom det så kallade APG-systemet, ett projekt som syftar till ett på moderna fylogenetiska principer grundat system för angiospermerna som helhet. Det bygger på successiva revisioner med molekylära metoder av familjer och ordningar i ett världsomspännande samarbete (APG – *Angiosperm Phylogeny Group*).<sup>71</sup> Flera svenska botanister är nyckelpersoner i detta arbete som alltså fortlöper med nya revisioner ibland världens 250 000 kärlväxarter.

### Vetenskapliga florer

Floror kan sägas vara en omsättning till praktisk användbarhet av den taxonomiska och floristiska forskningens resultat. Kriterier för florer på vetenskaplig nivå är bland annat nomenklatorisk utförlighet med synonymik och, i senare tid, typangivelser, utförliga beskrivningar, utbrednings- och ståndortsuppgifter, samt resonerande avsnitt. Vid förra sekelskiftet fyllde elfte

upplagan av Hartmans flora för sin tid dessa kriterier.<sup>72</sup> Arbeten på en ny och utförligare upplaga av denna flora resulterade i vad vi nu oftast betecknar som Holmbergs, av vilken några häften, även ett med levermossor gavs ut.<sup>73</sup> Strax efter seklets mitt utkom två volymer av vad som brukar kallas Hylanders flora,<sup>74</sup> som byggde på mycket omsorgsfulla studier av morfologi och utbredning, grundat på nordiska museers herbariematerial. Hylander utförde även detaljerade nomenklatoriska utredningar för sin flora, många av dem samlade i ett arbete "Nomenklatorische Studien"<sup>75</sup> som också inkluderar det stora antal växtfamiljer som aldrig hann få sin plats i hans flora. Vid senaste sekelskiftet utkom första volymen av Flora Nordica,<sup>76</sup> som liksom Hylanders täcker Nordens fem länder och dessutom deras arktiska områden utom Grönland. Tre volymer har till dags dato utkommit och arbetet lär behöva fortgå länge än.

### Svenska botanister i stora världen

När det gäller resor över världen i botaniskt syfte framhålls ständigt de linneanska lärjungarna som de djärva pionjärerna, som bragte hem både kunskap och naturalier, i den mån de nu kom hem vilket ju långt ifrån alltid blev fallet. Svenska botaniska forskningsresor har sedan gärna fogats in i något slags linneansk tradition, men man bör minnas att under större delen av 1800-talet var Sverige inte särskilt aktivt i denna bransch. Kolonialmakterna, Frankrike, Tyskland, Storbritannien, hade givetvis omfattande resor i sina forskningsprogram, men även från Danmark för en rad bemärkta naturalhistoriker ut under detta sekel, medan Sverige, förutom Nils Johan Andersson (1821–1880),

72 Hartman, C. J. 1879. Handbok i Skandinavien flora. Elfte uppl. Stockholm.

73 Holmberg, O. R. 1922–31. Skandinavien flora I (1, 2, 2a), II (a). Stockholm.

74 Hylander, N. 1953, 1966. Nordisk kärlväxtflora 1, 2. Uppsala.

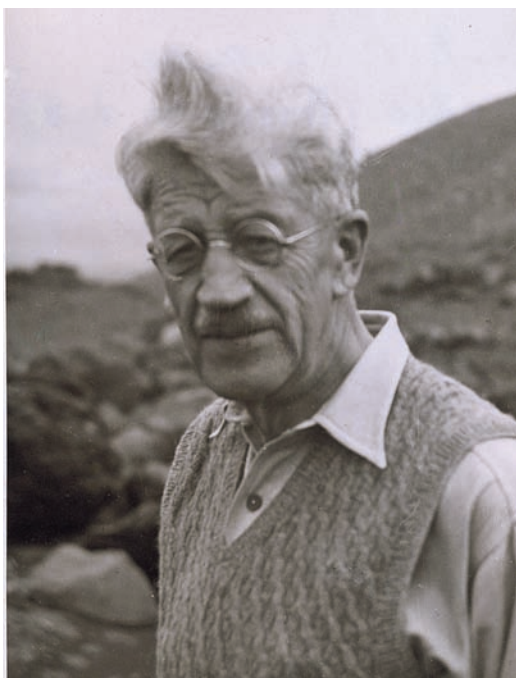
75 Hylander, N. 1945. Nomenklatorische und systematische Studien über nordische Gefäßpflanzen. Uppsala Univ. Årsskrift 1945 (7).

76 Jonsell, B. (red.) 2000. Flora Nordica 1. Lycopodiaceae – Polygonaceae; 2001. Flora Nordica 2. Chenopodiaceae – Fumariaceae; 2004. Flora Nordica. General Volume.

70 Dahlgren, R. 1975. A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. Bot. Not. 128: 119–147.

71 Bremer, K., Bremer, B. & Thulin, M. 2003. Introduction to phylogeny and systematics of flowering plants. Symb. bot. Upsal. 33: 2.

Figur 11. Carl Skottsberg (1883–1963) blev som helt ung uttagen som botanisten på Otto Nordenskiölds Antarktisexpedition 1901–1903 och tillbragte efter forskningsfartygets förlisning en hel vinter på den lilla Poulet-ön utanför Graham Land. Han fick 1920 uppdraget att bygga upp Göteborgs botaniska trädgård, var därefter dess chef till 1948 och gjorde den till vårt lands förnämsta. Skottsberg var särdeles vittberest och i sin generation nog vårt lands internationellt mest kände botanist. Hans reseskildringar från Patagonien, Eldslandet och Juan Fernández-öarna vid förra seklets början är ännu väl värda att läsa.



världsomseglare med fregatten *Eugenie* och tidig darwinist, snarast kan peka på några upptäcksresande, nära nog äventyrare. Undantaget för vår del gäller Arktis, där de av Adolf Nordenskiöld ledda eller initierade expeditionerna till Spetsbergen, Grönland och slutligen nordostpassagen inkluderade framstående botanister som Frans Kjellman (1846–1907), främst algforskare, och Adolf G. Nathorst (1850–1921), paleobotanist som själv ledde flera arktiska expeditioner mellan 1870 och 1899.<sup>77</sup>

Den egentliga slutpunkten för detta särdeles rika halvsekel av svensk polarforskning, vad som kallats ”den heroiska perioden”,<sup>78</sup> sattes med den stora Antarktisexpeditionen 1901–1903, under ledning av den blott 32-årige Otto Nordenskiöld. Botaniken anförtröddes den ännu yngre Carl Skottsberg (figur 11),<sup>79</sup> som trots skeppsbrott och övervintring vid Graham Land

under svåra förhållanden, bärgade hem ett rikt material som publicerades i ett antal volymer fram till 1921. Det största och viktigaste materialet består av marina alger (se sid. 51), men Skottsberg gjorde också betydande insamlingar av landväxter från Falklandsöarna och södra Sydamerika. Skottsberg framstår som en av de stora resenärerna i svensk botanik och uppnådde en kunskap om de sydliga flororna på jorden som knappast någon annan i hans tid. Särskilt intresserade han sig för öfloror – Juan Fernandez, Hawaii och på senare år också Nya Kaledonien. Hela det sydtempererade områdets växtgeografi och vegetationshistoria inneslöt i hans forskning, och han blev i detta ämne snart en av de internationellt ledande banbrytarna. Han var också mycket verksam för naturskyddet på dessa öar, som han upplevde som starkt hotade genom avverkning och annan exploatering.

### Latinamerika

Skottsberg hade en svensk föregångare i Patagonien och Eldslandet, nämligen Per Dusén (1855–1926), som reste där mellan 1895 och

77 Liljequist, G. 1993. *High latitudes. A history of Swedish polar travels and research*. Stockholm.

78 Wråkberg, U. 1999. *Vetenskapens vikingatåg. Perspektiv på svensk polarforskning 1860–1930*. Stockholm

79 Jonsell, B. 2005. Skottsberg, Carl Johan Fredrik, *Svenskt biografiskt lexikon* 22: 481–492.



1897 och sedan återkom till Sydamerika ytterligare tre gånger, och då också till tropiska områden; han var till och med anställd några år vid **Museo nacional i Rio de Janeiro**. **Dusén** var främst bryolog, och reste vida, även exempelvis till Kamerun och med Nathorst till Grönland 1899.

Sydamerika hade sedan länge stått i fokus för svenska botaniska resenärer, även om bara några få kom iväg innan 1890-talet (figur 12). Bakgrunden står att finna i den svenske läkaren Anders Fredrik Regnell (1807–1884) som 1840 av hälsoskäl flyttade till Minas Gerais i Brasilien, där han gjorde omfattande växtinsamlingar och även hjälpte några svenska botanister att komma dit för att arbeta och samlar. För framtiden viktigast var de medel han donerade till svensk botanisk forskning i tropiska Amerika, i första hand Brasilien, både för resor och för vård och bearbetning av de stora, alltjämt tillväxande samlingar från Sydamerika som hålls samman i det så kallade Regnellherbariet på Riksmuseet i Stockholm.

Redan vid förra sekelskiftet kunde regnellska resemedel tas i anspråk, först för Carl Lindman (1856–1928), med tiden professor vid riksmuseet och Gustaf Malme (1864–1937). De gjorde båda ingående morfologiska och systematiska studier över tropiska representanter för ett antal växtfamiljer.

Med regnellmedel reste också en av vårt lands genom tiderna mest flitiga och skarpsynta samlare, Erik Leonard Ekman (1883–1931). Efter disputation i Lund för han 1914 ut till Västindien, där han för resten av sitt liv nästan oavbrutet samlade, ofta under stora strapatser, främst på Cuba och Hispaniola. Han upptäckte till exempel inte mindre än 850 arter nya för Cuba, men hade förstås inte möjlighet att själv bearbeta materialet som till stora delar hann utges av västindienspecialisten Ignatius Urban i Berlin före andra världskriget. Själv dog Ekman redan 1931 i San Domingo i Dominikanska republiken. Det väldiga materialet ligger i Regnellherbariet i Stockholm. Ekman betraktades med betydande misstro av delar av det botaniska etablissemanget i Sverige, och fick

inte det stöd vi i eftervärlden anser att han hade förtjänat.

Ännu en regnellresenär var Erik Asplund (1888–1974) som reste i Bolivia, Peru och Ecuador under flera år på 1920- och 1930-talen. Han berikade Regnellherbariet med stora mängder kollektioner och var dess intendent under lång tid. Detta herbarium är ett av världens viktigaste källor till kunskapen om Latinamerikas växtvärld och är oundgängligt för dem som forskar i denna flora.

Men Sydamerika hade från seklets början även oberoende av Regnells donation som redan framgått lockat svenska botanister, bland dem också Robert E. Fries (1876–1966) som 1901–1902 i norra Argentina och södra Bolivia studerade vegetation och växtgeografi och samlade material till taxonomiska utredningar i många växtgrupper, speciellt familjen Annonaceae på vilken han med tiden blev världsledande specialist. Fries kom därefter att delta i två expeditioner i tropiska Afrika, den första åren 1911–1912 i den storslagna koloniala stilen under ledning av greve Eric von Rosen och som särskilt uppehöll sig i Nordrhodesia (nuvarande Zambia), den andra med sin yngre bror Thore C. E. Fries (1886–1930; figur 13) till bergen i Kenya. Förutom rikhaltiga samlingar gav dessa båda resor incitamentet till framtida svenska resor till dessa områden, vilka blev av stor betydelse för forskningsinriktningen vid institutionerna i Lund och Uppsala (se sid. 38–39).

Trots Regnellherbariet i Stockholm blev sydamerikaforskningen med tiden framför allt en angelägenhet för Göteborg. Professurer i botanik upprättades vid universitetet där 1964 och Gunnar Harling (f. 1920) blev den förste innehavaren av professuren i växtsystematik. Harling hade tidigare i Stockholm, där han forskade vid Bergianska trädgården, behandlat den neotropiska familjen Cyclanthaceae (skruvpalmer) och forskningen i Göteborg fokuserades snabbt på Sydamerika, i synnerhet Ecuador och har bland annat resulterat i den stort anlagda Flora of Ecuador, som hittills utkommit i 78 volymer. Ett samarbete mellan institutioner vid Aarhus universitet och i Quito utgör en grund både



Figur 13. Thore C. E. Fries (1886–1930) tillhörde en av vårt lands framträdande lärdomssläkter, med farfadern Elias Fries som anfader. Thore Fries var en av de mest tongivande vid Rutger Sernanders seminarium på Växtbio i Uppsala. Han blev professor i Lund 1927 och ledde, åtföljd av lundaforskarna Henning Weimarck och Tycho Norlindh, Rhodesia-expeditionen 1928–1931, under vilken Fries avled i lunginflammation på nyårsafton 1930.

för floran och för en lång rad växtsystematiska avhandlingar över sydamerikanska växtgrupper som fram till sekelskiftet lagts fram i Göteborg, efter 1985 under ledning av Lennart Andersson (1948–2005) som själv var specialist på neotropiska rubiacéer. Bland de många grupper som göteborgssystematiker utrett kan nämnas *Calceolaria* (toffelblommor) genom Ulf Molau (f. 1951). Det bör också nämnas att sydamerikanska botanister, särskilt från Ecuador, kommit till Göteborg (och Aarhus) för forskarstudier och disputation.

## Afrika

Som jag nämnt inspirerade Robert Fries' afrikanska resor till fortsatta svenska expeditioner i denna världsdel. En viktig sådan organiserades från Lund av Thore C. E. Fries som nu hade blivit professor där. Han tog med sina yngre kollegor Tycho Norlindh (1906–1995) och Henning Weimarck (1903–1980). Sydrhodesia (nuvarande Zimbabwe) blev huvudmålet men också Sydafrika ingick i resrutten. Olyckligtvis avled Fries på nyårsafton 1930, men resultatet blev aktningvärt. Både Norlindh och Weimarck kom att skriva avhandlingar över växtgeografiskt och taxonomiskt betydelsefulla växtgrupper, tribus Calenduleae i Compositae respektive busksläktet *Cliffortia* i Rosaceae. De klarade viktiga växtgeografiska mönster i södra Afrikas flora och grundlade en tradition av sydafrikaforskning vid Botan i Lund, som dock inte kunde blomma upp förrän det efter kriget åter blev möjligt att resa till främmande kontinenter. De mest betydande avhandlingarna i denna generation behandlar det stora ärtväxtsläktet *Aspalathus* (Rolf Dahlgren)<sup>80</sup> och kompositisläktet *Euryops* (Bertil Nordenstam, f. 1936, från 1980 professor vid Riksmuseet i Stockholm).<sup>81</sup> Men alltmer kom, som framgått ovan, egeisforskningen och nordisk biosystematik att ta överhanden i Lund.

Tropiska Afrika blev efter kriget en affär för Uppsala tack vare att den 25-årige uppsalabotanisten Olov Hedberg (f. 1923) fick möjlighet att ansluta sig till den svenska Ostafrikaexpeditionen 1948. Hedberg, som redan hade betydande erfarenhet från de skandinaviska fjällen, såg den afroalpina floran som den mest lockande – överblickbar genom sitt begränsade antal arter och vetenskapligt lockande genom bergens isolering från varandra likt öar över skogs- och savannland. Så kunde dessa alpina florer demonstrera viktiga växtgeografiska problem, som vikarians<sup>82</sup> och konnektioner till andra delar av värld-

80 Dahlgren, R. 1960–68. Revision of the genus *Aspalathus* I–III. Opera Bot. 4, 8–11, 21–22.

81 Nordenstam, B. 1968. The genus *Euryops*. I. Taxonomy. Opera Bot. 20.

82 Förekomst av två eller fler närbesläktade taxa i olika geografiska områden; vanligen tolkat som splittring av ett

den, förutsatt att taxonomin vilade på en säker grund.

Hedbergs avhandling över den afroalpina floran som kom 1957 är innovativ, då den tar fasta på att visa graden av variation inom och mellan taxa och fastlägger sammanfallande diskontinuiteter i karaktärers variation som kriterium för artavgränsning.<sup>83</sup> Detta synsätt satte spår i en lång rad arbeten som yngre forskare under 1960- och 1970-talen gav ut vid institutionen i Uppsala, några som resultat av forskarkurser som Hedberg arrangerade över något konkret taxonomiskt problem i tropiska Afrikas flora. Också ekologi och afroalpina livsformer behandlades.

Hedbergs och hans medarbetares forskning betydde att nära relationer byggdes upp med de institutioner, som hyser samlingar som är centrala för växtsystematisk forskning i Afrika – främst London med Kew Gardens och Museum of Natural History, men också de botaniska museerna i Paris, Bryssel och Florens. Inom det växande afrikanska programmet rekryterades också en rad afrikanska doktorander, särskilt från Etiopien, som disputerade i Uppsala. En skola byggdes således upp kring afrobotaniken, vilken också omfattade med tiden inflytelserika botanister i Danmark och Norge. Dessa har i sin tur satt igång elever, inte minst från Afrika. Utan tvivel utgör den växtsystematiska forskning som ytterst emanerar från Hedbergs expedition till de östafrikanska bergen 1948 en av de starkaste botaniska influenserna från vårt land i modern tid.

Liksom i Göteborg beträffande Ecuador ledde det nätverk av kunskap som bildats kring tropiska Afrikas flora till ett floraprojekt, i detta fall över Etiopien och Eritrea, med Addis Abeba, Köpenhamn och Uppsala som noder – på sistnämnda platsen med florans initiativtagare, Inga och Olov Hedberg, som ännu är aktiva i arbetet. Denna flora vars första band kom ut 1989 är nu med åtta volymer mycket nära sin fullbordan.

gemensamt stamtaxon genom geologiska eller klimatiska händelser.

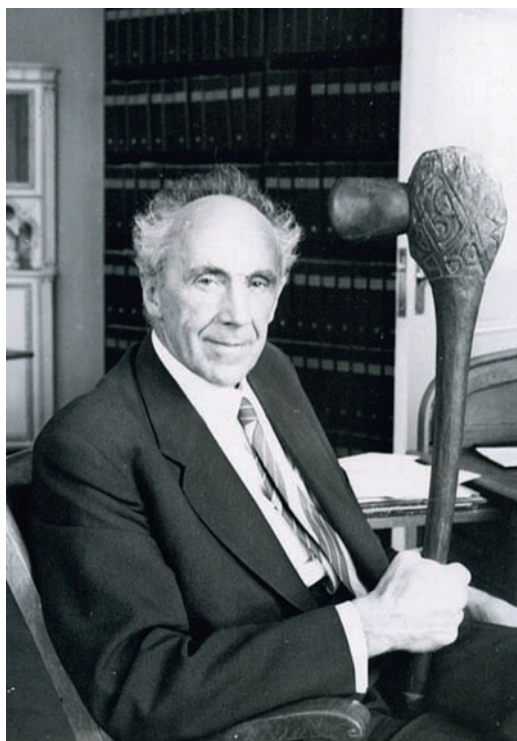
83 Hedberg, O. 1957. *Afroalpine vascular plants*. *Symb. bot. Upsal.* 15: 1.

En annan flora som har hemvist i denna afrikanska sfär behandlar Somalia och har Mats Thulin (f. 1948) som utgivare och i stora delar författare. Här, liksom för etiopienfloran, har biståndsmedel från Sida/SAREC hjälpt till, trots att det tagit tid för myndigheten att inse vikten av exakt kunskap om den oundgängliga resurs som den vilda floran utgör. Somaliafloran är nu färdig i fyra band. Inte mindre än 450 för vetenskapen nya arter av fanerogamer har upptäckts i samband med detta floraarbete, vilket visar dels att det varit ett botaniskt till stora delar okänt område, dels att det är ett av de verkligt artrika områdena på jorden. Också för Somaliafloran har mängder av specialister på olika växtgrupper medverkat. En stor krets omkring Thulin har skrivit artiklar och avhandlingar särskilt om östafrikanska arter.

Det bör i detta sammanhang också framhållas att åtskilliga svenska specialister medverkat i många av de floraprojekt som pågår för skilda delar av världen och i regel är organiserade av någon av de stora institutionerna i London, Paris, Leiden eller St Louis, Missouri.

### Asien och Arktis

Medan det för Sydamerika och Afrika i Sverige har byggts upp program som under decennier bedrivit forskning inom dessa världsdelar, kan något motsvarande engagemang från svensk sida inte spåras när det gäller Asien. Under mellankrigstiden reste och samlade till exempel Gunnar Samuelsson (se sid. 25) i Levanten (och Nordafrika) och Harry Smith (1889–1971), baserad i Uppsala, gjorde vid två tillfällen fleråriga resor i Kina. Detta resulterade i material av högsta kvalitet, som dock bara i ringa mån bearbetades i Sverige, men kom till många utländska specialisters tjänst. Senare, på 1970-talet, kom Främre Orienten, särskilt Iran och Afghanistan, en tid i fokus, sedan norrmanen Per Wendelbo (1927–1981) blivit professor och föreståndare för botaniska trädgården i Göteborg. Han lockade kollegor och elever att forska i dessa områden och nämnas kan till exempel Magnus Lidén (f. 1951), då i Göteborg, nu i Uppsala, som där fann mycket för sina arbeten om fumariaceerna (nunneörter och jordrökar).



Figur 14. Eric Hultén (1894–1981) var en kraftfull personlighet som inte väjde för storstilade projekt, vilket hans enorma kartverk visar. Legendarisk är hans Kamtjatka-expedition med Sten Bergman och René Malaise i den tumultuariska tiden efter ryska revolutionen. Både i Sovjet och i USA var han en respekterad och välkommen gestalt. Under sina senare år reste han framför allt i Alaska. Hans minnen "Men roligt har det varit" borde alla botanister läsa.

Denna exposé över svenska 1900-tals botanister i världen får sluta där vi började, i nordliga trakter. En kraftfull solitär i svensk botanik är Eric Hultén (figur 14) känd i synnerhet i Eurasien och Nordamerika för sina växtgeografiska arbeten, väldiga kartverk och floror. Upprinnelsen var expeditionen till Kamtjatka i ryska revolutionens efterdyningar, innan det politiska läget stabiliserats till bolsjevikernas förmån. Medresenärer var Hulténs hustru Elsie, etnologen Sten Bergman med hustru och entomologen René Malaise. De tre forskarna färdades dock mest var för sig. Det botaniska resultatet blev

omfattande samlingar, unika utanför Ryssland, och en stor flora över Kamtjatka.<sup>84</sup> Därtill etablerade Hultén för vårt land och kanske för Västeuropa unika kontakter med 1920-talets första generation av sovjetiska botanister, med den legendariske V. I. Komarov i spetsen. Denne skrev parallellt med Hultén en flora över Kamtjatka och kom sedan att vara utgivare av den väldiga floran över Sovjetunionen i trettio band.

Hulténs stora intresse var utbredningsmönstren hos de boreala arterna, vilket resulterade i en rad kartverk och floror. Bland de förra är hans avhandling om utbredningsgrupper bland boreala och arktiska arter 1937,<sup>85</sup> atlasen över kärlväxternas utbredning i Norden 1950, karteringarna av de amfiatlantiska och de cirkumpolära arterna, 1958 och 1962, samt kartverket med totalutbredningar av de nordiska arterna, som fullbordades av Magnus Fries (se sid. 22) 1986.<sup>86</sup> Han skrev floror också över Alaska (två stycken) och ögruppen Aleuterna. Hultén var som framgått ytterst produktiv och blev en av de internationellt mest välkända svenska botanisterna i sin generation i synnerhet i USA och Sovjet, men hans väldiga enmansverk har inte förts vidare i vårt land. Andra stora kartverk har tillkommit, såsom *Atlas florae Europaeae*, en atlas över Europas kärlväxter, som sedan 1970-talet utges i Helsingfors och framskridit till familjen Rosaceae.

### Växtgeografi och ekologi<sup>87</sup>

Vi har redan sett hur ett livskraftigt spår leder från Rutger Sernander och hans samtida framträdande kvartärgeologer mot vegetationshistoria grundad på pollenanalys. Det var inte det enda spår i svensk 1900-talsbotanik som kan

84 Hultén, E. 1927–30. *Flora of Kamtchatka and the adjacent islands*. 1–4. Lund.

85 Hultén, E. 1937. *Outline of the history of arctic and boreal biota during the quaternary period*. Diss., Stockholm; 1950. *Atlas över växternas utbredning i Norden*. Stockholm; 1958. *The Amphi-Atlantic plants*. K. Sv. Vet.-Akad. Handl. 4:de ser., 7 (1); 1964, 1971. *The circumpolar plants*. K. Sv. Vet.-Akad. Handl. 4:de ser., 8(5), 13(1).

86 Hultén, E. & Fries, M. 1986. *Atlas of North European vascular plants*. I–III. Koeltz.

87 Detta och följande avsnitt fram till sid. 43 bygger i hög grad på Söderqvist, T. *The Ecologists* (se fotnot nr 1)

räkna Sernander som utgångspunkt. Kanske ännu livskraftigare och i varje fall med tiden än mer förgrenat blev det mer renodlat botaniska spår som ledde mot växtgeografi, växtsociologi och växtekologi. Några år in på det nya seklet kom Sernanders håg att rikta sig mot växtsamhällsläran, ett av de ben som hans tidigare forskning hade stött sig på, men som han nu renodlade. Inspirationen kom från flera håll, kanske främst Hampus von Post (1822–1911) lärare vid Ultuna lantbruksinstitut. Denne hade redan vid 1800-talets mitt formulerat ett program som gick ut på att registrera de växtarter som intar en gemensam plats och alltså växer under likartade miljöförhållanden, vilket dock på det hela taget hade förklingat ohört.<sup>88</sup> En annan viktig inspiratör var finländaren Ragnar Hult (1857–1899; se även sid. 21) som framhöll den kvantitativa analysen av arternas täckningsgrader som ett viktigt instrument. Detta utvecklades av Sernander till vad som brukar betecknas som den Hult–Sernanderska skalan, som fick en framskjuten plats i den kommande växtsociologin.

Termen ekologi började från mitten av 1800-talet figurera i tyska arbeten, kanske först hos den mångsidige centralgestalten Ernst Haeckel i Jena, men fick på skandinavisk botten fotfäste tidigast genom dansken Eugen Warming *”Plantesaemfund. Grundtræk af den økologiske Plantegeografi”*, vilken fick stort inflytande också i vårt land inte minst därför att Warming under en period på 1890-talet varit lärare vid Stockholms högskola. Termen ekologi kom att ganska flitigt brukas hos oss redan från början av seklet och Sernander deklarerade att växtbiologi (som brukats i beteckningen på disciplinen i Uppsala) var synonymt med växtekologi. Det verkligt nya hos Warming var sammanförandet av studierna av växtsamhällen med den ekologiska aspekten. Dock förblev uppmärksamheten på *”livsformer”*, ett begrepp som Warming lanserade, en dansk specialitet och det mer ekofysiologiska synsättet lät i Sverige vänta på sig.

88 von Post, H. 1862. Försök till en systematisk uppställning av växtställena i mellersta Sverige. Stockholm.

## Uppsalaskolan

Dock hade den av skogsmagnaten Frans Kempe donerade professuren i växtbiologi i Uppsala en ekofysiologisk inriktning under sin första innehavare Axel Lundström (1847–1905), vars tid dock blev kort. Dennes tidiga död öppnade – efter åtskillig turbulens inför tillsättandet – för Rutger Sernander, som här fick den plattform för utveckling av sina intressen som han tog väl till vara. Av största betydelse blev Sernanders entusiasmerande undervisning och hans idé att samla sina elever till exkursioner och seminarier, där livliga meningsutbyten ägde rum både om enskilda uppsatser och allmänna frågor. Institutionen drog som väl få andra i landet till sig framstående studenter som kom att spridas över många botaniska fält från växtfysiologi till skogsforskning. Viktigt för framtiden blev den vida större metodiska stringens, som förespråkades i synnerhet av Thore C. E. Fries (se sid. 37) och G. Einar Du Rietz (figur 15), fastän deras forskningsinriktningar skilde sig åt. Båda hävdade dock en induktiv metod, där observationer i fält av arternas förekomst och fördelning var det primära. Därefter kunde kanske ståndortsfaktorer diskuteras. Båda avvisade de darwinistiska resonemang kring anpassningar som varit viktiga för exempelvis Warming.

Fries fick ett uppdrag att studera renbetesmarker och lockades därigenom till Vetenskapsakademiens nya fältstation i Abisko, där han utvecklade sin *”synekologiska linjetaxering”*, som han praktiskt omsatte i transekter<sup>89</sup> från fjället Njullas topp till Torneträsk. I sin avhandling från 1913 om vegetationen i nordligaste Lappland<sup>90</sup> beskrev han områdets växtsamhällen och förklarade från sina nya utgångspunkter fjällens vegetationsfördelning och vegetationsförändringar under det postglaciala skedet. En viktig skiljelinje mot den rådande uppfattningen var att han betraktade växtsamhällena som objektiva fakta och inte som forskarens konstruktioner.

89 Ett tänkt, i regel rakt band eller linje genom terrängen för analys av vegetationen vid bestämda punkter.

90 Fries, T. C. E. 1913. *Botanische Untersuchungen im nördlichsten Schweden; ein Beitrag zur Kenntnis der alpinen und subalpinen Vegetation in Torne Lappmark*. Uppsala.



Figur 15. G. Einar Du Rietz (1895–1967) var jämte Thore Fries nog den mest tongivande vid Rutger Sernanders seminarium i Uppsala. Sedan han 1931 efterträtt sin svärfar drev han under trettio år institutionen energiskt vidare och såg en lång rad elever disputerar. Han var internationellt mycket välkänd, men också stridbar, såväl i sin vetenskap som i sakkunnigärenden för professurer och dylikt.

Hans avhandling fick stort inflytande över den fortsatta utforskningen av fjällens vegetation men inspirerade också på ett mer allmänt plan den unga generationen, också de som med tiden blev forskare av diametralt motsatt inriktning, såsom Du Rietz och Lundegårdh (se sid. 44).

Du Rietz var ännu mer teoretiskt lagd, något som är särskilt tydligt i hans avhandling om växtsociologins metodiska grundvalar,<sup>91</sup> vilken han betraktade som fundamentet för en ny disciplin. Samtidigt var Du Rietz en oerhört kompetent fältbotanist, som behärskade de flesta växtgrupper i Norden och som med åren fick betydande kunskap om främmande florer, bland annat Nya Zeelands. Växtsociologin var således ingen skrivbordsprodukt. För Du Rietz var dess enheter, sociationer och associationer, objektivt definierbara utifrån sammansättningen av arter och de måste fastställas utan ringaste sneglande på ekologiska, fysiologiska eller historiska faktorer. Kulturinfluerad vegetation ville denna skola inte befatta sig med, snarare förnekade man så långt möjligt det kulturinflytande som för senare generationers växtgeografer blivit inte bara uppenbart utan viktigt att studera och precisera. Denna renlärliga växtsociologi låg till grund för en rad avhandlingar, mer eller mindre i den rätta lärans anda, från Uppsalaskolan fram

emot 1950-talet, men fick i sin mer dogmatiska form knappast efterföljare på andra håll. Däremot influerade den inte minst genom nödvändiga ställningstaganden växtgeografen både inom och utanför vårt land.

I Mellaneuropa, särskilt i de tyskspråkiga länderna, hade parallellt en annan växtsociologisk skola vuxit fram med annan terminologi och med ändelser som *-etum* och *-ion* på de vetenskapliga växtnamnen som *signum*. Den vann blott i begränsad utsträckning insteg i Norden, och i en avvikande form präglad av Du Rietz. Diskussionerna mellan mellaneuropéerna och uppsaliensarna var tidvis animerad, men bilades enligt Du Rietz själv tämligen dramatiskt vid internationella botanikkongressen i Amsterdam 1935. Trots allt fortlever den mellaneuropeiska varianten, inte minst för att dess systematik och terminologi för växtsamhällen återfinns i många florer. Den inkluderar även kulturskapad vegetation. Uppsalaskolans modell tillämpas knappast längre, men har naturligtvis starkt medverkat till den syn vi har på vegetationens mönster.

### Myrforskning

En vegetationstyp som lämpade sig väl för växtsociologin var myrarna. Också myrforskningen har Sernander som pionjär – han studerade deras recenta vegetationsmönster när han grävde

<sup>91</sup> Du Rietz, G. E. 1921. *Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie*. Wien.

efter makrofossil (se sid. 21). I Uppsalaskolans krets var det flera som beskrev myrar och även försökte tolka deras utveckling och mönstren av tuvor och höljor. Bland de tidiga var Hugo Osvald (1892–1970) på Komosse i Småland, Gunnar Booberg (1892–1944) i Jämtland och Elias Melin (1889–1979) i Västerbotten, vilken med tiden vann världsberömmelse genom sin mykorrhizaforskning (se sid. 47). Myrforskningen blev en livskraftig gren, som kom att bedrivas också på flera håll utanför Uppsala. I denna stad var i nästa generation Hugo Sjörs (f. 1915), Du Rietz' efterträdare, den främste, med arbeten som inleddes med bergslagsmyrarna.<sup>92</sup> Växtsociologins enheter är här ännu framträdande, men fokus ligger också på gränsdragning i stort i svensk vegetation.

Utgångspunkten för denna digra myravhandling var just myrarnas struktur i övergångsområdet mellan norrländsk och sydsvensk natur, vid den "limes norrlandicus" (ännu ett begrepp formulerat av Sernander), som var föremål för en hel del studier vid denna tid. Sjörs har överhuvudtaget arbetat mer än någon annan med de stora gränslinjerna, zoneringarna, i svensk och nordisk vegetation under diskussion med särskilt finländska och norska forskare. I sin lärobok "Nordisk växtgeografi"<sup>93</sup> sammanfattade Sjörs växtgeografien och växtekologin som den uppfattades i Uppsala. Det ska framhållas att också flera av våra vegetationsforskare, alltså inte bara systematikerna, arbetat i olika delar av världen varpå Sjörs är ett gott exempel.

Från 1950-talet bedrevs också en omfattande myrforskning i Lund, framför allt av Nils Malmer (f. 1928) och hans skola i Götalands oligotrofområden.<sup>94</sup> Intresset kretsade nu i stor utsträckning kring torvmarkernas hydrologi, mineralämnen, surhetsgrad och kväveinnehåll, medan växtsociologin är övergiven. Dynamiken i myrarnas utveckling poängteras och omprövas.

92 Sjörs, H. 1948. Myrvegetation i Bergslagen. *Acta Phytogeogr. Suec.* 21.

93 Sjörs, H. 1956. *Nordisk växtgeografi*. Stockholm.

94 Malmer, N. 1962. Studies on mire vegetation in the Archaean area of Southwestern Götaland. *Opera Bot.* 7.

## Abisko

Särskilt långvarig, med ändrad inriktning alltefter vad varje tid krävt, blev forskningen i myrarna i Abiskoområdet vid Torne träsk. Basen och förutsättningen var och är Kungl. Vetenskapsakademiens forskningsstation i Abisko, där den började sin verksamhet 1912.<sup>95</sup> Redan Thore C. E. Fries som var stationens förste vetenskapliga föreståndare hade då studerat myrar och åtskillig annan vegetation i Sveriges nordligaste hörn för sin doktorsavhandling (se sid. 31).

På 1960-talet detaljstuderades av lundaforskare myrmarker i Abiskoregionen, de näringsrika norr om Torne Träsk framför allt av Åke Persson (f. 1925), och de näringsfattiga söder om träsket av Mats Sonesson (f. 1930). Det var arbeten som kombinerade myrarnas struktur och dynamik, hydrologi och mineralförhållanden och som gav en ovärderlig bas för den forskning i Abisko som idag fokuserar på klimatförändringsfrågan. Däremellan, under 1970-talet, sattes vegetationsforskningen vid Abisko in i det världsomspännande IBP-tundraprojektet (inom Internationella biologiska programmet) och sedan dess har Abisko varit en särdeles viktig knutpunkt i ett internationellt ekologiskt nätverk. Den botaniska forskningen i Abisko har alltmer gått i populationsekologisk och ekofysiologisk riktning, med laboratorier i fält för fotosyntesstudier, kolupptagning, påverkan av alla slags omvärldsfaktorer, för närvarande som sagt framför allt inriktad mot "växthuseffekten". Stationens geografiska läge gör den exceptionellt användbar för sådan forskning.

## Öland

Om någon provins ska nämnas som särskilt attraktiv för svensk botanisk forskning är det Öland, kanske vid sidan av Lapplands fjällvärld. Liksom i Abisko har en forskningsstation, den ekologiska i Ölands Skogsby, sedan 1960-talet skapat gynnsamma förutsättningar. Stationen uppfördes från början för de pollinationsekologiska undersökningar som bedrevs av Bertil Kulenberg i Uppsala och makarna Erik och Stina

95 Bernhard, C.-G. 1985. Abisko naturvetenskapliga station. KVA Stockholm.



Figur 16. Henrik Lundegårdh (1888–1969) var stockholmare och elev till Otto Rosenberg, men sadlade om, först till forskning om tropismer, sedan till stridbar ekofysiolog – ”min ekologi är fysiologi” blev hans fältrop. I två decennier var han professor i växtfysiologi vid Lantbrukshögskolan i Uppsala.

Stenhagen i Göteborg och har blivit en bas för mångsidig forskning på Stora Alvaret.

Men långt tidigare hade de forskande botanisterna, inte bara amatörerna, attraherats av denna unika natur. Inte minst kunde växtsociologin där tillämpas under strikta former, som i Nils Albertssons (1919–1956) skrift om Stora Alvaret från 1950.<sup>96</sup> Senare har särskilt alvarets holocena historia och kulturbetingade förändringar stått i fokus, som i Königssons avhandling (se sid. 22) och i ett antal skrifter av Ejvind Rosén (f. 1942)<sup>97</sup> och av Lars Rodenborg (1918–2004).<sup>98</sup> Alla dessa arbeten är en grundval för naturvårdsåtgärderna på Öland. Här bör

också nämnas Sjögrens arbeten om lövskogarnas mossor (se sid. 52).

Men Öland och speciellt alvarmarkerna har också stått i centrum på grund av florans egenart, som lockat inte bara till sammanställning till en av de tidigaste ”moderna” provinsflororna utan till diskussioner om skilda ”element” i Sveriges flora, i båda fallen genom den ölandsfödde botanisten Rikard Sterner (1891–1956). Alvarets för svenska förhållanden rika förekomst av endemiska taxa och av egenartad inomartsvariation har lockat till populationsbiologiska studier av en rad arter – såpört *Gypsophila fastigiata*, klobibbla *Crepis tectorum*, ölandssolvända *Helianthemum oelandicum*, gotlandssolvända *Fumana procumbens*, sandliljor *Anthericum*, strandglim *Silene uniflora*, allt i Lund. Mycket av alvarforskningen till och med 1980-talet finns sammanfattad i en volym utgiven av Erik Sjögren 1988.<sup>99</sup>

### Vegetationsstudier och ekofysiologi

Med den ekofysiologiska forskning som nu bedrivs i Abisko och vid institutioner som länge höll sig till mer eller mindre renodlad växtsociologi eller växtgeografi, är på sätt och vis en cirkel sluten. Från 1920-talet hade ekologin i vårt land polariserats. Du Rietz’ avvisande av kausalanalyser och laboratorieförsök (det var ”naturens egna experiment” det gällde att tolka), en syn han dock ganska snart mildrade, framkallade våldsam debatt från ett motsatt läger med hemvist i Stockholm och med namn som Henrik Lundegårdh (figur 16) och Lars Gunnar Romell (1891–1981). De stod helt främmande för växtsociologin och den deskriptiva ekologin överhuvudtaget och hävdade starkt det experimentella arbetssättet, för vilket Lundegårdh upprättade ett laboratorium på Hallands Väderö. Han hade då redan fått erkännande ute i Europa, bland annat genom sin lärobok ”Klima und Boden”.<sup>100</sup> Här redan nämnda forskare som Göte Turesson och Elias Melin tog starka

96 Albertson, N. 1950. Das grosse südliche Alvar der Insel Öland. Eine pflanzensoziologische Übersicht. *Svensk Bot. Tidskr.* 44: 269–331.

97 Rosén, E. 1982. Vegetative development and sheep grazing in limestone grasslands of South Öland. *Acta Phytogeogr. Suec.* 72.

98 Rodenborg, L. 1976. Bodennutzung, Pflanzenwelt und ihre Veränderungen in einem alten Weidegebiet auf Mittel-Öland. *Växtekol. Stud.* 7.

99 Sjögren, E. (red.) 1988. Plant cover on the limestone Alvar of Öland. Ecology – sociology – taxonomy. *Acta Phytogeogr. Suec.* 76.

100 Lundegårdh, H. 1925. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenlebens. Jena.

intryck av Lundegårdh, men de bröt sig snart helt självständiga banor.

Romell såg också naturen som sitt experimentalfält, men i en helt annan mening än Du Rietz. Han arbetade experimentellt i naturen och studerade i sin avhandling<sup>101</sup> särskilt gasutbytet i marken och dess roll för växterna. Romell är den förste i vårt land som hävdade en renodlad ekologi, som varken var en del av växtfysiologi eller växtgeografi. Motsättningarna mellan denna relativt lösa stockholmskola och den mer sammansvetsade uppsalaskolan var häftigt polemiska och kulminerade åren 1932–1934. Striden avgjordes knappast på det direkt vetenskapliga planet utan indirekt genom de professorställsättningar som ägde rum vid den tiden. Där segrade uppsalaskolan medan stockholmskolans centralgestalter, Lundegårdh och Romell, länge kom att inta lägre positioner. Romell flyttade ganska snart för en tid till USA.

Allt detta fick stor betydelse för flera decenniers inriktning av svensk ekologisk botanik. Det dröjde till 1960-talet innan den kausalt och experimentellt inriktade växtekologin kom igång på allvar i landet, trots att solitärer fanns, till exempel Gottfrid Stålfelt (1891–1968), professor vid Stockholms högskola, som arbetat på Lundegårdhs fältstation och skrev en imponerande men föga uppmärksammas lärobok över växtekologi i hans och stockholmskolans mening.<sup>102</sup>

Det har framhållits att de båda skolorna i mycket är exponenter för en djupare skiljelinje i det svenska samhället. Uppsalaskolan representerade ett akademiskt konservativt ideal, förankrat vid ett traditionstyngt universitet och räknade delvis gamla lärdomssläkters företrädare i sina led. Stockholmskolans forskare var ofta politiskt radikala, stammade ur enklare förhållanden och arbetade vid unga institut i Stockholm.

En annan viktig gren av växtgeografin/ekologin är skogsforskningen. Sernander intresserade sig också för denna, som framgick av debatten om granens invandring till Skandinavien (se

sid. 21). Men också om skogarna uppstod häftig debatt, projicerad på den 1910 upptäckta Fiby "urskog" nära Uppsala, där Sernanders uppfattning om ursprunglighet bröts mot skogsforskaren Henrik Hesselmanns (1874–1943) syn på skogen som en kulturprodukt, först i sen tid sammanvuxen till urskogsliknande skog. Hesselmann vid skogsförsökstansten stod permanent i opposition till uppsalaskolan men ganska nära Lundegårdh med sin forskning om humushalter, föryngring och andra dynamiska aspekter på skogens biologi. Växtbiologin i Uppsala hade dock genom Axel Lundström från början varit skogligt inriktad, en tradition som Sernander upprätthöll och förde vidare.

Bland efterföljare i Uppsala kan särskilt nämnas Carl Malmström (1891–1971), Bertil Lindquist (1904–1963) och Tore Arnborg (f. 1912), som alla hörde till dem som avvek från den rätttroga uppsalaskolan. Malmström började som myrforskare<sup>103</sup> men studerade senare bland annat de halländska skogarnas historia och utveckling.<sup>104</sup> Lindquist skrev ett stort biologiskt inriktat arbete om våra bokskogar<sup>105</sup> och Arnborg en monografi om Granberget i Lappland men är framför allt känd för det flitigt nyttjade "nordsvenska skogstypsschemat". Skogsforskningen har annars till största delen legat vid sin egen högskola och speciella institut, dit för övrigt Malmström, Lindquist, Arnborg och andra skogsinriktade växtbiologer kom att knytas, men som inte behandlas här. Den "akademiska" skogsforskningen tog tidigt en väg mot historik och bevarandefrågor, särskilt tydligt i Lindquists stora arbete om nationalparken Dalby Söderskog utanför Lund,<sup>106</sup> som följts av många men sällan så omfattande skrifter med likartad problematik (jfr också Waldheim sid. 52).

<sup>103</sup> Malmström, C. 1923. Degerö Stormyr; en botanisk, hydrologisk och utvecklingshistorisk undersökning över ett nordsvenskt myrkomplex. Medd. fr. statens skogsförsöksanstalt 20: 1–206.

<sup>104</sup> Malmström, C. 1939. Hallands skogar under de senaste 300 åren. Medd. fr. statens skogsförsöksanstalt 31: 171–300.

<sup>105</sup> Lindquist, B. 1931. Den skandinaviska bokskogens biologi. Stockholm.

<sup>106</sup> Lindquist, B. 1938. Dalby Söderskog. En skånsk lövskog i forntid och nutid. Acta Phytogeogr. Suec. 10.

<sup>101</sup> Romell, L.-G. 1922. Luftväxlingen i marken som ekologisk faktor. Stockholm.

<sup>102</sup> Stålfelt, G. 1960. Växtekologi. Stockholm.

Med studier som Lindquists om Dalby Söderskog började vegetationen i kulturlandskapet och landskapsförändringarna så sakteliga komma i fokus för att på 1980-talet expandera och nära nog dominera med allt starkare anknytning till naturvårdsfrågorna. Detta stora forskningsfält kan inte tas upp här, utan bara några pionjärarbeten. Till sådana kan räknas den avhandling som den verkliga disidenten från uppsalaskolan, Bengt Pettersson (1915–2002), skrev om Gotlands vegetation. Här saknas formell metodik, såväl sociologi som experiment, men genom mängder av observationer betonas dynamiken i vegetationen, vare sig betingad av människan eller ej, i motsats till konstansen i vissa speciella biotoper. Tankegångarna hos Pettersson fick stor betydelse men några direkta efterföljare fick han inte, inte ens i Umeå där han blev första innehavare av det nya universitetets professur i växtekologi.

Dock kan man redan före Pettersson peka på några som gick sina egna vägar. Erik Julin (se sid. 25) studerade mark och vegetation i en östgötsk löväng<sup>107</sup> och Erik Almquist (1892–1974) sammanfattade hela Upplands vegetation och flora i sin avhandling.<sup>108</sup> Karakteristiskt nog värderades dessa två digra arbeten inte speciellt högt beroende på ämnesval och, som man ansåg, bristande stringens, men i varje fall Almquists verk är nog idag en av de allra mest konsulterade avhandlingarna från "Växtbio".

En annan pionjär ifråga om kulturlandskapets vegetation var stockholmsbotanisten Måns Ryberg (1910–1986), från början morfolog, men som under sin professorstid vid Bergianska Stiftelsen framför allt ägnade sig åt den sörmländska lövskogsvegetationen. I Stockholm fick denna forskning livaktig efterföljd i i denna dag med Ove Erikssons (f. 1956) och hans forskargrups studier över dynamik i skog och kulturlandskap baserade i Södermanland.

Växtekologin växte som framgått fram också oberoende av den dominerande uppsalaskolan,

107 Julin, E. 1948. Vessers udde. Mark och vegetation i en igenväxande löväng vid Bjärka-Säby. Acta Phytogeogr. Suec. 23.

108 Almquist, E. 1929. Upplands vegetation och flora. Acta Phytogeogr. Suec. 1.

ur vilken, som också sagts, inte så få bröt upp och slog in på nya vägar. Helt fri från uppsalaskolan var förstas Stålfelt och stockholmarna efter honom, bland vilka också bör nämnas Carl-Olof Tamm (f. 1919), professor vid skogsforskningsinstitutet med autekologisk och ekofysiologisk grundforskning på sitt program. Också han har haft stort inflytande över den nyss nämnda växtekologi som nu bedrivs i Stockholm. Likaså fristående är den växtekologi som Malmer byggde upp i Lund (se sid. 43) och som med tiden fick en avläggare i Göteborg.

Vad som inte kunnat framgå genom de enstaka namn som presenterats är att den botaniska forskning som kan rymmas under beteckningen växtekologi idag är oerhört mycket mer omfattande än den vi kan kalla systematik eller morfologi, medan förhållandena under seklets första decennier givetvis var det motsatta. Å andra sidan har nog större delar av växtekologin varit nationellt fokuserad. Internationalisering präglar emellertid de senare årtiondena, i Uppsala speciellt sedan nederländaren Eddy van der Maarel (f. 1934) tillträdde professuren där. Dels har forskning bedrivits utomlands i samarbete med andra länder, till exempel Mexiko, dels har flera utländska forskare disputerat på avhandlingar som analyserat svensk vegetation, exempelvis den klassiska Uppsala Kungsäng, ett av Sernanders favoritobjekt.<sup>109</sup>

Vid "Växtbio" i Uppsala har man vid eller i nära anslutning till de tre senaste skiftena på professuren underkastat sig den stora och av en talrik krets botanister välkomnade mödan att hylla den avgångne med en omfångsrik skrift. Var och en av dessa skrifter ger en förnämlig överblick av svensk växtgeografi och vegetation, problem och forskningsläge med 15–20 års mellanrum, 1965 (till G. Einar Du Rietz), 1980 (till Hugo Sjörs) och 1999 (till Eddy van der Maarel).<sup>110</sup> Inte blott uppsalaforskare utan hela

109 Liqueur, Zhan 1983. Vegetation ecology and population biology of *Fritillaria meleagris* L. at the Kungsängen Natural Reserve, eastern Sweden. Acta phytogeogr. Suec. 73; Sernander, R. & Sandberg, G. 1948. Uppsala Kungsäng. Uppsala.

110 The plant cover of Sweden. A study dedicated to G. Einar Du Rietz on his 70th birthday by his pupils 1965.

landets expertis kommer till tals och man får en utmärkt bild av forskningen på detta fält vid varje tidpunkt. Någon motsvarighet finns inte för något annat botaniskt forskningsområde i vårt land. Jag hänvisar hellre till dessa volymer än att här ge några med nödvändighet skeva stickprov.

Sett i ett internationellt sammanhang kan man hävda att den tidigare motsättningen mellan uppsalaskolan och ekofysiologerna i mycket återspeglar striden mellan de växtekologiska auktoriteterna Frederic Clements (1874–1945) och Arthur Tansley (1871–1955), även om de nog sällan direkt återopades i diskussionerna. Amerikanen Clements hävdade växtsamhällenas karaktär av ett slags högre ordning av organismer med lagbunden succession till klimaxstadier och utsatta för destruktiv inverkan av kulturen. Engelsmannen Tansley såg däremot framför allt till de enskilda organismerna och växtsamhällena som mer löst och föga lagbundet sammansatta, samt att kulturinflytandet i princip knappast skiljer sig från andra typer av påverkan, även om det kan vara mer djupgående. Dessa diskussioner är alltså aktuella.<sup>111</sup>

### Mykologi<sup>112</sup>

Elias Fries' *Systema mycologicum*, utkommet 1820–1832, är motvarigheten för svamparna till Linnés *Species plantarum*, och har blivit en startpunkt för den mykologiska nomenklaturen. Sedan Elias Fries har en mykologisk forsknings-tradition fortlevat i Sverige, särskilt vid Uppsala universitet. De marklevande, vanligen köttiga storsvamparna, som var Fries' särskilda specialitet, togs först upp Lars Romell (1854–1927, far till ovannämnde Lars Gunnar Romell). Våldiga insamlingar av storsvampar, nu på Riksmuseet, gjordes under decennierna kring förra

sekelskiftet både av de marklevande och av vedsvamparna, men mycket litet av detta fann sin väg till publikationer. Romell var landets främsta auktoritet vad gäller storsvampar. Den viktigaste insatsen för dessa gjorde sedan dennes elev Seth Lundell (1892–1966), amatör som blev professionell och erhöll personlig intendenttjänst i Uppsala. Under flera årtionden utgav han tillsammans med J. A. Nannfeldt (se sid. 48) ett exsiccata<sup>113</sup> med oöverträffade preparationer av storsvampar, vilket i tio exemplar fördelades på ett antal ledande museer i Europa och Nordamerika. Ett syfte med detta exsiccata var att kritiskt bedöma vilka arter Elias Fries avsett med sina namn. Exsiccata utges fortfarande.

I senare tid har intresset för storsvamparna särskilt odlats av framstående amatörer, som bland annat ägnar spindelskivlingarna forskning vid frontlinjen. Intresset har stimulerats av moderna, professionella fälthandböcker, främst Svengunnar Rymans (f. 1946) handbok.<sup>114</sup>

En av de verkligt banbrytande forskningsinsatserna för storsvamparna gjordes inom ett helt annat område, på gränsen mellan ekologi och fysiologi, nämligen klarläggandet av mykorrhizan. Elias Melin (se sid. 43), från 1930 professor i växtfysiologi i Uppsala, gick från att vara myrforskare, över problemen med beskogning av utdikade myrar till att utröna mykorrhizans fundamentala roll för skogsträden och för skogssvamparna, en upptäckt i världsklass.

Elias Fries' son Thore M. Fries (se sid. 50, huvudsakligen lichenolog) hade åtskilliga elever inom den egentliga mykologin, av vilka flera gjorde viktiga insatser under det tidiga 1900-talet. A. Gottfrid Eliasson (1860–1933), lektor i Vänersborg, utredde mikromyceter och häskvastsvampar och skrev en ovärderlig katalog över Uppsala-herbariets svampar. Andra av hans elever var de skarpsynta och mångkunniga Tycho Vestergren (1875–1930) och Gustaf

Acta Phytogeogr. Suec. 50; Studies in plant ecology dedicated to Hugo Sjörs. E. Sjögren (red.) 1980. Acta Phytogeogr. Suec. 68; Swedish plant geography – dedicated to Eddy van der Maarel on his 65th birthday. H. Rydin, P. Snoeijis & M. Diekmann (red.) 1999. Acta Phytogeogr. Suec. 84.

111 En utmärkt sammanfattning av de två ekologernas synsätt ges av Uddenberg i Idéer om livet, vol. I: 280–283.

112 En översikt av mykologin i Sverige med tonvikt på floristik är Nannfeldt. J. A. 1959. *The mycofloristical exploration of Scandinavia, especially Sweden*. Friesia 6: 167–213.

113 Herbarieexemplar som läggs upp i ett bestämt antal exemplar (ofta 10–20) av samma insamling, för att distribueras till museer och tjäna som likformigt referensmaterial. Antalet arter i ett exsiccata kan vara hundratals eller t.o.m. flera tusen.

114 Rymann, S. & Holmåsén, I. 1984. *Svampar. En fälthandbok*. Stockholm.



Figur 17. John Axel Nannfeldt (1904–1985) var professor i systematisk botanik i Uppsala i trettio år från 1939. Han var i första hand mykolog med askomyceterna som sitt främsta område, men gjorde framstående insatser inom problematiska skandinaviska kärlväxtgrupper, ofta med koppling till frågan om deras istidsöverlevnad i våra fjäll. Nannfeldt var en framträdande gestalt vid sitt universitet och under många år dess prorektor.

Lagerheim (1860–1926), båda med tiden i Stockholm.

Mikromyceter, inte minst imperfekter, respektive parasitsvampar av det mest fördolda slag var deras mykologiska huvudintressen. Vestergren, som även utgav ett stort mikromycet-exsiccata, var annars en av våra mest framstående kärlväxtkännare och Lagerheim ej minst fykolog. Främst bland Th. M. Fries' elever får nog ändå sättas den man som blev hans efterträdare, Oscar Juel (se sid. 25) som gjorde framstående insatser också inom många svampgrupper. Han klarlade bland annat värdväxlingen hos vissa parasitsvampar och undersökte kärndelningen i basidier.

De större vedsvamparna, tickor, skinn m.m., fann också sin väg till Uppsala-exsiccata men

togs på 1940-talet upp till taxonomiskt studium av John Eriksson (1921–1995), elev till Lundell och Nannfeldt, som publicerade flera digra arbeten om dessa svampar, bland annat om deras rika förekomster i Muddus nationalpark. Sedan Eriksson år 1960 flyttat till Göteborg startade han där livaktig forskning och utgivningen av en vetenskaplig flora över skinnsvampar m.m.,<sup>115</sup> i samarbete med mykologer i Oslo och som nu är avslutad.

En speciell livsform utgör de mer eller mindre hypogeiska (underjordiska) svamparna. De grupper som helt eller delvis innehåller hypogéer har till stor del behandlats separat i vår litteratur. I början av seklet sammanfattade Thore M. Fries (se sid. 50)<sup>116</sup> och hans son Thore C. E. Fries (se sid. 37)<sup>117</sup> kunskapen om dessa i vårt land. Under senare decennier har Lars E. Kers (f. 1931) systematiskt eftersökt hypogéer, särskilt i Sydsverige och på Gotland och i hög grad berikat kunskapen om denna svårfunna flora.

För askomyceterna hade redan Elias Fries hyst stort intresse. Spridda studier och omfattande insamlingar, åtminstone av vissa grupper gjordes under årtiondena därefter. En grupp, de så kallade inoperkulata diskomyceterna, ägnades en taxonomisk–morfologisk avhandling utan motstycke i svensk mykologi, John Axel Nannfeldts (figur 17) doktorsavhandling av år 1932, internationellt banbrytande genom den systematik som där lanserades.<sup>118</sup> Nannfeldt ägnade sin fortsatta forskning åt både disko- och pyrenomyceter, åt exobasidiacéer och sotsvampar, förutom en rad kärlväxtsläkten (se sid. 25, 31). Han besatt bredd och djup i sin forskning utan jämförelse bland svenska botanister efter hans tid. Sedan Nannfeldt 1939 blivit professor i Uppsala kom en rad avhandlingar att ägnas både saprofytiska och parasitiska askomyceter.

115 Eriksson, J. m.fl. 1973–1989. The Corticiaceae of North Europe. Fungiflora, Oslo.

116 Fries, Th. M. 1909. Skandinaviens tryfflar och tryffel-liknande svampar. Svensk Bot. Tidskr. 3: 223–300.

117 Fries, Th. C. E. 1921. Sveriges gastromyceter. Arkiv f. botanik 17(9).

118 Nannfeldt, J. A. 1932. Studien über die Morphologie und Systematik der nicht-lichenisierten inoperculaten Discomyceten. Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal. Ser. IV, 8(2).

Till de förra hör bland andra Lennart Holms (f. 1921) om pleosporacéer,<sup>119</sup> Nils Lundqvists (f. 1931) om koprofila sordariacéer<sup>120</sup> och Ove Erikssons (f. 1935) om gräslevande pyrenomy-ceter.<sup>121</sup> Dessa tre har alla fortsatt sin forskning i Uppsala, Stockholm, respektive Umeå. Där arbetar Eriksson med en omfattande katalog över askomyceter.<sup>122</sup>

De parasitiska småsvamparna, i grupperna askomyceter och Fungi imperfecti<sup>123</sup> är ju av särskilt intresse för växtpatologin på grund av de farsoter för människans grödor som många av dem utgör. Mot den bakgrunden kom studiet av dem igång med intensitet redan i slutet av 1800-talet, framför allt genom Jakob Eriksson (1848–1931), föreståndare vid Lantbruksakademiens experimentalfält, som bland rostsChamparna urskilde mängder av snävt värdväxtspecifika fysiologiska raser och vann efterföljd i både vårt eget land och ute i världen.

Rostsvampforskare var också Ernst Henning (1857–1929), Erikssons efterträdare, som börjat sin mykologiska bana i fjällen med studier över storsvampars förekomst i olika växtsamhällen, ett nytt grepp. Parasitsvampforskningen låg länge naturligt nog på jord- och skogsbrukets institutioner, men togs från 1940-talet upp på Nannfeldts institution i Uppsala och då med taxonomi och utbredning som det centrala. Taxa skulle definieras morfologiskt, inte fysiologiskt. Man ville göra ett slags kritisk kartläggning av utbredning och värdväxtval i landet. Avhandlingar av detta slag kom att handla om sotsvampar,<sup>124</sup> mjöldaggsvampar,<sup>125</sup> peronospo-

racéer<sup>126</sup> och exobasidiacéer,<sup>127</sup> eller om askomyceter på en bestämd grupp värdväxter.<sup>128</sup> I senare tid har interaktionen mellan växter och deras naturliga fiender studerats av Lars Ericson (f. 1945) i Umeå och hans forskargrupp och i denna forskning spelar parasitsvamparna jämte herbivorerna en huvudroll.

Till mykologin har av hävd räknats studiet av myxomyceterna (slemsvamparna) även om de taxonomiskt inte har med någon svampgrupp att göra. För dessa i hög grad kosmopolitiska arter sammanfattade Robert Fries (se sid. 37) redan 1912 läget för Sveriges del.<sup>129</sup> Under de senare decennierna tid har Uno Eliasson (f. 1939) i Göteborg ägnat dessa organismer ett omfattande studium.

## Lichenologi

Lavarna betraktas ju numera som licheniserade svampar, symbiontiska organismer av svamp och alg som uppkommit inom en rad utvecklingslinjer bland askomyceterna. Historiskt sett har de dock betraktats som en egen organismgrupp, som till största delen utforskats av egna specialister. I den nordiska floran är ju lavarna ett iögonenfallande inslag i jämförelse med till exempel stora delar Centraleuropa och Brittiska öarna och det är knappast förvånande att lichenologin länge intagit en internationellt framskjuten ställning i vårt land. Traditionen är också lång och börjar med den siste Linnélärjungen Erik Acharius (1757–1819), som skrev en rad grundläggande lichenologiska arbeten, främst *Lichenographia universalis* från 1810 och *Synopsis methodica lichenum* från 1814. Också Elias Fries gjorde viktiga insatser på lavarnas

119 Holm, L. 1957. Études taxonomiques sur les Pléosporacées. *Symb. bot. Upsal.* 14(3).

120 Lundqvist, N. 1972. Nordic Sordariaceae s. lat. *Symb. bot. Upsal.* 20(1).

121 Eriksson, O. 1967. The graminicolous pyrenomyces from Fennoscandia. *Arkiv f. bot.* 6: 339–466.

122 Eriksson, O. 1981. The families of bitunicate ascomycetes. *Opera Bot.* 60; 1992. The non-lichenised pyrenomyces of Sweden. *Lund.*

123 Sammelbeteckning på svampar utan känd könlig fortplantning.

124 Lindeberg, B. 1959. Ustilaginales of Sweden. *Symb. bot. Upsal.* 16(2).

125 Junell (Jonsell), L. 1968. Erysiphaceae of Sweden. *Symb. bot. Upsal.* 19(1).

126 Gustafsson, A. 1959. Studies on Nordic Peronosporas, I–II. *Opera Bot.* 3: 1, 2.

127 Sundström, K.-R. 1964. Studies in the physiology, morphology and serology of *Exobasidium*. *Symb. bot. upsal.* 18(3); Nannfeldt, J.-A. 1981. *Exobasidium*, a taxonomic reassessment applied to the European species. *Symb. bot. Upsal.* 23(2).

128 Eriksson, B. 1970. On Ascomycetes on Diapensiales and Ericales. I. Dicomycetes. *Symb. bot. upsal.* 19(4); Holm, K. & L. 1977. Nordic junipericolous ascomycetes. *Symb. bot. Upsal.* 21(3).

129 Fries R. E. 1912. Den svenska myxomycetfloran. *Svensk Bot. Tidskr.* 6: 721–802.

område, främst genom sin *Lichenographia europaea reformata* av 1831.

Vid inledningen till den period som vi här skall överblicka står Thore M. Fries (1832–1913) i Uppsala, son till Elias Fries, som vårt lands främste lavkännare med en mängd studier inte bara från Skandinavien utan även från arktiska trakter, efter resor till Spetsbergen, Björnön och Grönland. Rutger Sernander hyste bland alla sina intressen också lavarna, som han framför allt behandlade ur biologisk synvinkel, däremot inte taxonomiskt, ett intresse som kom att delas av hans dotter Greta Sernander-Du Rietz (1897–1981)<sup>130</sup> och hans svärson G. E. Du Rietz (se sid. 41), som vetenskapligt hade en bredd som nästan nådde upp till Sernanders. Du Rietz gjorde omfattande insamlingar både i vårt land och på Nya Zeeland, som till vissa delar ännu är obearbetade.

Vid sidan av de akademiska institutionerna gjordes en stor insats för lavforskningen av Adolf Hugo Magnusson (1885–1964), seminarielärare i Göteborg, som framför allt samlade och beskrev skorplavlar men också författade en länge mycket använd flora över busk- och bladlavlar.<sup>131</sup> Magnussons ytterst värdefulla samlingar och bibliotek finns nu i Evolutionsmuseet vid Uppsala universitet.

Sernander, Du Rietz och inte minst Magnusson inspirerade Gunnar Degelius (1903–1993) att ägna sig åt lavarna. Vid "Växtbio" i Uppsala lade han 1935 fram sin växtgeografiskt inriktade avhandling om det oceaniska elementet i Skandinavien lavflora,<sup>132</sup> men blev med tiden alltmer taxonom, såsom i de digra monografierna om släktet *Collema*. I sin generation var nog Degelius den främste bland svenska lichenologer. Vid Växtbio utgavs ännu ett par växtgeografiska lavavhandlingar i Degelius' efterföljd.<sup>133</sup> Den

dokumentation av en rad lavarters utbredning för cirka 80 år sedan som finns i alla dessa arbeten är av oskattbart värde för bedömning av den nu i stor utsträckning starkt reducerade lavfloran.

Degelius var också den som introducerade lichenologin för Rolf Santesson (f. 1917), jämte sydamerikafararen Gustaf Malme (se sid. 37), som också var lichenolog. Santesson gjorde i början av 1940-talet en mångårig resa i Sydamerika, där han fick upp ögonen för de lavar som lever på tropiska växters långlivade blad. Detta ledde till en stor avhandling framlagd i Uppsala 1952.<sup>134</sup> Lavforskning med taxonomiska eller biogeografiska förtecken har från Uppsala spritt sig över landet så att den för närvarande bedrivs vid alla våra universitet med växtsystematiska lärostolar.

I Uppsala kan nämnas Roland Moberg (f. 1939), som främst arbetat med Physciaceae och Leif Tibell (f. 1944) som i synnerhet utrett ordningen Caliciales (knappnåslavar) i ett globalt perspektiv.<sup>135</sup> En nordisk lavflora är under utgivning från Uppsala i samarbete med andra nordiska institutioner, vartill kommer en av Santesson sammanställd förteckning över Nordens lavar, nu i sin tredje upplaga.<sup>136</sup>

I Lund hade som nämnts H. Weimarck och T. Norlindh (se sid. 38) ägnat sig åt systematik och växtgeografi i Sydafrika och för lavarnas del utförde Ove Almborn (1914–1992) en studie av likartat slag som resulterade i helt andra mönster, eftersom lavfloran i Sydafrika på intet sätt kan mäta sig med kärlväxtfloran i artrikedom. Andra lavforskare i Lund studerade den svenska floran, bland dem Hans Runemark (se sid. 32) som skrev om skorplavsläktet *Rhizocarpon* i de nordliga fjällen<sup>137</sup> och långt senare Ingvar Kärnefelt (f. 1944) som bland annat studerat *Cetraria* och biogeografiska problem bland lavarna, i synnerhet på södra halvklotet.

130 Jörgensen, P.-M. & Lindblom, L. 2006. Greta Sernander-Du Rietz. Svensk. Bot. Tidskr. 100: 256–260.

131 Magnusson, A. H. 1929. Flora över Skandinavien busk- och bladlavlar. Stockholm.

132 Degelius, G. 1935. Das ozeanische Element der Strauch- und Laubflechtenflora von Skandinavien. Acta Phytogeogr. Suec. 7.

133 Ahlner, S. 1948. Utbredningstyper bland nordiska barrträdslavar. Acta Phytogeogr. suec. 22; Hasselrot, T. 1953. Nordliga lavar i Syd- och Mellansverige. Acta Phytogeogr. Suec. 33.

134 Santesson, R. 1952. *Foliicolous lichens I. A revision of the taxonomy of the obligately foliicolous lichenized fungi*. Symb. bot. Upsal. 12.

135 Tibell, L. 1975. The Caliciales of Boreal North America. Symb. bot. Upsal. 21(2); 1987. Australasian Caliciales. Symb. bot. Upsal. 27(1).

136 Santesson, R. m.fl. 2004. *Lichen forväxlingar i Norden. Lichenicolous fungi of Fennoscandia*. Uppsala.

137 Runemark, H. 1956. *Studies in Rhizocarpon I–II*. Opera Bot. 2 (1, 2).

I Göteborg fick Degelius 1962 ett universitetslektorat och initierade en livaktig lavforskning också i denna stad. Själv skrev han ännu ett stort arbete om *Collema* och elever som Lars Arvidsson (f. 1949) förde lichenologin vidare. Något liknande hände i Stockholm, när Santeson 1973 fick en professur vid Riksmuseet, där också elever i ett par generationer har fortsatt lavforskningen, först Anders Tehler (f. 1947) med forskningar om familjen Roccellaceae.<sup>138</sup>

I Umeå etablerades lichenologin genom Mats Wedin (f. 1963), som dock nyligen flyttat till Riksmuseet. Hans grupp klarlägger framför allt fylogenin hos knappåslavarna och även de tidigare okända fakultativa lavarna, arter som kan ha både licheniserade och icke-licheniserade skepnader.

Också inom lichenologin har gränsdragningen mellan professionella och amatörer som framgått varit svår att dra, vilket i senare tid visas av läkaren Tony Foucards (f. 1936) skorplavflora.<sup>139</sup> Också för lavarna har intresset i hög grad stimulerats av sentida bestämningslitteratur.<sup>140</sup>

In summa måste bland kryptogamgrupperna lavforskningen idag vara den i vårt land starkaste på det taxonomiskt–biogeografiska området.

## Fykologi

Också algernas systematik grundlades i Sverige genom Carl Adolph Agardhs (1785–1859) arbete *Systema algarum* utgivet 1824 i Lund, där Agardh var professor innan han blev biskop i Karlstad. Sonen och efterträdaren Johan Georg Agardh (1813–1901) fortsatte i faderns algologiska spår. Agardharnas efterlämnade algherbarium gjorde Lund till en centralpunkt för den taxonomiska algforskningen i världen. Studiet av sötvattensalgerna togs upp av Einar Naumann (1891–1934) som i Lund först i landet (och nära nog i världen) etablerade ämnet limnologi för den samlade sötvattenforskningen.<sup>141</sup>

138 Theler, A. 1983. The genera *Dirina* and *Roccellina* (Roccellaceae). Opera Bot. 70.

139 Foucard, T. 2001. Svenska skorplavar och svampar som växer på dem, 2:a uppl. Stockholm.

140 Moberg, R. & Holmåsen, I. 1982. Lavar. En fälthandbok. Stockholm.

141 Se Söderqvist, T. The ecologists, sid. 79 ff.

För den marina traditionen i Lund svarade Harald Kylin (1879–1949) och hans elever. Kylin ägnade sig framför allt åt röd- och brunalgers taxonomi, morfologi och generationsväxling. Han blev professor i Lund 1920, men hade börjat sin botaniska bana i Uppsala, som hade en livaktig algforskning alltsedan Frans Kjellman (1846–1907), Vegaexpeditionens botanist.

Ledande marinalgolog i Uppsala under 1900-talet var Nils Svedelius (1873–1955), som disputerade på en avhandling om Östersjöns alger och klarlade mycket av rödalgeras generationsväxling, men också Carl Skottsberg (se sid. 35) inledde där sin forskarbana med avhandlingar om de antarktiska brun- och rödalger som han bragt hem från expeditionen 1901–1903 (se sid. 35). Under sin emeritustid fortsatte Skottsberg att bearbeta alger från antarktisexpeditionen, nu på den marinbotaniska institutionen i Göteborg, där hans elev Tore Levring (1913–1982), också algforskare, var chef.

Också på Du Rietz' "Växtbio" kunde fykologi förekomma. Liksom Svedelius fascinerades Mats Waern (1912–1998) av algfloran i brackvatten och skrev efter tjugo års dykningar en taxonomisk–ekologisk avhandling om havsalgerna i Öregrundsskärgård i norra Uppland,<sup>142</sup> ännu ett exempel på ett arbete som genom sin noggranna dokumentation av ett enormt material blivit mycket värdefullt för jämförelser med dagens situation. Andra avhandlingar kunde gälla mikroalger, såsom kiselager i fjällvatten eller desmidiacéer i smålandsmyrar. För den sistnämnda alggruppen hade redan Einar Teiling (1888–1974), verksam i Stockholm, grundlagt kunskapen för vårt lands del under 1920-talet.

Efter seklets mitt har den marina algforskningen varit mera inriktad på inventeringar och studiet av invaderande arter i samband med övervakning av marina miljöer, medan de limniska planktonalgerna har undersökts i mängder av limnologiska sammanhang, som vi inte ska gå in på här.

En forskare som betytt mycket för svensk planktonalgforskning ska dock nämnas, Hein-

142 Waern, M. 1950. Rocky-shore algae in the Öregrund archipelago. Acta Phytogeogr. Suec. 30.

richs Skuja (1892–1972), lettisk världsauktoritet på sötvattenplankton som 1944 tvingades lämna sitt hemland och fick sin fristad i Uppsala. Han publicerade där flera digra, utsökt illustrerade volymer, om några av våra sjöars plankton-alger.<sup>143</sup> Skuja fick också elever i vårt land, såsom Arnold Nauwerck och Torbjörn Willén (1926–2000), båda taxonomiskt inriktade på planktongruppen chrysophycéer. Också svenska algforskare har arbetat i exotiska trakter, som Kuno Thomasson (1923–2007) i sydamerikanska vatten.<sup>144</sup>

Inom de organismgrupper som av tradition hör till botanisternas angelägenhet har svensk botanisk forskning varit på det hela taget heltäckande, i varje fall så länge det gäller de som är någorlunda påfallande och spelar en roll i vår natur, men ett undantag är de flercelliga sötvattenalgerna, framför allt grönalgerna.

Forskningen om de speciella och ganska artfattiga kransalgerna har dock en tradition i vårt land som utgår från lundaforskaren Otto Nordstedt (1832–1924) och som fortsattes av prästmannen Olof Hasslow (1871–1952), vilken sammanfattade vårt lands kransalg flora i ett länge mycket använt arbete.<sup>145</sup> Därefter uppmärksammades våra kransalger mest i ekofysiologiska studier.<sup>146</sup> I senare tid har Irmgard Blindow (f. 1957), disputerad i Lund, tagit upp den taxonomiskt-floristiska aspekten på svenska kransalger, bland annat med bestämningsnycklar över alla svenska arter<sup>147</sup> och ett stort arbete om Östersjöns kransalger.<sup>148</sup>

## Bryologi

Mossornas systematik har aldrig haft någon framskjuten ställning i Sverige. På bryologins område har vi ingen motsvarighet till Linné, Elias Fries eller C. A. Agardh. Intresset för mossor var dock avsevärt under 1800-talet och många skrev floristiska och växtgeografiska arbeten. Den tendensen har fortsatt under 1900-talet. Liksom ifråga om kärlväxterna har både Abisko och "Växtbio" i Uppsala varit viktiga för mossforskningen. I Torneträskområdet genomförde Olle Mårtensson (1915–1995) en kritisk inventering av hela mossfloran, vilket blev ett standardverk för alpin bryologi.<sup>149</sup> I Uppsala har några avhandlingar utkommit som ingående beskriver och diskuterar bladmossorna i bestämda områden eller biotoper – Edvard von Krusenstjernas (1908–1994) om Uppsalatrakten<sup>150</sup> och Erik Sjögrens (f. 1933) om lövskogar på Öland.<sup>151</sup> I Skåne gjorde Stig Waldheim (1911–1976) bryologiska studier i diverse biotoper.<sup>152</sup>

De stora utförliga mossfloror som utkom vid mitten av århundradet – Elsa Nyholms (1911–2002) om bladmossorna<sup>153</sup> och Sigfrid Arnells (1895–1970) om levermossorna<sup>154</sup> – ledde knapast till ett mer allmänt uppsving för studiet av mossorna, inte ens bland botanisterna av facket. De mycket få svenska taxonomiska avhandlingarna om mossor har lagts fram i Stockholm: Birgitta Bremers (f. 1950) om släktet *Schistidium* och Lars Hedenäs' (f. 1957) om några kärrmoss-släkten.

143 Skuja, H. 1956. *Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton schwedischer Binnengewässer*. Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsal. Ser IV, 16(3); 1964. *Grundzüge der Algenflora und Algenvegetation der Fjeld-gegenenden um Abisko in Schwedisch-Lappland*. Dito 18(3).  
144 Thomasson, K. 1959. Nahuel Huapi. Acta Phytogeogr. succ. 42; 1963. Araucarian lakes. Acta Phytogeogr. Succ. 47.  
145 Hasslow, O. J. 1931. Sveriges characéer. Bot. Not. 1931: 63–136.

146 T.ex. Forsberg, C. 1965. Environmental conditions of Swedish Charophytes. Symb. bot. Upsal. 18(4).

147 Blindow, I. & Krause, W. 1990. Bestämningsnyckel för svenska kransalger. Svensk Bot. Tidskr. 84: 119–160 (en uppdaterad bestämningsnyckel kommer i SBT inom kort).

148 Schubert, H. & Blindow, I. 2003. Charophytes of the Baltic Sea. Ruggel.

149 Mårtensson, O. 1955–1956. Bryophytes of the Torne-träsk area, northern Swedish Lapland I–III. K. Sv. Vet.-Akad. Avh. Naturskyddsärenden 12. Hepaticae. 14. Musci. 15. General part.

150 von Krusenstjerna, E. 1945. Bladmossflora och blad-mossvegetation i Uppsalatrakten. Acta Phytogeogr. Succ. 19.

151 Sjögren, E. 1961. Epiphytische Moosvegetation in Laubwälder der Insel Öland. Acta Phytogeogr. Succ. 44; 1964. Epiphytische und epilithische Moosvegetation in Laubwälder der Insel Öland. Acta Phytogeogr. Succ. 48.

152 Waldheim, S. 1944. Mossvegetationen i Dalby-Söder-skogs nationalpark. K. Sv. Vet.-Akad. Avh. Naturskydds-ärenden 4; 1947. Kleinmoosgesellschaften und Bodenver-hältnisse in Schonen. Lund.

153 Nyholm, E. 1954–69. Illustrated moss Flora of Fennos-candia. II. Musci. Lund.

154 Arnell, S. 1956. Illustrated moss Flora of Fennoscandia. I. Hepaticae. Lund.

Speciell uppmärksamhet har dock vitmossorna *Sphagnum* haft bland myrforskarna, alltsedan Hugo Sjörs' studier i Bergslagen (se sid. 43). Dessa mossor arbetar man med i Uppsala också idag, och likaså i Lund där Nils Cronberg (f. 1961) gjort populationsstudier på *Sphagnum* och sedan på husmossa *Hylocomium*. Först under slutet av 1900-talet har intresset för mossorna tagit fart, då särskilt med deras roll som indikatorer av skyddsvärd skogsmark och med många arters befarade försvinnande för ögonen. Två ekologiska avhandlingar som bör nämnas i detta sammanhang är Lars Söderströms (f. 1954) om mossor på lågor i granskog och Bengt Gunnar Jonssons (f. 1963) som bland annat handlar om hur mossfloran i granskog påverkas av olika faktorer.

Också för mossorna har intresset rent allmänt ökat väsentligt under senare år, bland annat tack vare utmärkt bestämmningslitteratur<sup>155</sup> som lockat många amatörer och föreningar har bildats.

\*\*\*

Mitt i den period jag försökt överblicka arrangerades i Stockholm sommaren 1950 den sjunde internationella botanistkongressen med Carl Skottsberg som president.<sup>156</sup> Den blev av stor betydelse för svensk botanisk forskning, men framför allt internationellt en stor framgång. Där möttes 1500 botanister från 54 länder – med tanke på det ännu svåra världsläget glädjande höga siffror. För första gången efter andra världskriget kunde världens botanister mötas. Gamla band återknöts, nya upprättades. Sverige, intakt efter kriget, hade då naturligtvis särskilda förutsättningar att organisera denna kongress, men fick också i särskild grad skörda frukterna.

Vad som avhandlades ger också en utmärkt översikt av den botaniska vetenskapens läge när halva förra seklet förflutit. De första femtio åren bjöd på oerhörda framsteg inom många områden, men den senare sekelhalvan har ännu mycket mera hänt. En botanist från 1900 hade nog i alla

fall känt sig ganska hemmastadd på kongressen 1950, medan en deltagare därifrån som kunnat ta del av dagens botanik i långa stycken skulle ha känt sig totalt främmande.



- Ett varmt tack riktas till de specialister på olika områden som gett värdefulla kommentarer och tillägg, nämligen Ingvar Backéus, Lars Hedenäs, Lennart Holm, Roland Moberg, Anna Tunlid och Eva Willén. Det slutliga innehållet är dock författaren till alla delar ansvarig för. Oförankadligen råder en viss obalans betingad av författarens botaniska hemvist. Litteraturcitaten skall ses som exempel på viktiga arbeten – många fler kunde med rätta ha tagits med. Porträtten är till största delen hämtade från Bergianska stiftelsens ikonotek.

#### ABSTRACT

Jonsell, B. 2007. Svensk botanisk forskning under 1900-talet. [Botanical research in Sweden in the 20th century.] – Svensk Bot. Tidskr. 101: 19–54. Uppsala. ISSN 0039-646X.

The background for the new research era that started with the 20th century was some major new theories that were introduced at the end of the 19th century: the insight about a glaciation, the influence of Darwinism and of the Mendelian laws. This survey is focused on research on Swedish vegetation and its history, on systematics in all plant groups including fungi and lichens, as well as Swedish research in those fields in foreign countries. Excluded are plant physiology, as well as applied research in agriculture, forestry and nature conservation. Nor are treated disciplines budded off from botany (and zoology), such as genetics, limnology, and pollination biology.

In vegetation history the most important names are Rutger Sernander in Uppsala and Gunnar Andersson in Stockholm who, with diverging opinions, envisaged the postglacial immigration of the flora. In the 1910s, Lennart von Post founded the pollen analysis of mires, which became the main tool for this type of research. Diatom analysis became important with the works of Astrid Cleve-Euler. Taxonomic pollen research was founded by Gunnar Erdtman at his Palynological Laboratory in Stockholm.

Vascular plant systematics was in the early 20th century focusing on variation in details of Linnaean

<sup>155</sup> Hallingbäck, T. & Holmåsén, I. 1982. Mossor. En fält-handbok. Stockholm.

<sup>156</sup> Osvald, H. & Åberg, E. (red.) 1953. *Proceedings of the seventh international botanical congress, Stockholm July 12–20, 1950*. Se särskilt C. Skottsbergs *Presidential address*, sid. 27–32.

species, and the distinguishing of elementary species. The study of apomictic groups played a major role. Embryological studies by Svante Murbeck in Lund on *Alchemilla* and Oscar Juel in Uppsala on *Antennaria* were principally important. Others distinguished microspecies in *Hieracium*, *Taraxacum* and up to the 1960s in the *Ranunculus auricomus* group. The reproductive peculiarities of the *Rosa canina* group were clarified by Gunnar Täckholm and Folke Fagerlind in Stockholm. *Rubus* was a major topic in Lund with Bengt Lidforss as the pioneer and after him Åke Gustafsson.

In Lund, genecology was developed by Göte Turesson, who also conceived the ecotype concept. Institutions in S Sweden were pioneers in crop genetics with Herman Nilsson-Ehle as the leading figure, from whom genetics developed as a discipline of its own. Arne Müntzing, also in Lund, made in 1930 the first synthesis of a Linnaean species, *Galeopsis tetrahit*.

Biogeographical problems, especially whether the Scandinavian mountain flora had survived the latest glaciation *in situ*, stimulated biosystematic research in genera such as *Poa* (J. A. Nannfeldt). In the 1950s to 1970s, biosystematics was undertaken in a substantial number of Swedish genera, and at Lund university a large programme for such research was carried out in Greece.

Sweden had in the 19th century considerable research in the polar areas, which did not continue into the following century but for Carl Skottsberg in the Antarctic 1902–03, focusing on marine algae. Latin America saw a great number of Swedish botanists, taking advantage of the foundation by Anders Fredrik Regnell, which supported research travelling. This still goes on, in particular from Göteborg, where the Flora Ecuador is produced. South Africa was in focus for botanists in Lund from about 1930 (Henning Weimarck, Rolf Dahlgren and many more) and in tropical Africa, Olov Hedberg with his work in the mountains founded an active school that is still vigorous, resulting also in Floras of Ethiopia and Somalia. For the circumpolar areas, Eric Hultén has contributed major chorological works with extensive mapping of species, as well as Floras of Kamtchatka, Alaska and other areas.

Phytogeography has been particularly active at Uppsala university, where Rutger Sernander was the pioneer, followed by G. Einar Du Rietz, who built up a phytosociological school that covered most types of Swedish vegetation. Particularly active was, and still is, research on mires, in which Hugo

Sjörs has played a prominent role. The research station at Abisko in the northernmost mountains is of great importance for vegetation studies. The island of Öland in the Baltic has also attracted many botanical scientists. Ecophysiological research, often in conflict with the Uppsala school, has taken place in Stockholm, while forests, both coniferous and deciduous, were in focus for research in Uppsala, Stockholm and Lund.

Mycology has been an important field in Uppsala since the days of Elias Fries. In the 1930s to 1960s J. A. Nannfeldt led an active group there, especially focusing on ascomycetes. In Göteborg the study on Corticiales resulted from the 1960s in a major Flora. Lichenology has traditionally been strong in Sweden with Thore M. Fries as the leading name in the beginning of our century. Numerous theses were produced over the century with Gunnar Degelius and Rolf Santesson as leading names. Taxonomic bryology has been limited, while many plant geographical studies have been performed. In phycology, the 19th century pioneer was Carl Adolph Agardh, who founded the research on algae in Lund, which since then was for long an important centre for marine algae, and where limnology, thanks to the interest in plankton algae, budded off as an independent discipline in the 1920s.



Bengt Jonsell är professor Bergianus emeritus, och var som sådan föreståndare för Bergianska stiftelsen vid Vetenskapsakademien och Bergianska trädgården i Stockholm. Han har framför allt forskat

om nordiska kärlväxters systematik och om korsblommiga växter i tropiska områden. Linné och hans lärjungar har han ägnat ett stort antal skrifter.

Adress: Konsumvägen 20 B, 756 45 Uppsala  
E-post: [bengt.jonsell@tele2.se](mailto:bengt.jonsell@tele2.se)