



*The Lyden's*

### III

## OVE FRYDENBERG

13. december 1929 — 7. april 1975

Tale i Videnskabernes Selskabs møde den 30. januar 1976

### Af Diter von Wettstein

Efter en aftensejltur på floden Tigris i Bagdad sammen med kolleger og gæster fra den irakiske atomenergikommission afgik Ove Frydenberg ved døden, kun 45 år gammel, som følge af en hjerteinfarkt. Ove Frydenberg var søn af arkitekt Kurt Frydenberg og dennes hustru Ellen. Han opvoksede på Frederiksberg, hvor han blev student fra Frederiksberg Gymnasium i 1948. Han startede med at studere til dyrlæge ved Den kongelige Veterinær- og Landbohøjskole og aflagde året efter 1. del af veterinæreksamen. Det var Mathias Thomsens undervisning i zoologi, som fik ham til at skifte til zoologi- og genetikstudiet ved Københavns Universitet. På dette tidspunkt var Mogens Westergaard i færd med at opbygge det genetiske institut ved det matematisk—naturvidenskabelige fakultet. Westergaard ønskede, at institutet fremmede undervisningen og forskningen i populationsgenetik samt evolutionsteori med anvendelse af moderne biometriske metoder. Dertil kom, at et genetisk institut uden *Drosophila*-laboratorium næppe kunne opfylde sine funktioner. Det var her, Ove Frydenberg fandt sin naturlige økologiske niche. Hans interesse for at systematisere, at aflede enkle sammenhæng af et stort, tilsyneladende uoverskueligt materiale og at fremstille disse resultater i en for næsten enhver forståelig form, var de bedste forudsætninger for, at han kunne udfylde denne niche på en så fremragende måde.

Han studerede statistik hos Georg Rasch samtidig med, at han startede indsamling af bananfluer for at løse den af Mogens Westergaard og Ragnar Spärck stillede prisopgave i zoologi: En redegørelse for de i Danmark forekommende *Drosophila*-arter baseret på nyere genetisk—systematiske principper. Ved hjælp af entusiasme, en cykel og 0,5 tons bananmos organiseret gratis gennem et bananimportfirma indsamlede og sorterede Ove Frydenberg 16.000 bananfluer over hele landet. Fluerne kan indde-

les i 24 arter, af hvilke visse kun kan adskilles ved hjælp af krydsningsforsøg. Arbejdet, for hvilket forfatteren tildeltes Københavns Universitets guldmedalje 1955, gør, at *Drosophila*-slægtens zoogeografi og biosystematik i det danske område er analyseret på samme niveau, som det er udført tidligere af A. H. Sturtevant for de amerikanske *Drosophila*-arter, og i Europa især i Schweiz af Ernst Hadorn og Hans Burla, med hvilke forskere Frydenberg har samarbejdet.

Efter magisterkonferensen rejste Frydenberg til Brasilien for at deltage i det omfattende populationsgenetiske arbejde, som udførtes under ledelse af Theodosius Dobzhansky og C. Pavan over de sydamerikanske *Drosophila*-arter. Det var Dobzhansky, der ved sin bog »Genetics and the origin of species« i trediverne havde vist, hvordan resultaterne af den moderne genetik var i den smukkeste overensstemmelse med Darwins evolutionsteori. Dobzhansky var tillige grundlæggeren af den eksperimentelle populationsgenetik, både når det gælder naturlige og kunstige populationer. Det var derfor med stor forventning, at Ove Frydenberg rejste til samarbejdet med denne forsker. Dobzhanskys ofte intuitive måde at forske på og hans relativt ringe krav til kvaliteten af primærmaterialet og dets bearbejdelse blev en skuffelse for Frydenberg. Han udførte derfor primært taksonomiske og eksperimental-biologiske studier over peruanske *Drosophila*-arter.

Året resulterede dog i en vigtig teoretisk erkendelse, som publiceredes i et lille skrift »On the observation of heterosis in natural populations of *Drosophila*«. Polymorfier for enkelte gener eller hele kromosomafsnit er specielt hyppige i naturlige populationer af *Drosophila*. At polymorfien kan holde sig vedlige i en population, tilskrives gerne et fænomen kaldet krydsningsfrodighed eller heterosis. Dobzhansky og Levene demonstrerede da også for en polymorf population, at der blandt de voksne fluer var flere heterozygoter og færre homozygoter, end man ville forvente på grundlag af Hardy-Weinberg genotype-fordelingen. Dobzhansky og Levene sluttede, at heterozygoterne begunstiges af selektionen, og at der således forelå heterosis. Ove Frydenberg viste ved simple eksempler, at afvigelsen fra Hardy-Weinberg fordelingen også kunne skyldes andre former for selektion, f. eks. en differentiell eliminering af en af homozygoterne. Han fastslog, at et overskud af heterozygoter i en naturlig population er en nødvendig, men ikke tilstrækkelig betingelse for demonstration af heterosis. Demonstrationen forudsætter også, at den oprindelige numeriske sammensætning af populationen med henblik på genfrekvenserne er kendt.

Spørgsmålet om, hvordan polymorfier vedligeholdes i naturlige populationer, forblev den centrale problemstilling i Ove Frydenbergs forskning lige til det allersidste. Han forsøgte at finde ud af, i hvilken udstrækning overdominans var den ansvarlige faktor, og om det var muligt at måle de små selektionskræfter, som måtte være virksomme, hvis polymorfiernes tilstedeværelse skyldes forskelle i de enkelte geners værdi for individet, som det kommer til udtryk i individets overlevelses- og reproduktionsevne eller fitness. Han har selv defineret fitness som gennemsnitsantallet af afkom, som bærere af et gen efterlader, sammenlignet med bærere af det eller de alternative gener, som kan erstatte det betragtede anlæg.

Fra Brasilien tog Ove Frydenberg i 1956–57 som Rockefeller-stipendiat til Madison, Wisconsin. Han gennemgik dér hos Sewall Wright et 2-semester kursur i biometri, populationsgenetik og kvantitativ nedarvning. Her kom Frydenberg i kontakt med en anden stor populationsgenetiker. Med Sewall Wright effekter betegnes de tilfældige begivenheder i evolutionen af populationer og gen-frekvenser, og denne forsker indså først og fyldigst de tilfældige begivenheders betydning. De er mest fremtrædende, når populationen gennemgår et stadium med få individer. Det var også Sewall Wright, der gav populationsgenetiske principper de bedste matematiske formuleringer. Sewall Wrights skarpe logik, kritiske omhu og tilbageholdenhed i fortolkningerne, parret med et venligt og beskedent væsen, gjorde et meget stort indtryk på Ove Frydenberg. Samme år deltog han også i et kursus i evolutionsteori ved Rocky Mountains' Biological Laboratory under en af *Drosophila*-forskningens mestre, A. H. Sturtevant.

I Madison i James F. Crow's laboratorium begyndte han eksperimentel-populationsgenetiske undersøgelser med *Drosophila*, som han fortsatte efter sin hjemkomst til Genetisk Institut ved Københavns Universitet, og som førte til hans disputats fra 1964. Han undersøger, hvordan et letalt gen kan indgå i et balanceret polymorft populationssystem. Det letale gen, som dræber sine homozygotiske bærere på larvestadiet, giver sig i heterozygotisk tilstand til kende ved at forårsage, at dyrenes børster på hoved og forkrop er kraftigt forkortede. Genet blev isoleret fra en enkelt hunflue i en naturlig population fra Wisconsin. Der etableres laboratoriepopulationer med letalgenet, populationer hvor genet forekommer i lav frekvens, andre populationer hvor genet forekommer med høj frekvens, populationer i hvilke genet er tæt koblet til en inversion, som vides at opvise heterosis, når den forekommer i heterozygot tilstand, samt endelig populationer, hvor letalgenet ikke forekommer sammen med specielle inversionskromosomer. Letalgenets frekvens følges ofte over 90 generationer

i populationer med en effektiv størrelse på omkring 500 individer. I visse tilfælde holdes generationerne adskilte, i andre studeres genets opførsel i forsøgsopstillinger, hvor generationerne overlapper. Den eksperimentelle analyse viser, at letalgenet kan opnå en høj frekvens i populationerne og opretholde denne i 15–20 generationer, så længe den er koblet til det overdominante inverterede kromosomsegment. Polymorfien bryder dog hurtigt sammen, når koblingen ophæves gennem overkrydsning, og letalgenet elimineres derefter i løbet af få generationer fra populationen. De kvantitative aspekter af letalgenets opførsel i populationerne prøves herefter med algebraiske modeller, som beregnes i en elektronisk datamaskine. I modellen inkluderes selektionsværdier for enkelte genotyper samt grænseværdier for crossing-over frekvensen mellem letalgenet og inversionen. Der opstilles på dette grundlag en deterministisk model, som tillader at simulere udviklingen af populationer, som er i god overensstemmelse med de observerede. Ved at erstatte den deterministiske model med en semi-stokastisk model, der inkluderer det tilfældige moment, som forekommer i populationer med begrænset individantal, kan simuleringen forfines, og det kan vises, at variationen i nedgangen af letalgenfrekvensen i de forskellige observerede populationer kan forklares på den bedste måde ved at lade datamaskinen vælge tilfældigt blandt genotyperne i hver generation, og derved lege med tidspunktet for optrædelsen af rekombinanter mellem letalgenet og det inverterede kromosomsegment. Arbejdet udgør det første tilfælde af en total analyse af et polymorft system forårsaget af pseudo-overdominans, et fænomen som Frydenberg selv foretrak at betegne som associeret overdominans. Fænomenet viste sig også at være ansvarligt for opnåelse af en forbigående høj frekvens af den synlige mutant »ebony«, når denne introduceredes i kunstige populationer.

Påvisningen af rigtigheden af *et gen - en polypeptidkæde* relationen og den enkle karakterisering af proteiner ved gel-elektroforese muliggjorde genfrekvensbestemmelse i naturlige populationer af snart sagt alle dyregrupper, dvs. også sådanne, som ikke er egnede til eksperimentel-genetiske analyser. Ved hjælp af Hardy-Weinberg fordelingen kan allele gener for enkelte proteiner ofte identificeres uden krydsningsanalyse. Omfattende analyser over polymorfier hos havfisk startedes i samarbejde med Mogens Westergaard, Knud Sick og Jørgen Tønnes Nielsen, og udvidedes senere til at omfatte andre dyregrupper, inklusive mennesket. Medens genfrekvensbestemmelser af proteinpolymorfier viser sig fortrinligt egnede til at klarlægge systematiske enheder i dyregrupper, som frembyder problemer med hensyn til morfologisk klassificering, har de vist sig mere eller

mindre værdiløse for forståelsen af de populationsgenetiske sammenhænge og populationsdynamikken. Mod slutningen af 1960'erne var det overbevisende demonstreret, at genetiske proteinpolymorfier var yderst almindelige hos alle dyrearter. Praktisk talt alle observationer af disse polymorfier udviste den bedste overensstemmelse med de forventede genotypefrekvenser, beregnet efter Hardy-Weinberg formelen under forudsætningen, at alle genotyper havde samme overlevelsesh- og parringschance. Det lykkedes på den anden side ikke direkte og på en overbevisende måde at demonstrere de selektionskræfter, som de fleste populationsgenetikere mener må operere for at vedligeholde disse polymorfier. Dette foranledigede andre genetikere med M. Kimura og T. Ohta i spidsen til at foreslå, at de fleste genpolymorfier er selektivt neutrale og derfor udelukkende vedligeholdes gennem den først af Sewall Wright påviste tilfældige genetiske drift.

I 1967 overtog Ove Frydenberg efter kaldelse professoratet i genetik ved det naturvidenskabelige fakultet ved Århus Universitet og opbyggede dér et genetisk institut med særlig henblik på at løse de genetiske polymorfiers dynamik. Jørgen Tønnes Nielsen, Vibeke Simonsen, Jens Peter Hjorth, Freddy Bugge Christiansen og Jørgen Bundgaard bliver institutets entusiastiske yngre medarbejdere i studiet af naturlige og kunstige populationer. Til at begynde med gøres der en fornyet stor indsats for at klarlægge dynamikken for torskpopulationernes hæmoglobinpolymorfier. Klarhed kan ligeså lidt vindes i dette system som i andre. Som ovenfor omtalt har Frydenberg allerede i 1956 peget på, at afvigelser fra Hardy-Weinberg fordelingen, om de overhovedet kan påvises, er svære at interpretare, når man ikke kender den genotypiske fordeling af forældrene til de analyserede dyr. Herudover viser det sig nu, som påpeget af en lang række populationsgenetikere, at forsøg med at måle selektionen i naturlige eller kunstige populationer ved hjælp af Hardy-Weinberg fordelingen er slået fejl. Rent statistisk er testen ikke særlig diskriminerende, og samtidig måler den overhovedet ikke visse former for selektion, specielt dem der er virksomme ved gametdannelse og parring. Den amerikanske populationsgenetiker Timothy Prout, som i flere omgange har været gæsteprofessor ved Genetisk Institut i Århus og haft et nært samarbejde med populationsgenetikerne der, har udviklet systemer for direkte at måle de forskellige typer af selektioner. I kunstige *Drosophila*-populationer har han først i 1971 vist, at man kan måle disse forskellige selektionskomponenter uafhængigt af hinanden, et resultat som kort efter bekræftedes på en særlig smuk måde af Freddy Bugge Christiansen og Jørgen Bundgaard. I begge tilfælde viste det sig også, at den seksuelle selektion var af stor

betydning. Ove Frydenberg har her i Selskabet berettet om disse undersøgelser med en for ham karakteristisk udtryksmåde: En blond pige blandt et større antal mørkhårede damer vil tiltrække sig mændenes opmærksomhed i betydelig højere grad, end hvis den samme blonde pige befandt sig i et selskab, hvor flertallet af damerne var lyshårede.

I studiet af polymorfier i naturlige populationer vælger Frydenberg nu benfisken *Zoarces viviparus*, ålekvabben. Der er to grunde til dette valg. For det første er ålekvabben levende-fødende, og det tillader at klassificere moder og børns genotype med henblik på proteinpolymorfien. Også vedrørende faderen kan der opnås visse oplysninger, idet hunnerne dog gerne parrer sig med mere end én han. For det andet havde Johannes Schmidt i 1917 og senere på Carlsberg Laboratoriet vist, at denne fiskeart var opspaltet i et betydeligt antal genetisk forskellige populationer, og at genetisk betingede polymorfier for morfologiske egenskaber var særdeles hyppige. En undersøgelse af 24 proteiner, som tilsyneladende kodes af 32 forskellige gener, tyder på, at ca. 1/3 af generne er polymorfe i de to undersøgte populationer. En analyse af en esterase-polymorfi på 46 lokaliteter i Nordsøen, Kattegat, de danske fjorde og bæltter samt Østersøen bekræftede Schmidts resultater om, at arten var opspaltet i et stort antal genetisk forskellige populationer, og at der kan fastslås interessante hyppighedsgradienter for genfrekvenser. Dette meget store materiale, indsamlet på talrige fisketure, udnyttes til et forsøg på at bestemme de selektionskomponenter, som holder disse naturlige polymorfier i ligevægt. I et arbejde af Freddy Bugge Christiansen og Ove Frydenberg fremsættes metoden, hvorefter man kan teste for de forskellige selektionskomponenter, når man har genotypefrekvenserne til rådighed for mulige mor-afkoms-kombinationer. I en smuk og klar matematisk form udledes teststatistikken, efter hvilken man kan bedømme, om der i den undersøgte population forekommer en eller flere af følgende typer for selektion: 1) gamet-selektion hos hunnerne og forskelle i overlevelsesfrekvensen af embryoerne, 2) afvigelser fra et tilfældigt parringsmønster og hun-specifik-selektion af han-gameter, 3) visse hanner parrer sig med større succes, og der forekommer gametisk selektion hos hanner, 4) visse hunner har en større chance for at parre sig, 5) zygotisk selektion med forskelle i overlevelseschancen mellem kønnene og sluttelig 6) zygotisk selektion af genotyper uanset kønnet.

Testmetoden, anvendt på esterase-polymorfier i én ålekvabbepopulation, viser, at zygotisk selektion opererer mellem embryo og det fuld-voksne stadium. Grundet på enten differentiell overlevelse eller differen-

tiel emigrering opstår der et underskud af heterozygoter blandt de fuldvoksne fisk. Ligevægten i populationen kræver, at dette opvejes af en selektionskomponent på hansiden, som kan spores, når man undersøger de forskellige aldersgrupper i populationen separat.

I et af Ove Frydenbergs sidste arbejder sammen med Freddy Bugge Christiansen benyttes den geografiske fordeling af fire af ålekvabbers proteinpolymorfier for at vise, at ihvertfald to af disse ikke kan være selektivt neutrale. Medens genfrekvenserne for to fosfoglucomutase-polymorfier viser sig helt igennem konstant i alle populationer, undersøgt fra de danske farvande, udviser hæmoglobinpolymorfien og den allerede diskuterede esterase-polymorfi en stærk gradient med en meget lav frekvens af det ene allel i Østersøen, som tiltager gradvis, når man bevæger sig mod Kattegat, hvor samme allel opnår en meget betydelig hyppighed. Man kan argumentere, at den graderede og den konstante polymorfi, som forefindes i de samme populationer, ikke samtidig kan forklares ved tilfældig genetisk drift af selektivt neutrale gener, idet populationsdynamikken i modsætning til selektionen berører alle gen-loci og alle alleler på samme måde. Det må have været til stor glæde for Ove Frydenberg, som var en stor beundrer af Darwin, at det lykkedes for ham at fremskaffe et så in-struktivt eksempel på selektionens betydning ved fremkomsten og ved-ligeholdelse af genetiske polymorfier.

Siden 1962 var Ove Frydenberg konsulent ved Afdelingen for Landbrugsforsøg af Atomenergikommisionens forsøgsanlæg på Risø. Et særligt venskab kom til at forbinde ham med afdelingens forstander Jens Sandfær, og i fællesskab har de initieret og inspireret afdelingens forskningsprojekter. Mere direkte har Ove Frydenberg været involveret i at løse spørgsmålet om en eksakt bestemmelse af inducerede mutationsfrekvenser efter bestråling af et multicellulært embryo, som forefindes hos f. eks. bygfrø. Ved hjælp af en relevant matematisk model kan han bevise, at man ved optælling af mutantindivider i  $M_2$  generationer kan eliminere den underestimering i mutationsfrekvensen, som hidrører fra den kimærisme, der er en følge af embryonets multicellulære opbygning. Metoden benyttes til at påvise, at det først dannede skud i en bygplante stammer fra flere initialceller i embryonet, medens det senere dannede kun er repræsenteret ved en enkelt celle i embryonet.

I en serie af arbejder har Ove Frydenberg sammen med Gunnar Nielsen karakteriseret amylase- og esterase-isozymer hos byg og både ved ned-arvningsanalyse og karakterisering af et stort sortiment af europæiske sorter vist, at sådanne biokemiske markører er fortrinligt egnede til at dia-



gnosticere den enkelte bygsort og deres afstamning. Man må håbe, at disse nye markører bruges, men ikke misbruges af frøkontrolorganisationerne.

Ove Frydenbergs væsentlige populationsgenetiske arbejder, som jeg har prøvet at betragte i sammenhæng, er præget af en usædvanlig analytisk skarpsindighed og af en ligeså klar som elegant fremstilling i form og sprog, så at deres læsning er en nydelse. Disse egenskaber var, for at låne Christian Overgaard Niensens ord, forbundet med en varm menneskelighed og en smittende, næsten barok vitalitet. Dette gjorde Ove Frydenberg til en eminent personlighed som universitetslærer, som populariserende foredragsholder, som rådgiver for kollegiale organer i institutioner, råd og kommissioner, men ikke mindst over for venner, studenter og kolleger. Sammen med sin hustru Inger var han en prægtig inspirationskilde for familie og venner. Betydningen af Ove Frydenbergs personlighed for universiteterne i København og Århus er blevet indgående belyst i mindeord af hans venner Christian Overgaard Nielsen, Svend Bundgaard, Niels Ole Kjeldgaard og Bent Christensen. Jeg ønsker derfor gerne, for vurdering af disse sider af hans virke, at henvise til disse nekrologer.

Når akademikere og politikere gennem de senere år med en til ansvarsløshed grænsende optimisme anbefalede nye styringsformer for landets universiteter og højere læreanstalter, følte jeg, at der blandt landets genetikere i Ove Frydenberg fandtes en universitetslærer, som i kraft af sine usædvanlige pædagogiske og demagogiske evner ville klare sig under de nye former som fisken i vandet. Det viste sig, at jeg havde uret. Med sædvanlig humoristisk tone fortalte han, hvordan lærere og studenter ved et af de nye universitetscentre ikke kunne blive enige før nogle få minutter før hans forelæsnings begyndelse, om den måtte afholdes. Efter de første 10 minutter afbrød de ham for at rådføre sig, om nu hans forelæsning var tilstrækkelig god til, at han måtte få lov til at fortsætte. Han sukkede over de vanskeligheder, man ustandselig rendte ind i med det nye system, når man dog ikke ville andet end at udføre sit arbejde på en hæderlig måde. Han indså, at uden en selektion efter kvalitet og kritisk omhu i det faglige arbejde kan en udvikling af den naturvidenskabelige forskning og de danske universiteter ikke finde sted. Når en udadventt populær personlighed som Ove Frydenberg følte sig hæmmet i sin gerning af universiteternes styrelseslove, så ærer man måske hans minde bedst ved hurtigst muligt at smide disse love over bord.

Jeg vil bede selskabets medlemmer om at hædre mindet om populationsgenetikeren Ove Frydenberg.

*Nekrologer over Ove Frydenberg:*

- 1) Mindeord om Ove Frydenberg af professor C. Overgaard Nielsen og professor Svend Bundgaard. Information og debat, Århus Universitet, fredag den 18. april 1975, s. 7.
- 2) Ove Frydenberg af Niels Ole Kjeldgaard, Århus Universitets årsberetning, 1974/75.
- 3) Ove Frydenberg af Bent Christensen. Vidensk. Med. Dansk Naturh. Foren. (1975).

**Publikationer af Ove Frydenberg**

1. Frydenberg, O., 1955: Survey of Danish *Drosophila* species. Dros. Inf. Serv. 29, 119.
2. Frydenberg, O., 1955: On the types of *Drosophila picta* Zett. and *D. spurca* Zett. (Drosophilidae, Dipt.) and a new description of the former. Ent. Medd. Copenhagen) 27, 104–112.
3. Frydenberg, O., 1956: The Danish species of *Drosophila* (Dipt.) *Ibid.* 27, 249–294.
4. Frydenberg, O., 1956: The synonymy, relationship, and distribution of *Drosophila confusa* Stæger 1844 (Dipt.) *Ibid.*, 27, 295–308.
5. Frydenberg, O., 1956: *Drosophila pallidipennis* from Peru. Dros. Inf. Serv. 30, 115.
6. Frydenberg, O., 1956: *Drosophila pallidipennis* from Peru (Diptera, Drosophilidae). Rev. Brasil. Biol. 16, 287–294.
7. Frydenberg, O., 1956: Two new species of *Drosophila* from Peru (Drosophilidae, Diptera). Rev. Brasil. Ent. 6, 57–64.
8. Frydenberg, O., 1956: On the observation of heterosis in natural populations of *Drosophila*. Proceedings from »Terceira Semana de Genética no Brasil«, 25–25.
9. Frydenberg, O., 1957: Equilibrium of a lethal mutant. Dros. Inf. Serv. 31, 120.
10. Frydenberg, O., 1958: The Bennet population cages. Dros. Inf. Serv. 32, 167–168.
11. Frydenberg, O., 1958: Den biologiske evolutionsteori. (The biological theory of evolution). Udviklingsproblemer, Nordisk Sommeruniversitet 1958, 24–34.
12. Frydenberg, O. and Zeuthen, E., 1960: Oxygen uptake and carbon dioxide output related to the mitotic rhythm in the cleaving eggs of *Dendroaster excruciacus* and *Urechis caupo*. C. R. Trav. Carlsberg 31, 423–455.
13. Frydenberg, O. and Sick, K., 1960: Selection of *st* and *cn*. Dros. Inf. Serv. 34, 78–79.

14. Frydenberg, O., Sick, K. and Henningsen, K., 1960: Lack of backmutations in *cn*, *bw*, and *e* loci. *Dros. Inf. Serv.* 34, 78.
15. Frydenberg, O. and Sick, K., 1960: Desemination by cold shocks. *Dros. Inf. Serv.* 34, 79.
16. Frydenberg, O. and Sick, K., 1960: The selection of *st* and *cn* alleles on different genetical backgrounds in *Drosophila melanogaster*. *Hereditas* 46, 601-621.
17. Pedersen, P. O. and Frydenberg, O., 1962: The genetics program in Danish dental education. In *Genetics and Dental Health*, ed. by C. J. Witkop, jun., McGraw Hill Co., pp 275-280.
18. Sick, K., Westergaard, M. and Frydenberg, O., 1962: Haemoglobin pattern and chromosome number of American, European, and Japanese eels [*Anguilla*]. *Nature* 193, 1001-1002.
19. Frydenberg, O., 1962: Estimation of some genetical and vital statistics parameters of Bennett populations of *Drosophila melanogaster*. *Hereditas* 48, 83-104.
20. Frydenberg, O., 1962: Om genetiske skader af ioniserende stråling. (On genetic hasards of ionizing radiation). *Meddelelser fra Sundhedsstyrelsen (Copenhagen)* 116, 861-867.
21. Frydenberg, O. and Sick, K., 1962: The selective value of a cinnabar mutant of *Drosophila melanogaster* in populations homozygous for an unsuppressible vermilion mutant. *Hereditas* 48, 313-323.
22. Tryde, G., Frydenberg, O. and Brill, N., 1962: An assessment of the tactile sensibility in human teeth. An evaluation of a quantitative method. *Acta Odont. Scand.* 20, 233-256.
23. Frydenberg, O., 1962: The modification of polymorphism in some artificial populations of *Drosophila melanogaster*. *Hereditas* 48, 423-441.
24. Frydenberg, O. and Spärck, J. V., 1963: Arv og race hos mennesket. (Hereditiy and human races). Berlingske Forlag, Copenhagen, 160 pp.
25. Frydenberg, O., 1963: Some theoretical aspects of the scoring of mutation frequencies after mutagenic treatment of barley seeds. *Radiation Botany* 3, 135-143.
26. Frydenberg, O., 1963: Population studies of a lethal mutant in *Drosophila melanogaster* I. Behaviour in populations with discrete generations. *Hereditas* 50, 89-116.
27. Sick, K., Frydenberg, O. and Nielsen, J. T., 1963: Haemoglobin patterns of plaice, flounder, and their natural and artificial hybrids. *Nature* 198, 411-412.
28. Frydenberg, O., Doll, H. and Sandfaer, J., 1964: The mutation frequency in different spike categories in barley. *Radiation Botany* 4, 13-25.
29. Frydenberg, O., 1964: Population studies of a lethal mutant in *Drosophila melanogaster* II. Behaviour in populations with overlapping generations. *Hereditas* 51, 31-66.
30. Frydenberg, O., 1964: Long-term instability of an *ebony* polymorphism in artificial populations of *Drosophila melanogaster*. *Ibid.* 51, 198-206.
31. Frydenberg, O. and Sandfaer, J., 1965: The vitality, productivity and radiosensitivity of recurrently irradiated barley populations. *The Use of Induced*

- Mutation in Plant Breeding, FAO/IAEA Technical Meeting of the Use of Induced Mutations in Plant Breeding, Rome, May 1964, 175-183.
32. Frydenberg, O., Møller, D., Nævdal, G. and Sick, K., 1965: Haemoglobin polymorphism in Norwegian cod populations. *Hereditas* 53, 257-271.
  33. Frydenberg, O. and Nielsen, G., 1965: Amylase isozymes in germinating barley seeds. *Ibid.* 54, 123-139.
  34. Philip, J., Frydenberg, O. and Sele, V., 1965: Enlarged chromosome No. 1 in a patient with primary amenorrhoea. *Cytogenetics* 4, 329-339.
  35. Frydenberg, O. and Jacobsen, P., 1966: The mutations and the segregation frequencies in different spike categories after chemical treatment of barley seeds. *Hereditas* 55, 227-248.
  36. Frydenberg, O. and Hoegh-Guldberg, O., 1966: The genetic differences between Southern English *Aricia agestis* Schiff. and Scottish *A. artaxerxes* F. *Ibid.* 56, 145-158.
  37. Sick, K., Bahn, E., Frydenberg, O., Nielsen, J. T. and von Wettstein, D., 1967: Haemoglobin polymorphism of the American fresh water eel *Anguilla*. *Nature* 214, 1141-1142.
  38. Frydenberg, O., Nielsen, J. T. and Sick, K., 1967: The population dynamics of the haemoglobin polymorphism of the cod. *Ciência e Cultura* 19, 111-117.
  39. Frydenberg, O., Nielsen, J. T. and Simonsen, V., 1969: The maintenance of the haemoglobin polymorphism of the cod. *Jap. J. Genet.* 44, suppl. 1, 160-165.
  40. Frydenberg, O., Nielsen, G. and Sandfaer, J., 1969: The inheritance and distribution of  $\alpha$ -amylase types and DDT responses in barley. *Z. Pflanzenzüchtg.* 61, 201-215.
  41. Nielsen, G. and Frydenberg, O., 1969: Research note. *Isozyme Bulletin* 2, 37-38.
  42. Nielsen, G. and Frydenberg, O., 1971: The inheritance and distribution of esterase isozymes in barley. *Barley Genetics* II, 14-22.
  43. Nielsen, G. and Frydenberg, O., 1971: Chromosome localization of the esterase loci *Est-1* and *Est-2* in barley by means of trisomics. *Hereditas* 67, 152-154.
  44. Nielsen, G. and Frydenberg, O., 1972: Distribution of esterase isozymes,  $\alpha$ -amylase types, and DDT reactions in some European barleys. *Z. Pflanzenzüchtg.* 68, 213-224.
  45. Simonsen, V. and Frydenberg, O., 1972: Genetics of *Zoarces* populations II. Three loci determining esterase isozymes in eye and brain tissue. *Hereditas* 70, 235-242.
  46. Frydenberg, O., Gyldenholm, A. O., Hjorth, J. P. and Simonsen, V., 1973: Genetics of *Zoarces* populations III. Geographic variations in the esterase polymorphism *Est III*. *Ibid.* 73, 233-238.
  47. Sick, K., Frydenberg, O. and Nielsen, J. T., 1973: Haemoglobin patterns of second-generation hybrids between plaice and flounder. *Heredity* 30, 244-245.
  48. Christiansen, F. B., Frydenberg, O. and Simonsen, V., 1973: Genetics of *Zoarces* populations IV. Selection component analysis of an esterase polymorphism using population samples including mother-offspring combinations. *Hereditas* 73, 291-304.

49. Frydenberg, O. and Simonsen, V. 1973: Genetics of *Zoarces* populations V. Amount of protein polymorphism and degree of genic heterozygosity. *Ibid.* 75, 221-232.
50. Frydenberg, O., 1973: Genernes evolutionære levetid. (The evolutionary lifetime of genes). *Naturens Verden* 1973, No. 9-10, 320-326.
51. Christiansen, F. B. and Frydenberg, O., 1973: Selection component analysis of natural polymorphisms using population samples including mother-offspring combinations. *Theoret. Popul. Biol.* 4, 425-445.
52. Christiansen, F. B., Frydenberg, O., Gyldenholm, A. O. and Simonsen, V., 1974: Genetics of *Zoarces* populations VI. Further evidence, based on age group samples, of a heterozygote deficit in the *Est III* polymorphism. *Hereditas* 77, 225-236.
53. Christiansen, F. B. and Frydenberg, O., 1974: Geographical patterns of four polymorphisms in *Zoarces viviparus* as evidence of selection. *Genetics* 77, 765-770.
54. Frydenberg, O., 1974: På jagt efter ældgamle gener. (In pursuit of ancient genes). *Naturens Verden* 1974, No. 8-9, 269-274.
55. Frydenberg, O., 1974: Hiroshima og Nagasaki atombombernes genetiske følger. (The genetic consequences of the Hiroshima and Nagasaki atomic bombs). *Ibid.* No. 10, 305-315 & 324-328.
56. Christiansen, F. B. and Frydenberg, O., 1975: Selection component analysis of natural polymorphisms using mother-offspring samples of successive cohorts. *Proceedings of »The International Conference on Population Genetics and Ecology«, Israel, March 1975, 277-301.*
57. Frydenberg, O., 1975: The expression of mutants induced by a transitory rise of the mutation rate in a human population with some inbred marriages. *Proceedings of »The 1st Scientific Conference of The Iraqi Energy Commission«, Iraq, April 1975.*
58. Oversættelse af Charles Darwin: »The Origin of Species« (1859): Arternes oprindelse. Chr. Ejlers Forlag, 1967.
59. Oversættelse og bearbejdelse af de genetiske kapitler i »Biologisk forskning, fra molekyle til menneske«. Gyldendal, 1968.