

DET KONGELIGE DANSKE VIDENSKABERNES SELSKABS PJECE SERIE
GRUNDVIDENSKABEN I DAG

18



ARNE STRID
EVOLUTION – DET MODERNE
SYN PÅ TILPASNING OG
ARTSDANNELSE

UDGIVET AF FOLKEUNIVERSITETET I KØBENHAVN

1980

Redaktion:

professor, dr. phil. MOGENS BLEGVAD
administrator, dr. phil. ERIK DAL
professor H. HØJGAARD JENSEN

ARNE STRID, født i 1943 i Kristianstad, Sverige, blev docent i systematisk botanik ved Lunds Universitet i 1970 og professor ved Københavns Universitet i 1973. Han har forsket i de højere planters systematik og evolution, især i Grækenland i forbindelse med mange rejser og i det sydlige Afrika i forbindelse med længere ophold i Sydafrika 1965-66 og i Zambia 1972-73. Doktorafhandlingen i 1970 var en eksperimentel undersøgelse af evolutionsproblemer hos en gruppe arter i det ægæiske område. Han er nu leder af to større projekter, „Græsk bjergflora“ og „Vilde arter af *Hordeum* (byg)“, begge støttet af Forskningsrådet og Carlsbergfondet. Siden 1973 har han været dansk statsborger, fra 1976 medlem af det svenske naturvidenskabelige forskningsråd og fra samme år af Videnskaberne Selskab.

*Hæfte 16-20 udgives med støtte fra
Carlsbergs Mindelegat for Brygger J. C. Jacobsen.*

Forlag:

Folkeuniversitetet i København
Købmagergade 52
1150 København K

Arne Strid

EVOLUTION – DET MODERNE SYN PÅ TILPASNING OG ARTSDANNELSE

Geologerne fortæller os, at Jordens alder er ca. 4,6 milliarder år. Hvordan kan man vide det? Beregningerne bygger på det forhold, at radioaktive stoffer (isotoper) nedbrydes (spaltes) med bestemt og konstant hastighed. Efter en vis tid – forskellig for hver enkelt isotop – findes kun halvdelen af den oprindelige mængde tilbage. Dette kalder man isotopens halveringstid. Når man kender denne, kan man beregne en genstands alder ved at måle mængden af oprindeligt radioaktivt grundstof i forhold til mængden af spaltningsprodukter. På denne måde kan man ved at bruge radioaktivt kulstof (Kulstof-14), der har en halveringstid på ca. 5.600 år, beregne alderen af organisk materiale fra f. eks. bronze- eller jernalder. Ved at måle på radioaktive stoffer med meget længere halveringstid (f. eks. Uran-238 eller Kalium-40) er man kommet frem til, at visse mineraler har den ufattelig høje alder af omtrent 4,6 milliarder år. Mindst så gammel må Jorden således være.

Livets oprindelse

I den første milliard eller halvanden milliard år eksisterede der ingen levende væsener på Jorden. De processer, der førte til dannelsen af de første levende celler, kender vi ikke i detaljer, men så meget er klart, at en lang kemisk evolution må være gået forud for den biologiske evolution. Man har i laboratoriet efterlignet en atmosfære af den sammensætning, som sandsynligvis fandtes på Jorden i dens før-biologiske stadium. Denne atmosfære antages at have bestået af bl. a. brint, kvælstof, ammoniak, metan og vanddamp (derimod ikke ilt – det opstod først ved de grønne planters fotosyntese). En sådan gasblanding blev udsat for elektriske ladninger, blev derefter kondenseret og påny fordampet i et lukket system. Efter nogle dages forløb kunne man påvise organiske stoffer som f. eks. aminosyrer, byggestenene til æggehvide-stoffer, i opløsningen. Af særlig interesse er, at man også har kunnet påvise adenin, en af de fire grundbestanddele i desoxyribonukleinsyre (DNA), det molekyle der er bærer af den genetiske kode (Miller 1953, Miller & Orgel 1974).

Fra simple organiske stoffer til levende celler, selv af den mest primitive slags, er der dog et meget langt skridt, og man ved stadig kun lidt om denne udvikling.

Det genetiske materiale er forbavsende ensartet hos alle levende organismer. „Opskriften“ til syntese af forskellige æggehviteproteiner findes lagret i form af en genetisk kode i DNA-molekyler (eller, hos nogle virus, i de beslægtede RNA-molekyler). Teoretisk kan man godt tænke sig andre systemer til lagring og overførsel af genetisk information, men hvis sådanne nogensinde har eksisteret, er de nu for længe siden blevet udkonkurreret. Der er således et grundlæggende kemisk fællesskab mellem alle levende væsener, der i dag bebor Jorden.

De første primitive celler opstod for ca. 3 milliarder år siden, da nukleinsyrer og proteiner organiserede sig i selvsyntetiserende systemer omgivet af en membran. Senere omsluttedes det arvebærende DNA af en anden membran, der isolerede det fra celleplasmaets produktionsapparat – der opstod således celler med cellekerne. Flercellede organismer opstod for mindst 700 millioner år siden. De ældste hvirveldyr er ca. 450 millioner år gamle, og omtrent lige så gamle er de første karplanter. Livet er opstået i havet, og det var først med hvirveldyrene og karplanterne at en kolonisering af landjorden begyndte. Blomsterplanterne er ca. 180 millioner år gamle, og pattedyrene begyndte at dominere for ca. 60 millioner år siden. Menneskets egen evolutionshistorie er i dette perspektiv kort. Man kan ikke drage nogen skarp skillelinie mellem aber og mennesker, men de første blandt vore forfædre, som vi umiddelbart kan acceptere som væsener af vor egen art, optrådte for ca. 100.000 år siden.

Der findes nu et meget stort faktamateriale, der belyser planters og dyrs udvikling gennem tiderne. Jorden er i dag beboet af andre væsener end dem, der fandtes i tidligere geologiske perioder. I denne forbindelse kan der kun peges på nogle generelle principper og nogle illustrerende eksempler. Både blandt planter og dyr har der været store grupper, der opstod, udvikledes og nåede deres fulde blomstring for siden at fortrænges af andre organismer. Generelt er det sådan, at jo længere vi går tilbage i tiden, desto svagere bliver overensstemmelsen mellem vor nuværende flora og fauna og de organismer, der dengang beboede Jorden. De nulevende organismer stammer fra den plante- og dyreverden, der fandtes i tidligere geologiske perioder. Det organiske liv på Jorden danner et sammenhængende hele.

Arternes mangfoldighed og udvikling

Der findes i dag måske fire eller fem millioner arter af planter og dyr på Jorden (Dobzhansky 1970). Systematikerne er langt fra færdige med at beskrive og klassificere denne vældige mangfoldighed. Praktisk talt overalt, selv i de mest ekstreme miljøer, i oceanernes dyb, på de højeste fjelde og i de mest ugæstfri ørkener, findes der organisk liv. Arterne lever i samspil og balance med andre arter og

med det omgivende fysiske miljø. De er hver især ganske nøje tilpasset bestemte kår med hensyn til temperatur, næring osv. Evolutionen har placeret dem i hver sin økologiske niche.

Tanken om, at dyr og planter under bestemte omstændigheder kunne forvandles til andre arter, finder vi allerede i oldtidens Grækenland, men de første sammenhængende videnskabelige evolutionsteorier blev ikke fremsat før langt ind i nyere tid. Den store svenske biolog Carl von Linné, som midt i 1700-tallet klassificerede og navngav alle dengang kendte plante- og dyrearter, regnes normalt som fortaler for ideen om arternes konstans („der gives så mange arter, som oprindeligt er blevet skabt af det Højeste Væsen“). I sine sidste år var han dog inde på den tanke, at nye arter måske kunne opstå ved krydsning mellem allerede eksisterende.

Den første fuldstændige teori om biologisk evolution finder vi hos Lamarck (1809). Det grundlæggende princip hos Lamarck er, at organismer er i stand til i nogen grad at ændre form, farve, adfærd osv. for at tilpasse sig miljøet bedre. Disse miljøbetingedede ændringer af forskellige egenskaber antog Lamarck blev overført til kommende generationer, og der ville så gradvis ske en udvikling af arterne i henhold til ændringer i miljøet. Alle ved, at en plante der får rigeligt med gødning bliver større og kraftigere end en der sulter, og at en person, der opholder sig meget ude i solen, bliver brunere i huden end en, der sidder indendørs. Al erfaring indenfor moderne genetik, plante- og dyreforædling viser dog, at sådanne erhvervede egenskaber ikke arves. Den fejlagtige forestilling om, at erhvervede egenskaber kan nedarves har imidlertid været sejlivet og var så sent som i 1960'erne officiel ideologi i den sovjetiske genetik. Den mest fremtrædende talsmand for denne opfattelse var akademimedlem T. Lysenko, hvis ideer på mange måder mindede om Lamarcks evolutionsteori, og som utvivlsomt var til umådelig skade for den teoretiske og ikke mindst den praktiske genetiske forskning (især planteforædling) i Sovjetunionen.

Lamarcks arbejde forekommer subjektivt og spekulativt uden ret mange kendsgerninger til at underbygge teorien. Det blev næppe kendt udenfor fagkredse. Helt anderledes gik det med en bog, der udkom i England år 1859, og som endnu i dag regnes for en hjørnesten indenfor biologien. Bogen var „Arternes Oprindelse“, forfatteren Charles Darwin (efter tidens skik var den fuldstændige titel lang og beskrivende: „On the Origin of Species by means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life“). I vide kredse blev værket mødt med forargelse, fordømmelse og raseri. Tanken om, at arterne ikke var evige og uforanderlige, men resultatet af en lang biologisk udvikling, blev betragtet som et utåleligt kætteri. Og det værste af alt: mennesket var en dyreart blandt andre, der havde sin oprindelse blandt abelignende forfædre.

I „Arternes Oprindelse“ møder vi et væld af konkrete oplysninger og resultater til støtte for teorien, og i virkeligheden var Darwins bog resultatet af mere end 20 års tålmodigt arbejde, hvor han kombinerede sin eminente evne til at iagttage, beskrive og analysere enkelte naturfænomener med en sjælden evne til overblik og syntese. Darwin blev ført ind på sine tanker om udvikling og artsdannelse ved naturlig udvælgelse, da han i årene 1831–36 deltog som naturforsker i en verdensomsejling med orlogsskibet Beagle. Det var især i Sydamerika – på Patagoniens sletter, i Amazonas regnskove med deres fantastiske rigdom på liv og på de mærkelige vulkanske Galápagosøer – at han gjorde iagttagelser, der overbeviste ham om, at Bibelens skabelsesberetning ikke kunne være bogstaveligt rigtig og ikke gav nogen tilfredsstillende forklaring på livets umådelige formrigdom. Et særlig instruktivt eksempel er de forskellige finkearter på Galápagosøerne, en øgruppe af vulkansk oprindelse, der aldrig har været forbundet med fastlandet. Finkerne stammer sandsynligvis fra en enkelt art, som en gang i fortiden har koloniseret øgruppen. Da der ikke før har været finker på øerne, stod en række „økologiske nicher“ derfor åbne. Dele af den oprindelige population blev specialiseret med hensyn til føde og levested. Nogle levede overvejende af insekter, andre af knopper og frugter, andre af hårde frø. En art har endda lært sig at pirke insektlarver frem af sprækker i træernes bark med lange torne, som den brækker af kaktusplanter og holder i næbbet. I henhold til forskelle i føde og levested blev finkerne også forskellige i udseende og adfærd; den oprindelige art blev langsomt spaltet i flere selvstændige arter. Noget lignende gælder de berømte kæmpeskildpadder på Galápagosøerne: stort set hver ø har sin egen race, som bl. a. kan kendes på skjoldets form. Her er det især effekten af geografisk isolering, der kommer ind i billedet. I nogen grad er racedannelsen resultatet af tilpasning til forskellige kår og forskelligt fødevalg, men sikkert også en følge af rent tilfældige fikseringer af egenskaber (genkombinationer) på den ene eller anden ø. For kæmpeskildpadderens vedkommende er udviklingen også gået langsommere, som man kunne forvente sig for dyr med en generationslængde på måske 100 år.

På Patagoniens sletter fandt Darwin rige fossile rester af en hel fauna af uddøde pattedyr. Disse iagttagelser og hans senere samarbejde med geologerne William Smith og Charles Lyell overbeviste ham om, at også rækkefølgen af fossilfund kun kan forklares ved en gradvis udvikling, der førte til, at visse arter uddøde og andre opstod. Data om udbredelsen af nulevende dyr og planter føjede andre vigtige elementer til Darwins syntese.

Det afgørende var dog, at Darwin opstillede en troværdig mekanisme, en drivkraft for evolutionen: naturlig udvælgelse (selektion). Baggrunden for teorien er simpelthen den, at dyr og planter er i stand til at producere afkom i meget stort antal, og at dette antal må reduceres, hvis populationen skal forblive af den

samme størrelse. Dette sker ved en naturlig udvælgelse af de individer, der er bedst tilpassede til de til enhver tid rådende miljøforhold („survival of the fittest“). Ved arvelig tilpasning til miljøet vil dyrs og planters egenskaber langsomt ændres, og hvis delpopulationer indenfor en oprindelig art bliver isoleret, f. eks. på en ø, i et bjergmassiv eller i et andet afgrænset miljø, vil de kunne udvikles til selvstændige arter.

Tanken om en biologisk verden i udvikling, evolution, var så godt som universelt accepteret blandt fagfolk ved tiden for Darwins død i 1882. At det var noget der lå i tiden vises ikke mindst af, at en anden forsker, Alfred Russell Wallace, helt uden kontakt med Darwin havde udviklet en næsten identisk teori ved slutningen af 1850'erne. Tanken om, at udviklingen sker ved naturligt udvalg og gradvis tilpasning, forblev imidlertid kontroversiel langt ind i dette århundrede. Darwin havde kun upræcise og til dels fejlagtige forestillinger om arvelighedens natur og årsagerne til arternes variation.

Arvelighedslærens grundlæggelse. Mendels love

En østrigsk munk, Gregor Mendel, i Brünn (nuværende Brno i Tjekkoslaviet), havde i 1865 publiceret et lille skrift „Forsøg med Plantehybrider“, som nu regnes for starten på en helt ny videnskab, genetikken. Af forskellige grunde blev Mendels arbejde oversat af samtidens biologer, og først år 1900 blev de såkaldte Mendellove genopdaget næsten samtidigt af tre botanikere uafhængigt af hinanden. Mendels vigtigste forsøgsmateriale var ærter. Når han krydsede en rød-blomstret og en hvidblomstret form, fik han i næste generation ikke, som man måske ville forvente, planter med lyserøde blomster, men kun sådanne, hvis blomster var lige så røde som hos den ene af forældrene. Nu blev disse hybridplanter selvbestøvet og i næste generation skete det uventede, at der atter dukkede hvidblomstrede op: en hvidblomstret for hver tre rød-blomstrede. Mendel indså, at hans resultater kunne forklares ved, at forskellene i blomsterfarve beror på enkelte, konstante arveanlæg, der i uændret form overføres med kønscellerne fra den ene generation til den anden. Hvert individ har to arveanlæg m.h.t. blomsterfarve. Det for rød farve kan betegnes R og det for hvid farve r . En plante kan således have konstitutionen RR , Rr eller rr . Planten Rr , der er *heterozygot* i den genetiske terminologi, er ligeså rød-blomstret som planten RR . Når faktoren R er til stede, dominerer den over faktoren r , så sidstnævnte overhovedet ikke kommer til udtryk – man taler om *dominante* resp. *recessive* arveanlæg eller gener. Den heterozygote plante danner to slags kønsceller, R og r , og ved tilfældig kombination af disse får man i næste generation planter med konstitutionen RR , Rr og rr i forholdet 1:2:1. Da RR og Rr ikke kan skelnes i det ydre, bliver

fordelingen mellem rød blomstrede og hvid blomstrede planter 3:1. Dette kaldes Mendels første lov eller loven om arveanlæggenes konstans og uafhængige segregation.

Ifølge Mendels anden lov sker der en tilfældig fordeling af forskellige anlægspaar, f. eks. når man krydser ærter med gule og glatte frø med sådanne der har grønne og rynkede frø. Anlægget for gul farve dominerer over anlægget for grøn farve og glat dominerer over rynket, således at vi i næste generation får udelukkende gule, glatte ærter. Ved selvbestøvning af disse hybridplanter får vi i næste generation (F_2 generationen) de fire mulige kombinationer gul/glat, gul/rynket, grøn/glat og grøn/rynket i bestemte talforhold, nemlig 9:3:3:1. Dette kan nemt forklares, hvis vi antager, at hybridplanten producerer fire slags kønsceller (AB , Ab , aB og ab , når de begge anlægspaar betegnes Aa og Bb) og disse kombineres tilfældigt. Vi ved nu, at Mendels lov om tilfældig fordeling kun gælder, så længe anlæggene ligger i forskellige kromosomer. Hvis de ligger i det samme kromosom, opstår en større eller mindre grad af kobling, og anlæggene har tendens til at følges ad.

Ingen i Mendels samtid blev opmærksom på rækkevidden af hans opdagelser, som blev publiceret i et ret vanskeligt tilgængeligt tidsskrift. Måske kom han også selv i tvivl om det generelle i de forhold han havde fundet hos ærter, da han senere udvidede sine forsøg og uheldigvis valgte at arbejde med arter af høgeurt-slægten. Vi ved nu, at disse i større eller mindre grad er apomiktiske, dvs. danner frø uden foregående befrugtning, og de resultater Mendel fik frem var da også forvirrende og selvmodsigende.

Mutationer og gener

Hverken Darwin eller Mendel kendte noget til kromosomer. I virkeligheden var det først omkring 1915, at amerikanske genetikere ved nogle skarpsindige forsøg kunne bevise, at arveanlæggene ligger i cellekærnens kromosomer. Forsøgsmaterialet var bananfluer, beskedne små dyr, som snart skulle blive genetikerens favoritter. Det er nu almindeligt kendt, at hver plante- og dyreart kendetegnes af et bestemt og konstant sæt kromosomer, og at den genetiske information findes i form af en kemisk kode i kromosomernes DNA-molekyler.

Man ville tro, at genopdagelsen af Mendels love år 1900 ville betyde en styrkelse af Darwins selektionsteori, nu da man havde hvad Darwin savnede: kendskab til arveanlæggene og deres overførsel fra generation til generation. Paradoksalt nok blev udviklingen i de første årtier af 1900-tallet den stik modsatte. Debatten kom til at domineres af modsætninger mellem „mutationister“, som mente, at den biologiske udvikling kunne forklares ved pludselige ændringer i

arveanlæggene, og „selektionister“ eller „Darwinister“, der så evolutionen som en langsom og gradvis tilpasning ved naturlig udvælgelse. De førende genetikere som de Vries, Bateson og Morgan hørte alle hjemme i den mutationistiske lejr, medens mere naturhistorisk orienterede biologer i regelen fandt, at selektionsteorien bedst kunne forenes med de kendsgerninger der kunne observeres i naturen. Først i og med populationsgenetikens fremvækst fra 1930'erne blev man klar over, at der i virkeligheden ingen modsætning er mellem mutations- og selektionsteoriene, men at mutationer faktisk skaber den genetiske variation, som selektionen arbejder med. I nyere lærebøger i evolution (Mayr 1970, Stebbins 1971, Dobzhansky & al. 1977) er darwinismen i noget modificeret form gendindsat som det mest centrale princip.

Biologisk evolution består af ændringer i den genetiske sammensætning af populationer. Hos alle organismer, med undtagelse af visse virus, er den genetiske information indkodet i kromosomernes DNA-molekyler. En teori om DNA-molekylets bygning og den genetiske kodes natur blev fremsat af Watson og Crick i 1953; den blev hurtigt bekræftet af andre og er kommet til at udgøre en hjørnesten i den moderne molekylærbiologi. DNA-molekyler består af lange kæder bygget op af fire forskellige enheder, nukleotider. Hvert nukleotid består af en kvælstofholdig base sammenkoblet med et suktermolekyle af pentose-type og en fosfatgruppe. Den kvælstofholdige base kan være enten cytosin (C), thymin (T), adenin (A) eller guanin (G). Ifølge Watson-Crick modellen er to nukleotidkæder snoet om hinanden således at de danner en dobbeltspiral („double helix“). De to kæder bliver holdt sammen af såkaldte brintbindinger mellem nukleotidbaserne, men på en bestemt måde, således at A altid forenes med T og G med C. Den genetiske information er indkodet i sekvensen af A-T og G-C bindinger. Nukleotidbaserne kan betragtes som bogstaver i et genetisk alfabet. De skal læses i grupper af tre, såkaldte tripletter. Hver triplet udgør kodeordet for en bestemt aminosyre. Dette kodeord overføres til et RNA-molekyle, som bringer det ud til et ribosom, hvor sammenkoblingen af aminosyrer til polypeptidkæder (æggehvide-stoffer) finder sted. Det er nu lykkedes at løse den genetiske kode og man ved m. a. o. hvilke tripletter, der udgør kode for produktion af bestemte aminosyrer. CAA betyder f.eks. aminosyren glutamin, AAG betyder lysin og GCA alanin.

En afgørende egenskab hos alt levende er evnen til reproduktion. På det molekylære plan ytrer det sig som en evne hos de arvelighedsbærende DNA-molekyler til at lave eksakte kopier af sig selv. Watson-Crick modellens dobbeltspiral giver en elegant forklaring herpå. Men som i alle komplicerede systemer laves der engang imellem fejl. Nogle gange opstår der derfor DNA-molekyler med en noget ændret struktur; vi har fået en ændring i det genetiske materiale, en mutation.

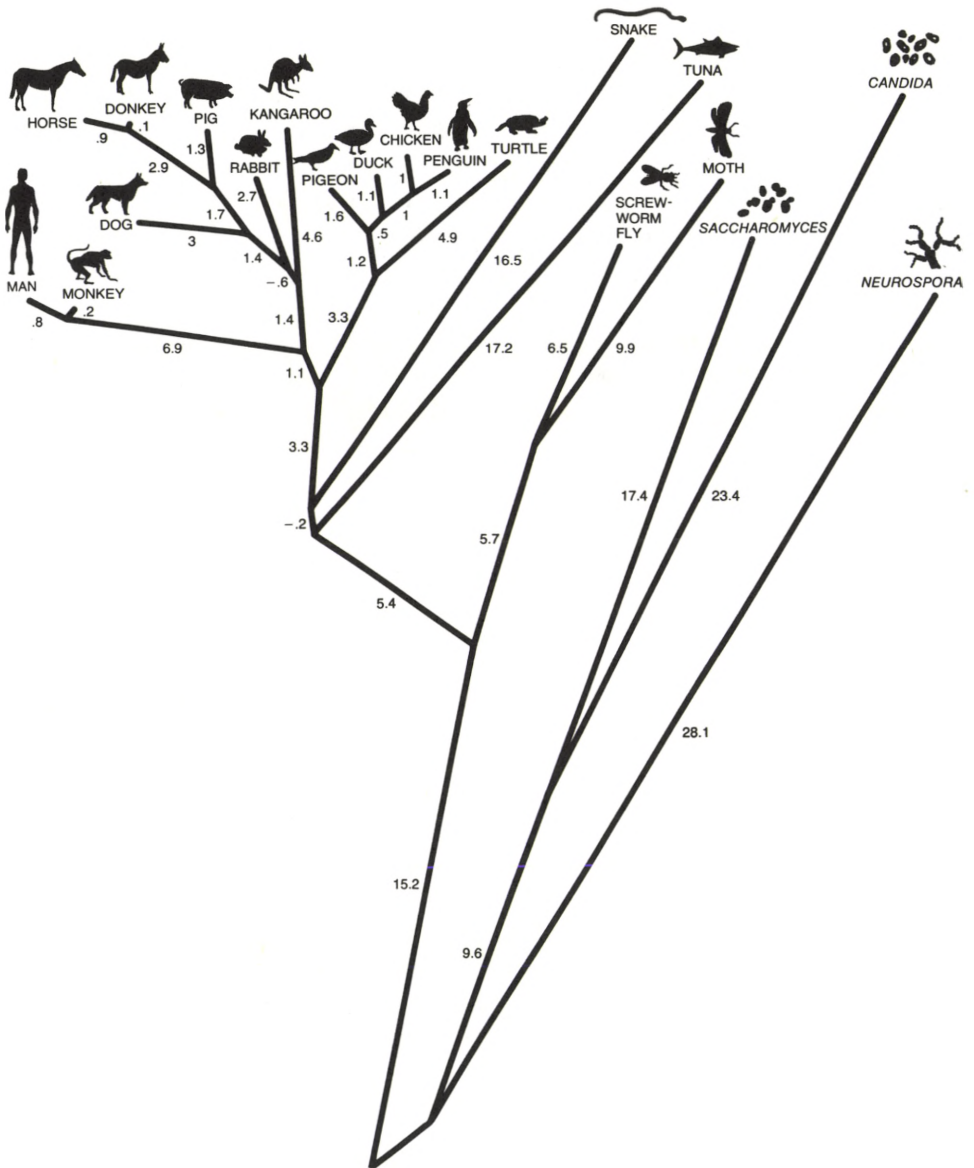


Fig. 1. Data-fremstillet evolutionstræ baseret på forskelle i aminosyresekvensen i æggehvidestoffet cytochrome c. Billedet passer nogenlunde med hvad man får frem ved klassiske metoder (sammenlignende morfologi, fossilstudier etc.). Fra Scientific American, Sept. 1978, side 61 (F. J. Ayala).

Den mindste ændring, vi kan tænke os, er når en enkelt nukleotidbase („et bogstavtegn“) skiftes ud med en anden. Det vil så enten resultere i, at der produceres en anden aminosyre end oprindeligt, eller også i, at den oprindelige nukleotid-triplet bliver en „nonsenstriplet“, der ikke udgør kodeord for nogen aminosyre og således ikke indeholder nogen genetisk information. Andre mutationer kan ændre større segmenter af DNA-molekylet eller medføre omlejring af hele kromosomer. Det moderne mutationsbegreb skyldes arbejder med bananfluer af T. H. Morgan og andre. I vore dage bruger man først og fremmest eencellede organismer som bakterier og gær samt virus til studier af mutationer på molekylært niveau.

I de tilfælde hvor man har kunnet beregne den spontane mutationsfrekvens for bestemte gener, ligger denne i regelen mellem 1:10.000 og 1:100.000.000. Fejl i DNA-kopieringen er således meget sjældne, men de kan gøres mere hyppige ved behandling f.eks. med røntgenstråling eller med visse kemikalier. Langt størstedelen af de mutationer der opstår er skadelige for organismen. Det er ret indlysende, hvis vi igen tænker os nukleotidbaserne i DNA som bogstaver i et genetisk alfabet; et arveanlæg kan så sammenlignes med et ord eller en sætning. Tilfældige ændringer af nogle bogstaver i et ord eller en sætning vil sandsynligvis resultere i, at meningen forsvinder, at budskabet forvandles til nonsens. Mutationerne skaber dog den variation, som er forudsætningen for biologisk evolution. Takket være de små fejl, der kryber ind i kopieringen af den kemiske kode, kan livet eksperimentere, og denne proces foregår uafslutteligt. Variationen og kombinationsmulighederne er så store, at vi f.eks. for menneskets vedkommende med sikkerhed kan slå fast, at hvert individ (bortset fra enæggede tvillinger) er enestående. Hvert menneske repræsenterer en kombination af arveanlæg, der aldrig tidligere har eksisteret og aldrig mere vil komme til at optræde.

W. Johannsen om genotype og fænotype

I enhver population af dyr eller planter er der således en naturlig variation; populationen er bygget op af individer med forskellige kombinationer af egenskaber. Nogle egenskaber, f.eks. øjenfarve hos mennesket, er direkte udtryk for bestemte arveanlæg; egenskaben kan ikke ændres ved miljøpåvirkning. I andre tilfælde, f.eks. når det gælder højde eller hudfarve, bestemmes et individs egenskaber af en kombination af arvelige faktorer og miljøpåvirkning. Det gamle spørgsmål om, hvorvidt arv eller miljø er vigtigst, er meningsløst med mindre man ganske nøje definerer hvilken egenskab det gælder. Nogle eksperimenter af den danske genetiker Wilhelm Johannsen i begyndelsen af dette århundrede er særligt velegnede til at belyse grundbegreberne i spørgsmålet om arv og miljø:

Johannsen arbejdede med bønner. I en serie forsøg i årene 1902–1907 blev der i hver generation udvalgt de største og de mindste bønner (en plus-serie og en minus-serie). I afkom fra plus-serien og minus-serien blev der på ny foretaget en udvælgelse af de største og mindste bønner. I overensstemmelse med Darwins selektionslære ville man vel forvente sig, at der efter nogle generationer ville have opstået en race af kæmpebønner og en af dværgbønner. Resultatet blev det stik modsatte: Endnu efter fem generationer var der ingen påviselige forskelle mellem afkom fra plus-serien og minus-serien. For at få en forklaring på dette tilsyneladende paradoks, må vi gå tilbage til Mendels klassiske forsøg. Mendel konstaterede jo, at et individ kan være *heterozygot* eller *homozygot* med hensyn til bestemte anlæg eller egenskaber (Rr = heterozygot, RR resp. rr = homozygot). Anlæggene optræder således i par; hos normalt krydsbefrugtende dyr eller planter kommer der et anlæg fra hver af forældrene. Bønnen er imidlertid en *selvbefrugtende* plante; hver plante har så at sige kun een „forælder“. Det betyder, at bønneplanterne er homozygote for (i princippet) alle arveanlæg. Forklaringen på Johannsens resultater er, at planterne i hans oprindelige bønnemateriale var homozygote og genetisk identiske; de udgjorde en *ren linie*. Al variation indenfor en ren linie er forårsaget af de små forskelle i miljøforhold, som ikke kan undgås selv i en forsøgskultur. Selektion i et genetisk homogent udgangsmateriale fører ikke til ændringer i den genetiske sammensætning og derved heller ikke til ændringer i gennemsnittet af bestemte egenskaber, f.eks. vægten hos Johannsens bønner.

Disse forsøg førte til definitionen af de to vigtige begreber *genotype* og *fænotype*. Genotype er summen af et individs arvelige egenskaber, og fænotype er resultatet af genotypens reaktion med miljøet, dvs. individets egenskaber i et givet øjeblik. En miljøbetiget ændring i et individs udseende eller egenskaber kalder vi en modifikation. Visse planter kan modificeres på en meget drastisk måde p.g.a. skiftende miljøforhold. Vandranunkel f.eks. danner finfligede undervandsblade og næsten hele blade, der ligger på vandoverfladen. Vandpilurt forekommer i Danmark i en vandform og en landform, som er så forskellige, at man umiddelbart ville antage dem for forskellige arter. Hvis de dyrkes under ens kår, udviskes forskellene dog.

Selvbefrugtning og rene linier, som Johannsen arbejdede med, er dog noget af et særtilfælde. Normalt vil et dyr eller en plante have *to* forældre; kromosomerne og dermed arveanlæggene optræder i par, et fra hver af forældrene. De to arveanlæg i et par har en særlig placering (*locus*, flertal *loci*) på de to homologe kromosomer. F.eks. sidder anlægget for øjenfarve (hos mennesker eller bananfluer) i et bestemt locus på et bestemt kromosompar. Hvert kromosom omfatter flere tusinde loci. Et anlæg på et givet locus kan optræde i alternative former,

som vi kalder *alleler* (R og r i eksemplet med blomsterfarven hos Mendels ærter). I en stor population kan der findes mange sådanne alleler for et bestemt anlæg, men hvert individ kan kun have to.

Arvelig variation i form af forekomsten af forskellige alleler er en forudsætning for evolution. Som vi har set i eksemplet med Johannsens bønner, kan der ikke ske nogen evolution, når alle individer i en population er homozygote for den samme allel på et givet locus. Hvis der på den anden side er to eller flere alleler i populationen, kan frekvensen af den ene øges på bekostning af de andre som et resultat af naturlig selektion eller ved rent tilfældige svingninger. Den evolutionære værdi af en bestemt allel er ikke fikseret. Miljøet varierer i tid og rum, og favoriserer under visse forhold en bestemt allel, under andre forhold en anden. En population, som har en høj grad af genetisk variation (en høj grad af heterozygoti) er derfor godt rustet mod fremtidige ændringer i miljøet.

Genetisk variation

Spørgsmålet om hvor megen genetisk variation der eksisterer i naturlige populationer er af central interesse for biologer, da den i høj grad bestemmer en arts evolutionære muligheder. At få et kvantitativt mål på denne variation er imidlertid vanskeligt, da meget af den genetiske variation er skjult i hver generation og ikke manifesteres i bestemte egenskaber. Årsagen, som vi var inde på allerede i forbindelse med Mendels forsøg, er at der findes dominante og recessive alleler. Hvis en person samtidig bærer det dominante allel for brun øjenfarve og det recessive allel for blå øjenfarve, vil hans øjne være brune, og det forhold, at han også bærer anlægget for blå farve, vil kun kunne afsløres, hvis man studerer hans forældre eller børn. Hos dyr og planter kan sådan skjult genetisk variation afsløres ved indavlsforsøg. Den mest ekstreme form for indavl er den vi får ved selvbefrugtning, som jo forekommer hos mange planter. Hvis en normalt krydsbefrugtende planteart, som f. eks. rug, tvinges til selvbefrugtning, vil frekvensen af heterozygoti falde med 50% for hver generation, hvilket man let kan overbevise sig om ved følgende ræsonnement: Den oprindeligt heterozygote plante kaldes Aa ; den danner to former for kønsceller, A og a ; da disse forenes tilfældigt opstår der i næste generation, ligesom i Mendels forsøg, planter af typen AA , Aa og aa i forholdet 1:2:1; to ud af fire planter er heterozygote og heterozygotifrekvensen er således faldet fra 100% til 50%. Ved fortsat selvbefrugtning vil planterne AA og aa , som nu tilsammen udgør halvdelen af materialet, give konstant afkom, medens planterne Aa fortsat vil spalte ud i $1AA:2Aa:1aa$; i anden generation er heterozygotifrekvensen halvdelen af halvdelen eller 25% af det totale materiale. Når en plante- eller dyreart bliver udsat for kunstig indavl, vil

mange recessive alleler, som hidtil har været skjult under tilsvarende dominant allel, komme til at optræde i homozygot form og således blive „eksponeret“. Mange af disse recessive alleler er skadelige, og de individer der kommer til at bære dem i homozygot form (i dobbelt dose) vil få en mere eller mindre nedsat vitalitet og fertilitet. Hos planter, hvor man ofte har krydsbefrugtende og selvbefrugtende arter inden for den samme slægt kan man let studere dette. En plantes fertilitet kan måles ved at studere dens pollen; funktionsdygtige pollenkorner vil under mikroskopet fremtræde fyldt med cytoplasma og kan farves med særlige farvestoffer, medens ikke funktionsdygtigt pollen vil fremtræde mere eller mindre skrumpet og ikke optage farve. En plantes fertilitet kan udtrykkes ved procenten af veludviklet pollen. Hvis vi studerer et par hundrede tilfældige planter i en population af en krydsbefrugtende art (som f. eks. rug) vil vi måske finde, at een ud af hver fem eller ti har tydeligt nedsat fertilitet. Hvis vi på tilsvarende måde studerer en selvbefrugtende art (som f. eks. byg), vil næsten alle planter sikkert have fuld fertilitet. De skadelige recessive gener er her allerede forlængst blevet eksponeret i homozygot form og er blevet elimineret af selektionen. Den krydsbefrugtende art bærer til gengæld på en byrde („genetic load“) af skadelige recessive gener; det er den pris den må betale for sine større evolutionære muligheder på længere sigt.

Et andet indirekte udtryk for den genetiske variation i populationer får man ved kunstig selektion. Det er, hvad man i virkeligheden har gjort siden oldtiden, når man har udvalgt individer af husdyr eller dyrkede planter med ønskede egenskaber (f. eks. høj produktivitet eller sygdomsresistens) og fortrinsvis har ladet disse formere sig. Indtil for få årtier siden var dyre- og planteforædling næsten ikke andet end systematisk selektion for ønskede egenskaber. Effekterne har ofte været dramatiske. F. eks. øgedes ægproduktionen hos en vis hønsrace fra 125 æg pr. år i 1933 til 249 æg pr. år i 1965, og i et andet eksempel øgedes proteinindholdet i majs fra 10.9 til 19.4 procent helt eller overvejende som et resultat af selektion (Ayala 1978). Det faktum, at kunstig selektion næsten altid virker, viser, at der hos krydsbefrugtende dyr og planter findes en genetisk variation i næsten alle egenskaber.

Indtil for få år siden har det ikke været muligt kvantitativt at beregne heterozygotifrekvensen i populationer. At gøre dette ved traditionel genetisk analyse ville være urimeligt tidsrøvende. Heldigvis har man her fundet en genvej. Eftersom gener koder for produktion af enzymer og andre proteiner, kan man regne med, at en variation i proteinerne vil genspejle en variation i det genetiske materiale. Ved at studere et antal proteiner hos individerne i en population, bør man kunne få et mål på heterozygotifrekvensen i populationen. En punktmutation på et bestemt locus vil sandsynligvis ytre sig i, at en eller måske flere aminosyrer i det

proteinmolekyle som kodes af det pågældende allel vil blive udskiftet med andre. En fuldstændig analyse af aminosyrefrekvensen i et protein er en kompliceret og tidsrøvende procedure, men *forskelle* mellem nært beslægtede proteiner er forholdsvis lette at påvise ved den teknik der kaldes gel-elektroforese. Teknikken bygger på, at proteiner vandrer med forskellig hastighed gennem et homogent medium, når der sendes en elektrisk strøm gennem dette. I heldige tilfælde kan man separere proteiner, der kun adskiller sig i en enkelt aminosyre ud af de måske to eller tre hundrede, der opbygger proteinmolekylet. De proteiner der produceres af forskellige individer i en population kan sammenlignes ved at man kører dem side om side i elektroforese-apparatet. Ved hjælp af denne teknik har man beregnet heterozygotifrekvensen hos højere planter (krydsbefrugtere) til gennemsnitligt 17%, hos hvirvelløse dyr til 13.4% og hos hvirveldyr til 6.6%; mennesket lå på 6.6%, dvs. meget nær gennemsnittet for hvirveldyr (Ayala 1978).

Heterosis. Apomixis

Den genetiske variation i populationer skyldes overvejende rekombination af alleler, der allerede eksisterer i populationen. Selv om mutation i sidste instans er kilden til al genetisk variation, er tilførelsen af ny mutationer per generation kun et lille bidrag til et stort reservoir af lagret variation. Mange recessive alleler, der har lav overlevelsesværdi (adaptiv værdi) forbliver i populationerne i lav frekvens i heterozygot form indtil en ændring i miljøet måske øger deres adaptive værdi og de vil tiltage i hyppighed ved naturlig selektion. Men hvordan kan det være, at alleler der er klart skadelige kan forblive i populationerne i tilsyneladende meget lang tid? Man ville jo forvente, at de langsomt, men sikkert blev elimineret ved at de undertiden kom til at optræde i homozygot form. Åbenbart må der findes mekanismer, der aktivt bevarer diversitet til trods for at de selektive kræfter tenderer til at eliminere den.

En sådan mekanisme er hvad genetikerne kalder heterosis. Det er det forhold, at en heterozygot Aa er overlegen i forhold til begge homozygoterne, AA og aa . Et klassisk eksempel er sygdommen sickle-cell anæmi, som forekommer hos mennesker især i tropisk Afrika. Sygdommen forårsages af homozygoti for en recessiv allel, der styrer produktionen af en defekt form af hæmoglobin (det protein i de røde blodlegemer, der er ansvarlig for transporten af ilt). Røde blodlegemer med den defekte form for protein får ikke den normale skiveform, men kollapse i form af en halvmåne eller et segl (deraf navnet sickle-cell). De seglformede røde blodlegemer kan ikke transportere ilt på normal vis og resultatet bliver en alvorlig anæmi, som oftest fører til døden før voksen alder. Når sickle-cell

allelen er så åbenbart skadelig, hvordan kan det så være, at den bliver ved med at eksistere i så høj frekvens som op til 30% i visse populationer i tropisk Afrika? Svaret ligger i, at de individer som er heterozygot for sickle-cell allelen, er resistente over for en særlig ondartet form af malaria, som forårsager stor dødelighed blandt homozygoterne. Heterozygoten har således to fordele: han er beskyttet mod malaria og får ikke sickle-cell anæmi. Han vil overleve og få flere børn end nogen af homozygoterne, og derved også sprede sickle-cell allelen i populationen.

Genetisk variation er ikke alene en funktion af mutation, rekombination og selektion, men er også afhængig af reproduktionssystemet hos den organisme man studerer. Mange lavere dyr og planter formerer sig hovedsagelig ukønnet, ved simpel celledeling eller knopskydning. Datterindividerne vil udgøre en klon, dvs. være genetisk identiske med moderindividet, med mindre der er sket en mutation. Mange racer af dyrkede frugttræer formeres på den måde, at grene fra den forædlede race podes på en stamme af en nært beslægtet vild art, som er mindre ydende, men måske mere robust eller mere resistent mod sygdomme. En hel frugtplantage kan således bestå af træer, der er genetisk identiske. I andre tilfælde kan planter producere frø ved apomixis, dvs. uden reduktionsdeling og befrugtning. Det forekommer bl. a. i arter af høgeurt- og mælkebøtteslægterne. Ved apomixis vil mange mutationer, der giver ophov til tilfældige ændringer i en eller anden karakter hos planten, blive bevaret og overført uændret til afkomsgenerationerne. Således får man en hel række ofte meget lokale kloner, der kan kendes ved små, men konstante forskelle. Det er baggrunden for, at netop disse slægter er noget af et mareridt for systematikerne. Mange aggressive, koloniserende plantearter (ukrudt) formerer sig helt eller delvist ved apomixis. Det er en udmærket måde at sikre sig en høj og konstant frøproduktion og derved en evne til hurtigt og effektivt at kunne kolonisere nye områder, f.eks. en nyopdyrket mark eller have (alle kender jo mælkebøttens evner i så henseende). Den kønnede formering er en kompliceret proces, eller rettere en kæde af processer, hvor der kan opstå fejl mange steder. For fremmedbestøvende planter er der yderligere den vanskelighed, at pollen skal overføres fra een plante til en anden, f.eks. med vind eller med insekter, og denne overførsel kan forstyrres ved bl. a. ugunstigt vejr. Tilsvarende ræsonnement gælder selvfølgelig for dyr med normal kønnet formering: De to køn skal finde hinanden under det rigtige sæt af omstændigheder, for at der skal blive noget resultat. Apomikterne klarer sig uden alle disse problemer og har i regelen en høj og konstant fertilitet. Hertil kommer, at apomixis er en måde at bevare heterozygotien og dermed vitaliteten på.

Når den apomiktiske forplantningsmåde tilsyneladende kun medfører fordele, kan man spørge, hvorfor den ikke er blevet mere universelt udbredt. Svaret er, at

den kombinationsvariation der opstår ved kønnet formering i det lange løb er nødvendig for at en art skal kunne tilpasse sig skiftende miljøforhold. Apomikterne har så at sige givet afkald på deres variationsmuligheder på længere sigt for at vinde umiddelbare fordele. De repræsenterer et „stift“ reproduktionssystem og vil ikke kunne reagere på miljøændringer ved rekombination og tilpasning. Apomixis er en blindgyde, hvor arten løber en risiko for at uddø.

Selvbefrugtning forekommer hos en del lavere dyr, men især hos mange plantearter, herunder nogle af vore vigtigste dyrkede planter, f. eks. byg og bønner. Som vi allerede har konstateret i forbindelse med Johannsens klassiske forsøg med bønner, fører selvbefrugtning til opkomst af homozygote, rene linier. I naturen vil populationer af selvbefrugtere normalt bestå af en blanding af mange rene linier, som hver især vil være bedre eller ringere tilpasset de lokale miljøforhold. Der vil indtræde en selektion mellem rene linier i stedet for som normalt mellem individer, således at visse rene linier eller genkombinationer vil tiltage i frekvens på bekostning af andre. Ved forsøg med en art af vild havre (*Avena barbata*, Hamrick & Allard 1972) har man på en elegant måde kunnet vise, at populationer består af en blanding af rene linier og at der selv inden for et område på få hundrede kvadratmeter kan forekomme tydelige lokale forskelle i hyppigheden af bestemte genkombinationer i overensstemmelse med variationer i de ydre kår, især fugtighedsforholdene.

Selvbefrugtning og fremmedbefrugtning

Selvbefrugtende racer eller datterarter synes især at være opstået fra fremmedbefrugtende arter i geografisk eller økologisk marginale områder eller i forbindelse med langdistancespredning og kolonisering. Mellem en fremmedbefrugtende art og en nært beslægtet selvbefrugtende art er der ofte et karakteristisk sæt af forskelle. Fra forfatterens egen erfaring (Strid 1969) kan nævnes to arter af slægten *Nigella* (ranunkel-familien) fra det ægæiske område. *N. degenii* er fremmedbefrugtere, *N. doerfleri* selvbefrugtere. De er så nært beslægtede, at de, omend med vanskelighed, kan krydses med hinanden. Nogle af forskellene mellem dem fremgår af følgende tabel:

	<i>N. degenii</i>	<i>N. doerfleri</i>
Blomster	Store, kraftigt farvede, med høj nektar- og pollenproduktion	Små, uanseligt farvede, med lav nektar- og pollenproduktion
Blomstringstid i naturen	Juni-juli	Fra begyndelsen af april til midt i maj
Udviklingsrytme i dyrkning	Fra såning til blomstring på 140-170 dage	Fra såning til blomstring på 95-110 dage

Udbredelse i Central- Ægæis	<i>N. degenii</i> Kun på store øer med forholdsvis god vandforsyning	<i>N. doerfleri</i> På næsten alle øer, også de meget små og tørre
Pollenfertilitet	Nedsat (under 90%) hos ca. 1/3 af planterne	Høj (over 90%) hos næsten alle planter
Frøproduktion	Ca. 300 frø pr. gram vegetativ tørvægt	Ca. 800 frø pr. gram vegetativ tørvægt

De fleste af disse forskelle lader sig nemt forklare. Selvbestøveren har ikke brug for store, kraftigt farvede blomster med høj nektarproduktion, da den jo ikke behøver at lokke bestøvende insekter til sig. Den har derfor kunnet økonomisere på disse områder, det vil sige, planter med mindre blomster og lavere nektarproduktion er blevet favoriseret ved den naturlige selektion. På en lignende måde forholder det sig med pollenproduktionen. Fremmedbefrugteren må have en stor pollenproduktion for at sikre, at i hvert fald noget af pollenet bliver overført til støvfanget på andre planter. Hos selvbefrugteren er dette ikke noget problem; i virkeligheden kommer støvknappen i direkte fysisk kontakt med støvfanget i den samme blomst, og planten kan nøjes med langt mindre pollen. Selvbefrugteren har opnået en hurtigere udviklingsrytme og har derved også kunnet kolonisere områder der er altfor tørre for dens fremmedbefrugtende slægtning (f. eks. meget små øer). Ved at blomstre allerede i april overlever den den varme, tørre sommer som frø, der atter spirer tidligt om foråret. Endeligt er den høje pollenfertilitet og høje frøproduktion karakteristiske træk for selvbefrugtende arter.

Ligesom apomixis forekommer selvbefrugtning især hos aggressive, koloniserende plantearter, herunder mange enårige. I den geografiske eller økologiske margin af en arts udbredelsesområde, hvor der måske er langt til næste individ af den samme art, eller i forbindelse med langdistancespredning og kolonisering, er der en indlysende selektiv værdi i evnen til selvbestøvning og selvbefrugtning. Hvis forholdene ellers er gunstige, kan der hurtigt opbygges en stor population fra måske ét enkelt udgangsindivid. I lighed med apomikterne har selvbefrugterne vundet umiddelbare selektive fordele ved at give afkald på nogle af deres evolutionære muligheder på længere sigt, men dog i mindre udpræget grad, da variationen *mellem* forskellige rene linier i en population i en vis udstrækning erstatter den variation mellem *individer*, som vi har i en population af fremmedbefrugtere. Dertil kommer, at selvbefrugtning sjældent er helt enerådende indenfor en art; i en udpræget selvbestøver, som f. eks. dyrket byg, forekommer fremmedbestøvning i en frekvens af en eller nogle få procent.

Hos de fleste højere planter og hos næsten alle højere dyr er dog fremmedbefrugtning den normale reproduktionsmåde, og der findes i virkeligheden en hel række mekanismer for at sikre fremmedbefrugtning eller gøre denne mere sand-

synlig. Hos hermafroditiske dyr, som f. eks. regnorme, bestemmer adfærdsmønstret, at der ikke sker selvbefrugtning, og hos planter har man mange eksempler på mekanismer, der vanskeliggør overførsel af pollen til et støvfang i den samme blomst eller i det mindste sørger for, at det pollen, der eventuelt havner på dets egne støvfang, ikke spirer. Der kan være tale om de rumlige forhold i blomsten, om at støvknapper og støvfang modner på forskellige tidspunkter, eller om genetisk-fysiologiske forhold, der forhindrer pollen i at spire på et støvfang af den samme plante. Hos nogle planter er disse genetisk-fysiologiske forhold koblet til morfologiske forskelle i blomsten, således at der forekommer to eller tre forskellige slags blomster i en population. Hos kodriver har vi f. eks. planter med langgrifede blomster og nogle med kortgrifede blomster, og hos kattehale forekommer tre forskellige typer blomster m. h. t. griffel- og støvtrådlængde; i begge eksempler kan befrugtning kun ske efter fremmedbestøvning.

Racer, underarter og økotyper

Hos fremmedbefrugtende planter og dyr – og dem er der trods alt flest af – vil hvert individ have en enestående kombination af anlæg, en kombination der ikke genfindes hos noget andet individ af arten (med mindre der er tale om enæggede tvillinger). Normalt er variationen dog ikke helt tilfældig. Visse gener og genkombinationer, og dermed visse egenskaber, vil være mere hyppigt forekommende i nogle dele af artens udbredelsesområde end i andre. Hos bananfluer (f. eks. arten *Drosophila pseudoobscura* i det vestlige Nordamerika), hvor man kender de genetiske forhold bedre end hos nogen andre flercellede dyr, har man i flere tilfælde kunnet påvise, at lokale populationer adskiller sig i hyppigheden af bestemte genkombinationer og at denne variation følger bestemte geografiske mønstre, f. eks. aftagende hyppighed fra nord mod syd. Blandt plante- og dyresystematikere er det jo også almindelig erfaring, at arter med stor udbredelse ofte er differentieret i geografiske eller økologiske racer, dvs. grupper af individer i et vist område, der gennemsnitligt afviger på en bestemt måde i udseende og egenskaber. Ofte er det hensigtsmæssigt at give særskilte navne til sådanne racer, og de bliver da af systematikerne kaldt underarter (subspecies). En arts videnskabelige navn består som bekendt af to ord, slægtsnavnet fulgt af et artsnavn. Hulkravet kodriver hedder f. eks. *Primula veris* (i slægten *Primula* findes der så også andre arter, *P. farinosa*, *P. vulgaris*, osv.). En underarts navn består af tre ord: Den race af *Primula veris*, som vi har i Danmark, hedder f. eks. *P. veris* subsp. *veris*, og i Sydøsteuropa findes en anden race, *P. veris* ssp. *columnae*.

Især for fugle er underartsbegrebet blevet flittigt brugt. Man har beregnet, at der findes ca. 8.600 fuglearter i verden, og at disse er delt op i 28.500 underarter,

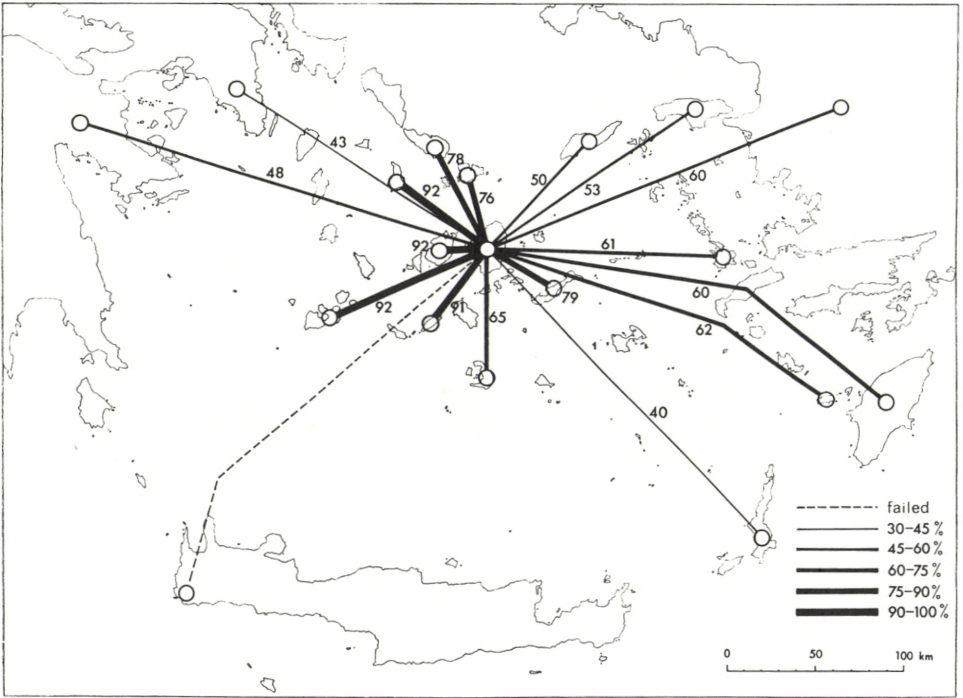


Fig. 2. Resultatet af krydsningsforsøg mellem populationer i *Nigella arvensis* komplekset (ranunkel-familien) i det ægæiske område. Planter fra den centralt beliggende ø (Naxos) er blevet krydset med planter fra 18 andre lokaliteter. Tallene og liniernes tykkelse angiver „pollenfertiliteten“, dvs. den gennemsnitlige procent farvbart pollen hos hybridplanterne, hvilket er et mål på graden af genetisk slægtskab mellem forældrene. I dette eksempel betyder værdier under c. 50% i praksis at planten er frøsteril. Som en konsekvens af bl.a. disse undersøgelser regnes planter fra den centralt beliggende øgruppe (Cycladerne) til en og samme art, medens f. eks. planter fra det græske fastland hører til en anden art. Fra Strid, 1970, side 119.

eller gennemsnitligt 3.3 underarter pr. art. Hos mange arter med stor udbredelse (f.eks. musvitten) er der brede overgangszoner, hvor individerne ikke med sikkerhed kan placeres i den ene eller anden underart. I de tilfælde, hvor underarterne forekommer f. eks. på isolerede øer eller i stærkt specialiserede miljøer, kan de være mere distinkte.

Den svenske botaniker Turesson påviste i 1922, at mange vidtudbredte arter er differentierede i økologiske racer, der er arveligt tilpassede bestemte miljøer og beholder deres egenskaber stort set uændrede ved dyrkning under ens kår. Turessons klassiske forsøgsmateriale er høgeurtarten *Hieracium umbellatum* (som er en art med normal kønnet forering i modsætning til mange andre høgeurter, der er apomiktiske). Populationer af *Hieracium umbellatum* blev indsamlet fra

forskellige lokaliteter langs Skånes kyster og fra indlandet, og dyrket side om side på forsøgsmarken. Det viste sig, at planter fra sandstrande også i dyrkning var nedliggende med lange skud og smalle, hårede blade. Planter fra klippekyster var korte og stive med brede, glatte og tykke blade, og planter fra indlandslokaliteter (skovlysninger, etc.) var høje og oprette og havde en speciel bladform. Turesson indførte termen *økotype* for disse økologiske racer.

Omfattende forsøg med økotype-differentiering hos planter blev foretaget i 1930'erne og 40'erne af danskeren J. Clausen, der var udvandret til Californien og dér dannede et succesrigt team sammen med D. D. Keck og W. W. Hiesey. Clausen, Keck og Hiesey havde adgang til tre forsøgsstationer, én nær havniveau i Stanford, én i ca. 1400 m højde og én nær trægrænsen i ca. 3.300 m højde i Sierra Nevada. De studerede flerårige arter i bl. a. slægterne *Achillea* (røllike) og *Potentilla* (potentil), der var udbredt lige fra havniveau til trægrænsen og i henhold hertil differentieret i økologiske racer. Teknikken var bl. a. den, at en enkelt tue (et individ) blev delt i tre dele, der så blev placeret på de tre forsøgsstationer, hvor udviklingen, blomstringen, etc., blev nøje studeret. Normalt udvikledes en økotype bedst på det niveau, hvor den oprindeligt hørte hjemme og således var arveligt tilpasset de herskende forhold; i nogle tilfælde kunne økotypen fra havniveau slet ikke overleve det koldere klima ved trægrænsen. I mange forsøg udvikledes den alpine økotype (fra trægrænsen) dog til en større og kraftigere plante på stationen ved 1400 m end på stationen ved 3.300 m, dvs. det niveau hvor den oprindeligt hørte hjemme. Dette illustrerer et andet vigtigt princip: Planter (og dyr) forekommer ikke nødvendigvis i det miljø, hvor de fysiske kår er optimale for dem, men der, hvor de har forholdsvis størst konkurrencedygtighed.

Menneskeracer

Også vor egen art er som bekendt differentieret i racer, der nok i nogen grad kan tolkes som tilpasninger til forskellige miljøforhold. Hvis vi tager en iøjnefaldende egenskab som hudfarve, er der jo klare geografiske forskelle, således at mennesker med mørk hud overvejende lever (eller levede) i troperne og mennesker med lys hud i tempererede og kolde områder. Man har spekuleret på, om den mørke hudfarve skulle beskytte mod f. eks. hudcancer ved langvarig stærk solbestråling, men den selektive værdi heraf er sikkert minimal, bl. a. fordi hudcancer oftest ikke optræder før efter reproduktiv alder. Vigtigere er nok det forhold, at mangel på mørk pigment i huden fremmer syntese af vitamin D (som jo dannes under indvirkning af solstråling); lys hudfarve skulle således være en fordel i områder med ringe solskin. Også andre raceegenskaber kan i større eller mindre grad tolkes som arvelige tilpasninger. Et interessant eksempel er følgende:

Det dominerende kulhydrat i mælk er sukkerarten lactose, som under indflydelse af et enzym spaltes i glucose og galactose. De kan begge, i modsætning til lactose, optages i kroppen. For at få gavn af kulhydratnæringen i mælk og mælkeprodukter må man således have det lactosenedbrydende enzym i tarmkanalen. Dette findes hos næsten alle spædbørn, men mangler hos mange voksne. Undersøgelser har vist, at der er meget store regionale og racemæssige forskelle i procenten af voksne personer, der mangler dette enzym; fra mindre end 15% blandt svenskere og hvide amerikanere til næsten 100% blandt thailændere, kinesere og (amerikanske) indianere. Vi ved, at mælkeproducerende husdyr begyndte at blive domesticeret i den Nære Orient for omtrent 6.000 år siden, og kan formode, at der derved opstod et selektionstryk for lactose-tolerance i de befolkninger, der konsumerede mælk og mælkeprodukter. I andre kulturer har der aldrig været tradition for at voksne mennesker konsumerer mælk, og det samme selektionstryk er derfor aldrig opstået. Man har beregnet, at med en selektiv fordel på kun en procent for den lactose-tolerante genotype, ville de observerede forskelle kunne opstå i løbet af omtrent 400 generationer.

Artsbegrebet

Vi har i det foregående set, hvorledes naturlig selektion (eller undertiden rent tilfældige svingninger, „genetic drift“) fører til dannelse af økotyper, racer og underarter. Der er al grund til at formode, at de samme gradvise ændringer under lange tidsperioder kan forklare fremkomsten af arter og højere enheder i det taxonomiske hierarki. Arten er den primære taxonomiske kategori. En feltbiolog der kender sin hjemegns flora og fauna vil sjældent være i tvivl om til hvilken art en bestemt fugl eller plante hører. En undersøgelse vil med ret stor sikkerhed kunne fastslå, at der f. eks. er 685 arter af karplanter i et vist område (plus/minus nogle procent p. gr. a. forskelle i opfattelse af artsafgrænsninger). Hvor mange slægter eller familier disse arter skal fordeles på er et vanskeligere spørgsmål, som ikke vil kunne besvares med mindre man inddrager materiale også fra andre områder i undersøgelsen, d. v. s. foretager en samlet bedømmelse af de slægter og familier hvortil arterne hører. Arten er en naturlig og fundamental biologisk enhed, men alligevel vanskelig at definere kort og entydigt. Et forsøg kunne lyde som følger: To populationer føres til forskellige arter, hvis der mellem dem samtidigt er morfologiske forskelle (morfologisk diskontinuitet) og reproduktiv isolering. Dermed er vi inde på det kritiske skridt i artsdannelseprocessen, reproduktiv isolering.

Forskellige arter kan normalt ikke krydses med hinanden. Der findes blandt dyr og planter en række biologiske mekanismer, der forhindrer eller vanskeliggør

artskrydsninger. Hos alle dyr spiller adfærdsmønstret en stor rolle; hos planter kan det være forskelle i blomstringstid, bestøvningsforhold, etc., der bidrager til at opretholde reproduktionsbarrierer mellem arter. Især bestøvningsforholdene er vigtige, da de i høj grad er med til at bestemme plantearters populationsstruktur og dermed deres evolutionsmønstre. Konsekvenserne af selvbestøvning er allerede blevet beskrevet. Hos fremmedbestøvede arter afhænger meget af, hvor specifik bestøvningsmekanismen er. Den mindst specifikke er vindbestøvning, som forekommer bl. a. hos græsser og mange af vore skovtræer. Når pollenet spredes tilfældigt over store afstande, kan man let forestille sig, at tendenser til lokale racemæssige forskelle vil blive udvisket og populationerne vil danne store sammenhængende enheder, hvor variationen er meget gradvis. Ved insektbestøvning vil det til gengæld være et mere eller mindre fint afpasset samspil mellem planten og det bestøvende insekt. Nogle blomster er forholdsvis uspecifikke, dvs. de kan bestøves af forskellige insektarter, medens andre er mere specialiserede. Inden for orkidéfamilien er det almindeligt med en meget høj grad af specialisering, således at en bestemt orkidé-art ofte kun kan bestøves af et ganske bestemt insekt. Man kender mange eksempler på meget intrikate mekanismer i så henseende, og der er ingen tvivl om, at vidtgående specialisering m. h. t. bestøvningsforholdene har været og er en vigtig mekanisme, når det gælder at skabe og opretholde grænser mellem de tusindvis af orkidé-arter, der forekommer, især i troperne. Mange forsøg har vist, at sådanne mekanismer er næsten den eneste reproduktive barriere mellem arter i mange grupper af orkidéer. Ved kunstig bestøvning kan man let lave artshybrider, f. eks. i slægten *Cattleya*, eller endda mellem medlemmer af hvad der traditionelt regnes for selvstændige slægter. Bestøvningsforhold som meget minder om dem i orkidéfamilien forekommer i øvrigt i den helt ubeslægtede svalerodfamilie (Asclepiadaceae) – et eksempel på såkaldt konvergent evolution. Også i andre plantegrupper kender man eksempler på et intrikat samspil – og sikkert en sam-evolution – mellem plantearter og bestøvende insekter. Det er sikkert ikke en tilfældighed, at frøplanternes hurtige udvikling i kridttiden falder sammen med en tilsvarende hurtig artsdannelse i mange insektgrupper. Utvivlsomt har der her ofte været tale om et samspil, bl. a. med hensyn til bestøvning.

Divergent og konvergent evolution

Reproduktiv isolering, som således er det kritiske skridt i en artsdannelsesproces, er oftest selv et produkt af naturlig selektion. Når to populationer gradvis bliver mere forskellige som resultat af tilpasning til forskellige miljøer (økologiske nicher), bliver det mindre sandsynligt, at deres genotyper vil kunne fungere harmo-

nisk sammen i en hybrid. Antag at hybriden har lavere vitalitet og fertilitet end gennemsnittet i de to forældrepopulationer. Krydsninger mellem individer inden for samme population vil give afkom der er bedre rustet til at overleve end det afkom, der opstår efter mellem-populationskrydsninger. Der vil opstå et selektionstryk for sådanne genetiske karakteristika der bevirker bestøvning og befrugtning inden for populationen og *mod* sådanne der tillader mellem-populationskrydsninger. Således kan man tænke sig, at processen forholdsvis hurtigt bliver selvforstærkende.

Hovedregelen er således, at naturlig selektion og tilpasning fører til, at en oprindeligt homogen art eller population spaltes i enheder med forskellig morfologi, udbredelse, økologi og adfærdsmønster. Dette kalder vi divergent udvikling. Samtidig sker der en naturlig uddøen af visse former, og artsantallet holdes derfor nogenlunde konstant. Der findes imidlertid også eksempler på, hvad vi kalder konvergent evolution, at planter og dyr tilhørende vidt forskellige taxonomiske grupper kommer til at ligne hinanden ved at de i lang tid er blevet udsat for lignende selektionstryk. Et eksempel er det ovenfor nævnte med specialiseret insektbestøvning i orkidé-familien og svalerod-familien. Noget lignende gælder for ørkenplanter: de har en række fælles tilpasninger til et tørt klima (tyk, vandoplagrende stamme, nedsænkede spalteåbninger, torne, etc.). Men ligheden er kun overfladisk. Hvis man studerer deres blomster, kan man finde, at de tilhører vidt forskellige systematiske grupper, kaktus-familien, vortemælk-familien, kurvblomst-familien, etc. Kaktus-arter fra Mexico er kommet til at ligne vortemælk-arter fra De Kanariske Øer eller det indre af Sydafrika. De er gennem millioner af år blevet udsat for stort set samme klimatiske forhold, og selektionen har drevet dem alle i en bestemt retning, hver fra sit udgangspunkt.

Polyploidi

Såkaldt primær artsdannelse er resultatet af gradvis tilpasning ved naturlig selektion over forholdsvis lange tidsperioder. Hos højere planter findes der en anden vigtig mekanisme for artsdannelse: *polyploidi*. I mange slægter og familier af karplanter danner kromosomtallene for de forskellige arter en polyplloid serie, dvs. de er multipler af et bestemt grundtal. I slægten *Triticum* (hvede) er der f.eks. arter med kromosomtallene 14, 28 og 42 (dvs. to, fire eller seks gange grundtallet 7). Omtrent en trediedel af alle højere planter, herunder mange vigtige kulturplanter, er polyplloide (dyrket hvede har f.eks. kromosomtallet 42; det er en *hexaploid* art). Hos dyr er polyploidi til gengæld et sjældent fænomen, hvilket sandsynligvis beror på, at de kromosomale mekanismer for kønsbestemmelse bliver alvorligt forstyrret, når kromosomtallet bliver to- eller tredoblet.

Der findes to principielt forskellige former for polyploidi: auto- og allopoloidi. Det første betyder, at kromosomkomplementet inden for en enkelt art er blevet fordoblet. Hvis en oprindelig art med to gange grundtallet (en *diploid*) betegnes AA, kan den give ophov til en *autotetraploid*, AAAA. Sådanne autopolyploider er sjældne i naturen, men er blevet eksperimentelt fremstillet i mange kulturplanter. Det er nemlig ofte sådan, at polyploiden bliver vegetativt større og kraftigere end den oprindelige diploide plante. Til gengæld får den dårlig fertilitet, hvilket hænger sammen med, at der nu er fire og ikke to ens kromosomer, der skal finde sammen, udveksle genetisk materiale og påny skilles i forbindelse med reduktionsdelingen (den celledeling der finder sted ved dannelse af kønscellerne). Denne proces kan ikke ske med samme præcision, når der er fire kromosomer indblandet som når der kun er to, og mange af de resulterende kønsceller vil ikke være funktionsdygtige. Det er sikkert grunden til, at autopolyploidi spiller en underordnet rolle som artsdannelsemekanisme i naturen. Blandt dyrkede planter har eksperimentelt fremstillede autopolyploider fået størst betydning i de tilfælde, hvor det er den vegetative produktion man udnytter (som f.eks. hos hvidkløver). Derimod har det vist sig ikke at være nogen god idé at dyrke f.eks. autotetraploid byg eller rug, hvor udbyttet jo er beroende af høj og regelmæssig fertilitet.

Eksperimentel fremstilling af polyploider kan ske ved hjælp af et kemikalie, colchicin, der udvindes af tidløs, en crocus-lignende plante, der blomstrer uden blade sent om efteråret. Colchicin lammer celledelingen, eller rettere forhindrer af datterkromosomerne kan transporteres til de to modsatte ender af cellen. Når der påny dannes en membran omkring cellekernen, vil den have dobbelt så mange kromosomer. Hvis man har været så heldig at ramme et vækstpunkt, kan man få et skud eller eventuelt en hel plante med fordoblet kromosomtal. På denne måde kan man nu rutinemæssigt fremstille polyploider af de fleste planter.

I naturen er det en anden form for polyploidi, der er langt almindeligere og i virkeligheden en meget vigtig artsdannelseproces hos planter. Det er *allopolyploidi*, som betyder, at kromosomkomplementerne fra to forskellige arter adderes (hvis de to arter betegnes AA og BB, bliver deres allotetraploid således AABB). Det var Øjvind Winge, der i 1917 først fremsatte den teori, at polyploide serier i naturen opstår ved artshybridisering og fordobling af kromosomerne hos hybridene. Snart fik man det første eksempel på, at en allerede kendt og eksisterende tetraploid art blev „genfremstillet“ i laboratoriet. Det var Müntzing, som ved at krydse to diploide arter i hanekroslægten (*Galeopsis pubescens* og *G. speciosa*) frembragte en tetraploid plante, der på det nærmeste var identisk med *G. tetrahit* (almindelig hanekro). Efter alt at dømme, var det her lykkedes at efterligne en metode som Vorherre havde brugt til at skabe arten almindelig hanekro. Si-

denhen har man fundet adskillige lignende eksempler. Enårig rapgræs (*Poa annua*), som er en tetraploid med kromosomtallet 28, er f. eks. blevet kunstigt fremstillet ved krydsning og efterfølgende kromosomfordobling af to beslægtede arter med kromosomtallene 14. I andre tilfælde har man kunnet fremstille helt nye arter, som ikke eksisterer i naturen. Et sådant eksempel er rug-hvede, som har 14 kromosomer fra rug og 42 fra hvede. I praksis er der her tale om en helt ny kornart.

Af Europas vilde karplanter er måske en trediedel polyploide. Frekvensen af polyploide arter viser klare regionale forskelle, således at den er lavest i Middelhavsområdet og højest længst mod nord. Der er forsøgt flere forklaringer til denne fordeling, og der er sikkert en kombination af årsager, bl. a. følgende:

En nyopstået allopolyploid (og i endnu højere grad den sjældnere autopolyploid) bliver direkte udsat for et stærkt selektionstryk. Allopolyploiden er genetisk set en mellemting mellem de to forældrearter, dens genotype er ikke så velbalanceret og den er sandsynligvis ikke særlig godt tilpasset nogen eksisterende økologisk niche. Almindeligvis er også fertiliteten noget reduceret. For en sådan plante vil det være en stor fordel at være flerårig, sådan at den får chancen for at producere afkom i flere på hinanden følgende år, og især vil det være af betydning om den også har evne til vegetativ formering eller apomiktisk frødannelse. I Nordeuropas flora er der netop en forholdsvis høj procentdel af arter, der er flerårige og har vegetativ formering eller apomiktisk frødannelse, hvilket kan forklare noget af den høje frekvens af polyploider i dette område. Vor flora er jo også som bekendt indvandret efter istiden, og det ser ud til at netop polyploider er særligt velegnede til at kolonisere nye områder (de er ofte hvad vi kalder aggressive arter), noget som nok hænger sammen med deres højere genindhold og dermed større variationsevne.

Industrimelanisme. Økosystemers udvikling

Tilpasning og evolution sker ikke alene i henhold til det fysiske miljø, men også ved konkurrence mellem forskellige arter af planter og dyr. Dette princip kan demonstreres ved den såkaldte „industrimelanisme“ hos nogle arter af natsommerfugle i det sydlige England. De oprindelige former har lyse vinger med mønstre, som gør dem næsten usynlige på træstammer, der er overgroet med lichener. De er således godt beskyttede mod insektædende fugle („predatorer“ i den økologiske terminologi). Den industrielle udvikling i England i 1700- og 1800-tallet førte til stigende grad af luftforurening i mange områder; træstammerne blev røgsværdede og lichenerne forsvandt. Natsommerfuglenes naturlige camouflager virkede ikke længere. I naturlige populationer af disse natsommerfugle optræder der

imidlertid mørkfarvede former, som nu begyndte at tiltage i frekvens i forurenede områder. Det var nu deres farvetegning, der virkede som camouflag. Faktisk har man kunnet vise en nydelig sammenhæng mellem frekvensen af den mørke form og graden af forurening. Glædeligt nok er det nu sådan, at den lyse form atter tiltager i frekvens i mange områder efter at forureningsniveauet er blevet bragt ned.

Som vist i det forrige eksempel og i eksemplet med orkidéer og deres bestøvere, er forskellige arter af planter og dyr afhængige af hinanden og konkurrerer med hinanden. Hele dette komplicerede væv kalder vi et økosystem. Også økosystemer udvikles og tilpasses skiftende miljøforhold. Et eksempel er følgende:

Det nordamerikanske og det sydamerikanske kontinent kom først i kontakt med hinanden ved dannelsen af Panama-broen i Pleistocæn-tiden for ca. 2 millioner år siden. En rigt differentieret fauna af pattedyr eksisterede da på de to kontinenter. Uafhængigt af hinanden havde de udviklet sig således, at de udfyldte de eksisterende økologiske nicher; der var balance mellem små og store dyr, mellem græsædere og kødædere. Af fossilfund ved man, at de nordamerikanske pattedyrarter fordelte sig på ca. 25 familier, de sydamerikanske på ca. 30. I mange tilfælde var arterne faktisk kommet parvis til at ligne hinanden, et eksempel på konvergent evolution. Da der opstod landforbindelse mellem de to kontinenter, skete der en dramatisk udveksling af arter, og antallet af pattedyrfamilier steg i både Nord- og Sydamerika. Der opstod en voldsom konkurrence mellem arter der var tilpasset de samme eller lignende økologiske nicher. De nordamerikanske arter, som havde udviklet sig i konstant kontakt med andre arter på de nordlige kontinenter, viste sig i de fleste tilfælde at være mere konkurrencedygtige end de sydamerikanske, der gennem lang tid var udviklet i isolering. Efterhånden indtrådte der atter en balance, hvor antallet familier af pattedyr i både Nord- og Sydamerika var noget nær det oprindelige.

Studiet af fossiler og sammenlignende morfologi

Vort tidsperspektiv på den biologiske udvikling har ændret sig på dramatisk vis siden de første evolutionsteorier blev fremsat. Endnu ind i 1700-tallet placerede man verdens skabelse nogle få tusinde år tilbage i tiden. Ved slutningen af 1800-tallet var dette interval blevet udstrakt til omtrent 40 millioner år, og i og med opdagelsen af radioaktive isotoper med meget langsom nedbrydning er det blevet forøget endnu 100 gange til omtrent 4.6 milliarder år. Oplysninger om slægtskabsforholdene mellem grupper af organismer kan vi i enkelte tilfælde få gennem studier af serier af fossiler, men ofte er man henvist til mere indirekte metoder. En retning blandt systematikere hævder, at nulevende organismer bør klassi-

ficeres i taxonomiske enheder (taxa) udelukkende efter graden af lighed eller ulighed i morfologiske, anatomiske og andre karakterer (såkaldt *fænetisk* klassificering). Et sådant system har den fordel, at det bliver overskueligt og reproducerbart (med mindre der tilkommer nye sæt af oplysninger), og egner sig til matematisk behandling. Til gengæld vil det føre til, at i virkeligheden ubeslægtede taxa, som er kommet til at ligne hinanden ved konvergent evolution, føres sammen i f. eks. den samme familie. En rent fænetisk klassificering er derfor uhensigtsmæssig, når man ønsker at se plante- og dyreverdenen i et evolutionært perspektiv. En anden skole af systematikere mener netop, at klassificeringen bør genspejle de evolutionære forhold, således at evolutionært beslægtede taxa bør placeres sammen, selv om der måske er udviklet store uligheder mellem dem (*fylogenetisk* eller *cladistisk* klassificering). Det kan synes indlysende, at en sådan betragtningsmåde er mere biologisk korrekt, men i virkeligheden er det kun sjældent, at man har tilstrækkelige oplysninger for med sikkerhed at kunne afgøre den evolutionære forbindelse mellem grupper af nulevende taxa.

Når fossilfund ikke giver væsentlige oplysninger, er man henvist til indirekte at søge at bedømme graden af slægtskab mellem nulevende grupper af organismer. Den klassiske fremgangsmåde er sammenlignende morfologi og anatomi. Når man ønsker at studere en mindre gruppe af nært beslægtede arter, er systematiske krydsningsforsøg i regelen den bedste metode for at skaffe oplysninger om slægtskabsforhold. Graden af interfertilitet, kromosomernes optræden ved reduktionsdeling i hybrider, etc., vil give vigtige informationer i så henseende. Men så snart man er kommet over artsniveauet, dvs. er interesseret i graden af slægtskab mellem slægter, familier og ordener, kan man ikke længere bruge krydsningsmetoden. Her har molekylærbiologien givet os nogle nye muligheder for at måle graden af genetisk lighed mellem vidt forskellige organismer. En af de mest interessante, og måske den mest fundamentale, er DNA-hybridisering. De arvbærende DNA-molekyler består som nævnt normalt af dobbeltråde. Under særlige omstændigheder kan disse spaltes, så man får DNA bestående af simple tråde. Hvis nu simpel-trådet DNA fra to forskellige organismer føres sammen, får man en parring de steder, hvor nukleotidsekvenserne er ens (eller rettere, komplementære). Højeste overensstemmelse får man selvfølgelig mellem to simple DNA-tråde fra den samme art (af forskellige grunde bliver tallet for genetisk lighed dog ikke 100% men væsentligt lavere). Således giver kombinationen menneske/menneske 18%, menneske/rhesus-abe 14%, menneske/mus 6% og menneske/laks 1.5%. Mellem DNA fra menneske og DNA fra bakterien *Escherichia coli* findes ingen påviselig overensstemmelse.

Menneskets evolution

Den moderne forskning har stort set kunnet bekræfte og underbygge den evolutionsteori, der blev fremsat af Darwin for nu 120 år siden. Hvad gælder det dengang mest kontroversielle afsnit i Darwins „Origin of Species“, menneskets egen evolution, er en lang række nye oplysninger blevet føjet til billedet, dog uden at ændre nogen fundamentale principper. Vi kender nu i grove træk udviklingen fra *Australopithecus*, en hominid eller menneskelignende abe, der optrådte i Øst- og Sydafrika for 3–4 millioner år siden, via *Homo erectus* og andre mellemformer frem til det moderne menneske (*Homo sapiens*). De processer der førte til fremkomsten af *Homo sapiens* er ikke principielt anderledes end dem, der har bestemt udviklingen af andre dyre- og plantearter. Men hele den enorme ændring, der derefter er sket i menneskets forhold, især efter at agerbruget skabte grundlaget for store bofaste befolkninger, er noget der er grundlæggende forskelligt fra biologisk evolution. Et menneske i dag er ikke principielt anderledes udrustet fysisk og mentalt end Cro-Magnon-manden for 40.000 år siden – det er en altfor kort periode i det evolutionære perspektiv. Kulturel evolution har omskabt menneskets fysiske miljø og sociale forhold i løbet af en tidsperiode der er så kort, at der ikke samtidigt er sket nævneværdig biologisk evolution. Det vil også sige, at menneskets genotype er tilpasset de forhold der eksisterede i den ældre stenalder, ikke i det moderne samfund, noget som kun i ringe grad er gået op for politikere, byplanlæggere og sociologer.

Forfatteren ønsker at takke lektor Niels P. Kristensen, Zoologisk Museum, der har gennemset manuskriptet, især fra et sprogligt synspunkt.

Referencer

- Ayala, F. J. 1978: The mechanisms of evolution. – *Scientific American*, Sept. 1978: 48–61.
- Darwin, Ch. 1859: *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. – Murray, London (flere senere udgaver).
- Hamrick, J. L. & Allard, R. W. 1972: Microgeographical variation in allozyme frequency in *Avena barbata*. – *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 69: 2100–2104.
- Lamarck, J. B. 1809: *Zoological Philosophy*. Translated by H. Elliot, reprinted 1963. – Hafner, New York.
- Mendel, G. 1865: Versuche über Pflanzenhybriden. – *Verhandl. Naturf. Verein, Brünn*. Svensk översættelse af Robert Larsson (Gregor Mendel: „Försök med växtbastarder“. Bokförlaget Aldus, Stockholm, 1965, 62 sider).
- Miller, S. J. 1953: A production of amino acids under possible primitive earth conditions. – *Science* 117: 528.
- Miller, S. J. & Orgel, L. E. 1974: *The Origins of Life on the Earth*. – Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.
- Strid, A. 1969: Evolutionary trends in the breeding system of *Nigella*. – *Bot. Notiser* 122: 380–397.
- 1970: Biosystematic studies in the *Nigella arvensis* complex. – *Opera Bot.* 28: 1–169.
- Turesson, G. 1922: The genotypical response of the plant species to the habitat. – *Hereditas* 3: 211–350.
- Watson, J. D & Crick, F. H. 1953: A structure for desoxyribose nucleic acid. – *Nature* 171: 737.

Nogle lærebøger m. m.

- Dobzhansky, Th. 1970: *Genetics of the Evolutionary Process*. – Columbia University Press.
- Dobzhansky, Th., Ayala, F. J., Stebbins, G. L. & Valentine, J. W. 1977: *Evolution*. – W. H. Freeman & Co., San Francisco.
- Grant, V. 1963: *The Origin of Adaptations*. – Columbia University Press.
- 1971: *Plant Speciation*. – Columbia University Press.
- Heie, O. E. 1969: *Evolutionslære*. – Aschehoug, København.
- Mayr, E. 1969: *Principles of Systematic Zoology*. – McGraw-Hill, New York.
- 1970: *Populations, Species, and Evolution*. – Harvard University Press.
- Müntzing, A. 1971: *Årftlighetsforskning*, 4. uppl. – Gummessons Boktryckeri AB, Falköping.
- Scientific American, Sept. 1978. Temanummer om evolution.
- Stebbins, G. L. 1950: *Variation and Evolution in Plants*. – Columbia University Press.
- 1971: *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. – E. Arnold, London.

Grundvidenskaben i dag er navnet på en række af 30 foredrag, som Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab afholdt i 1976–79. Fremtrædende forskere, hovedsagelig medlemmer af Selskabet, søgte ved at fortælle om udviklingen i den sidste menneskealder inden for de forskellige naturvidenskabelige og humanistiske videnskabsgrene at bidrage til større forståelse af den forskning, der ikke direkte stiler mod praktisk anvendelse, men mod forøget indsigt i sammenhængen i verden.

Pjeceserien bygger på disse foredrag. Fremstillingen er gjort så almen, at de enkelte hæfter kan tjene som udgangspunkt for videre beskæftigelse med de behandlede fag og emner. Hertil hjælper også omfattende litteraturhenvisninger.

Foredragene udgives i 30 hæfter (3 bind). De 10 første udkom 1977–78 med titelark i hæfte 10. Siden er 11–15 udsendt, og fra efteråret 1979 går serien videre. Prisen incl. 20,25% moms er kr. 13,10, fra nr. 11 dog kr. 14,25. Hæfterne kan købes i boghandelen, eller man kan få dem tilsendt fortløbende og portofrit ved at abonnere hos Folkeuniversitetet i København.

Titlerne er følgende:

1. Mogens Pihl: Hvad er grundvidenskab?
2. Erling Bjøl: Politik som videnskab.
3. Søren Egerod: Det fjerne Østens sprog – sammenhænge og påvirkninger.
4. C. Møller: Omvæltninger i fysikernes tankesæt i vort århundrede.
5. Arne Noe-Nygaard: Jordens nye ansigt.
6. Olaf Pedersen: De eksakte videnskabers historie.
7. P. Nørregaard Rasmussen: Økonomisk vækst.
8. Erik A. Nielsen: Hvad kan litteraturvidenskaben?
9. Ingmar Bengtson: Musikvidenskab – nu og i fremtiden.
10. Ole Maaløe: Biologiens molekylære grundlag.
11. Bernhard Gomard: Retsvidenskabens opgaver og særpræg.
12. C. Overgaard Nielsen: Økologi som grundvidenskab.
13. Arild Hvidtfeldt: Religionssociologiens plads blandt humaniora.
14. Hans H. Ussing: Om årsagerne til elektriske fænomener i levende organismer.
15. Niels Thomsen: Historiske opinionsstudier.
16. I. K. Moustgaard: Psykologien som eksperimentalvidenskab.
17. Werner Fenchel: Om matematikkens begreber og metoder.
18. Arne Strid: Evolution – det moderne syn på tilpasning og artsdannelse.

Pris kr. 14,25 incl. 20,25% moms.

ISBN 87-87696-20-7

