

DET KONGELIGE DANSKE VIDENSKABERNES SELSKABS PJECE SERIE

GRUNDVIDENSKABEN I DAG

20



C. BARKER JØRGENSEN

DYRENE OG ÅRSTIDERNES VEKSLER

*Forplantningscykler og deres reguleringsmekanismer*

UDGIVET AF FOLKEUNIVERSITETET I KØBENHAVN

1980

*Redaktion:*

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

---

C. BARKER JØRGENSEN er født 1915, tog magisterkonferens i zoologi 1941 og blev dr. phil. 1950 på en afhandling om paddernes vandbalance. Han har siden 1945 været knyttet til Zoofysiologisk laboratorium ved Københavns Universitet, fra 1965 som professor. Hans videnskabelige arbejde har behandlet emner fra dyrenes ernæringsbiologi, salt- og vandbalance, hormonfunktioner og forplantning, samt fysiologiens historie. I de senere år har interessen i stigende grad været studiet af samspillet mellem dyrene og deres omgivelser, dvs. den økologiske fysiologi. Han blev indvalgt i Videnskabernes Selskab 1965.

---

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

*Forlag:*

Folkeuniversitetet i København  
Købmagergade 52  
1150 København K

*C. Barker Jørgensen*

## DYRENE OG ÅRSTIDERNES VEKSLLEN

*Forplantningscykler og deres reguleringsmekanismer*

### *Indledning*

De fleste dyrearter lever i troperne, og de fleste større dyregrupper har deres oprindelse dér, dvs. i omgivelser, der er mere eller mindre konstante året rundt, uden vekslende årstider. Men dyrelivet har formået at udbrede sig over hele Jorden og tilpasse sig de mest ekstreme omgivelser, som vi træffer dem i polarområdernes evige is, i ørkener, i dybhavet eller i bjerghøjderne.

Mellem disse yderpunkter befinder sig de såkaldte tempererede områder, der udmærker sig ved deres skiftende årstider med astronomisk præcise svingninger i dages længder og med knap så regelmæssige årlige svingninger i temperaturen. Inden for de tempererede områder, hvor vi selv bor, udgør de årlige svingninger i temperaturen den primære faktor i omverdenen som plante- og dyrelivet har måttet tilpasse sig.

Dyrelivet afhænger i sidste ende af plantelivet. Det er planterne, der ved hjælp af solenergien producerer organisk stof, dvs. mad, som kan udnyttes af de planteædende dyr. Planteæderne kan så i næste led tjene som føde for kødæderne. I troperne kan planterne vokse året rundt, og dyrelivet har således en konstant fødekilde. Men bevæger vi os fra troperne mod nord eller syd bliver den årlige vekslen i livsbetingelserne gradvis større, og der stilles større og større krav til planternes og dyrenes tilpasning. Plantelivet tilpasser sig ved kun at vokse og deponere organisk stof i sommerhalvåret. Dyrelivet må således tilpasse sig både de årlige svingninger i temperaturen og i produktionen af primærføden, planterne.

Dyrelivets tilpasning til årstidernes skiftende klima og ernæringsbetingelserne er et så vældigt emne, at det kun vil være muligt at berøre nogle hovedtræk og belyse dem ved eksempler.

### *Det menneskeskabte klima*

Vi kunne begynde med at spørge om, hvorledes mennesket har tilpasset sig til at leve i omgivelser med vekslende årstider. Ja, vi kender allerede svaret. Vi har skabt vort eget lokale klima i form af boliger, hvor vi regulerer temperaturen, og påklædning der beskytter os mod udendørsklimaets ekstreme svingninger. Sam-

tidig har vi gjort os uafhængige af de årlige svingninger i planteproduktionen ved at opmagasinere sommerens produktion eller importere fra andre egne af Jorden.

Vi har gjort vore husdyr uafhængige af årstidens vekslen på samme måde, ved kunstigt at skabe et drivhusagtigt klima for dem.

Disse foranstaltninger, som først og fremmest tjener til at beskytte os selv og vore husdyr mod vinterhalvårets barske livsbetingelser, har en lang række andre dyr draget fordel af ved at tilpasse sig de kunstige miljøer i vore boliger, stalde, drivhuse, kornsiloer og andre lagre, m. m. Dette dyreliv omfatter skadedyr, som rotter og mus og en lang række insekter, der lever af vore forråd, men også en række uskadelige eller endog nyttige dyr.

Det er et udbredt træk hos alle disse skabninger, mennesker som dyr, at de lever en tilværelse, der kun i ringe grad er påvirket af årstidernes vekslen. Man har adgang til føde året rundt, og man vokser og forplanter sig stort set uafhængigt af årstiderne, således som det er typisk for dyr, der lever i tropernes konstante klima.

### *Livsmønstre hos dyrelivet i de tempererede egne*

Anderledes med dyrelivet uden for den menneskeskabte drivhustilværelse. Det udendørs, vilde dyreliv er udsat for de skiftende livsbetingelser, der følger med de vekslende årstider, gunstige om sommeren og ugunstige om vinteren. Sommeren er væksttiden, hvor dyrene finder føde, kan vokse og formere sig, og opbygge energireserver, især i form af fedt. Om vinteren tæres der på reserverne.

Men inden for denne generelle ramme findes der mange forskellige tilpasningsmønstre.

Mange pattedyr og fugle, der lever på vore breddegrader, fører en aktiv tilværelse året rundt, baseret dels på, at de kan finde føde også om vinteren, dels på næringsreserver i fedtdepoter som nedlægges i den gunstige årstid.

Andre af vore pattedyr og fugle opretholder livet om vinteren gennem særlige forholdsregler. De fleste af vore fuglearter drager mod syd, til områder hvor naturen er mere gæstfri og byder på mad og varme også om vinteren.

Denne mulighed har pattedyrene ikke. De må benytte andre løsninger til at klare sig gennem vinteren. Nogle lever af de frø og frugter der sidder tilbage på planter, buske og træer om vinteren. Egern kan klare sig med disse ressourcer, ofte suppleret med forråd som de selv samler sammen og gemmer. Også musearter kan samle forråd, og så stort set opholde sig i gravede gange og rum under jorden, i frostfri dybde.

Disse tilfælde er eksempler på, hvordan fugle og pattedyr har tilpasset sig vin-

teren ved hjælp af en særlig adfærd, fuglene ved at trække bort, flygte fra vinteren, pattedyrene ved at samle forråd og eventuelt unddrage sig den værste kulde ved at leve underjordisk. Dyrene opretholder deres normale høje legemstemperatur også om vinteren, og der sker ingen grundlæggende ændringer i deres legemsfunktioner, dvs. deres fysiologi.

Andre pattedyr tilpasser sig vinterbetingelserne ved mere gennemgribende omlægninger af de fysiologiske processer. De omstiller sig fra den høje sommeraktivitet til en væsentligt reduceret aktivitet om vinteren ved at gå i vinterdvale. Ved denne omstilling nedsættes legemstemperaturen fra den normale som vi kender hos mennesker, dvs. omkring de 37°C (hos nogle dyr lidt højere, hos andre lidt lavere), til temperaturer, der nærmer sig omgivelsernes. Denne store nedsættelse af legemstemperaturen resulterer i et tilsvarende nedsat stofskifte, dvs. nedsat forbrug af energi. Legemets fedtdepoter og andre energidepoter vil derfor række længere.

Vinterdvalen kender vi fra pattedyr som pindsvinet, hasselmusen og birkemus. Men vinterdvale er endnu mere udbredt hos de lavere grupper af hvirveldyrene, hos krybdyrene og padderne.

Krybdyrene og padderne kaldes tit koldblodede dyr. Vekselvarme er en bedre betegnelse, fordi dyrenes temperatur følger, veksler, med omgivelsernes temperatur. Krybdyrs og padders legemstemperatur kan derfor være høj når omgivelsernes temperatur er høj.

Især krybdyr, men også nogle padder, kan ligefrem regulere deres legemstemperatur på værdier, der nærmer sig pattedyrenes og fuglenes, ved at benytte sig af varmekilder i deres omgivelser, solens stråler eller varmen fra et solopvarmet underlag, sten, sand eller jord. Når legemstemperaturen stiger over den ønskede fjerner dyrene sig fra varmekilden og søger skygge, når temperaturen falder søger de tilbage til solskinet eller lægger sig til opvarmning på det hede underlag.

Om sommeren kan krybdyr og padder således opretholde en høj legemstemperatur, der er en forudsætning for deres aktive liv, inklusive vækst og oplagring af næringsdepoter. Men når efteråret kommer og temperaturen falder nedsættes også de vekselvarme dyrs aktivitet. Fødeindtagelsen ophører gradvis, væksten standser, og stofskiftet falder. Dyrene opsøger beskyttede steder under jorden, hvor de kan unddrage sig de mest ekstreme klimatiske betingelser som vinteren måtte byde på. Mange padder graver sig ned i jorden og holder sig her i frostfri dybde. Dvs. i en streng kuldeperiode, hvor frosten går dybere og dybere, vil padderne gradvis grave sig længere og længere ned. Dette forhold viser at vinterdvalen ikke er en fuldstændig passiv periode hvor dyrene går ind i en form for søvntilstand som isolerer dem fra omverdenen. Vi må forestille os at dyrene også i vinterdvalen er i kontakt med deres omverden og bl. a. registrerer temperaturen,

så de kan tage forholdsregler derefter. Vinterdvalen må opfattes som en tilpasning i organismens adfærd og fysiologi til ændrede ydre kår om vinteren.

Vi har hidtil beskæftiget os med livsmønstre hos de højere dyr, de firbenede hvirveldyr, som tilpasning til årstidernes vekslen. Disse såkaldt højerestående dyr udmærker sig ved at være store og ved i reglen at leve flere til mange år.

De lavere, hvirvelløse dyr er overvejende små og har et kort liv. De fleste hvirvelløse dyr har tilpasset sig livet i de tempererede områder gennem énarige cykler, som det ses typisk hos insekterne: Livet udfolder sig i sommerhalvåret, hvorefter de fleste voksne dør.

Artens eksistens opretholdes på forskellig måde. Voksne individer kan overleve og starte nye generationer næste sæson, eller individer kan overleve i særlig modstandsdygtige eller beskyttede puppestadier, eller æg kan overleve og klækkes til larver når klimaet igen bliver gunstigt.

### *Forplantningens tilpasning til årstidernes vekslen*

Dyrenes tilpasning til at leve i omgivelser med skiftende årstider viser sig måske mest slående i deres forplantning. Dyrenes forplantning er tilpasset således at afkommet sættes i verden på den tid af året, der er mest gunstig for dets trivsel og overlevelse. Selv dyr der er aktive året rundt, f. eks. vore hjorte, ræv, mår og vore standfugle, har en sådan årstidsbestemt forplantning. Der må således være udviklet mekanismer, der sikrer denne nære korrelation mellem årstid og forplantning hos de forskellige dyrearter. Vi må endvidere antage at disse mekanismer styres af omverdensfaktorer. Karakteren af mekanismerne og deres forhold til faktorer i dyrenes omverden kan måske bedst belyses gennem nogle eksempler.

Vore hjorte føder deres kid om foråret eller tidligt på sommeren når vegetationen er frisk og kraftig, dvs. ernæringsbetingelserne er gode for moderen og for mælkeproduktionen. For kuppet betyder det at blive født om foråret derfor både gode ernæringsbetingelser og et mildt klima. Det betyder også at kuppet kan nå at vokse sig stort og modstandsdygtigt før vinteren kommer.

Hjortens nedkomst om foråret forberedes mange måneder i forvejen, svarende til den lange drægtighedsperiode. Vi ser da også at hjortene kommer i brunst og parrer sig om efteråret. Og efteråret er den eneste tid på året, hvor parring sker.

Hvis vi tænker i udviklingsmæssige baner må vi forestille os, at der under hjortens udvikling er blevet etableret mekanismer, der sikrer at hjortene kun starter en forplantningsperiode om efteråret, eller når de ydre kår, omverdensfaktorerne, svarer til dem, der normalt hersker om efteråret. Mekanismen, der sikrer at vore hjorte kun påbegynder deres forplantningscyklus under efterårsbetingelser, er arveligt fastlagt og øjensynlig opstået gennem den naturlige udvælgelse. Vi

kan let forestille os, at hjorte som måtte komme i brunst på andre tidspunkter af året, f. eks. om foråret, og således ville føde deres unger ved vintertid, ville være udsat for særlig stor dødelighed blandt ungerne. Denne overdødelighed ville resultere i at arveanlæg, der disponerer for brunst uden for efteråret, ville forsvinde fra bestanden af hjorte.

Vi kan således sige, at den omverdensfaktor, der har resulteret i hjortens genetisk fastlagte forplantningsmønster er de gunstige ernæringsmæssige betingelser, der normalt råder når kiddene fødes. Men det er ikke denne omverdensfaktor, der direkte er ansvarlig for brunstens indtræden om efteråret. Her viser der sig en anden type mekanisme, der tilpasser den årlige forplantningscyklus til de vekslende årstider. Denne mekanisme er karakteriseret ved, at visse omverdensfaktorer virker som stimuli for igangsættelse af den række processer, der ender med at kønskirtlerne producerer modne æg og sæd og at brunsten og parringen indtræder. Det er i reglen denne mere fysiologiske mekanisme man har i tankerne, når man taler om de reguleringsmekanismer, der tilpasser forplantningscyklus til dyrenes omverden.

### *Det biologiske ur*

De største fremskridt i udforskningen af de fysiologiske mekanismer, der regulerer de årlige forplantningscykler hos dyr fra Jordens tempererede egne, er gjort hos arter hvis forplantningsrytme hovedsagelig er bestemt af omgivelsernes vekslende daglængde.

Daglængdens betydning som regulerende faktor for forplantningsrytmen og andre årstidsbestemte aktiviteter har særlig været studeret hos fugle. Dette hænger sammen med, dels at daglængden let lader sig manipulere med i form af kunstig belysning, der kan give dag- og natlængder efter ønske, dels at fugle udgør et velegnet forsøgsmateriale.

Det har længe været kendt, at kønskirtlerne hos fugle fra de tempererede områder begynder at vokse og udvikle sig når dagene længes. Forsøg viste at denne vækst udeblev hvis fuglene blev holdt ved en kunstig kort dag, f. eks. ved at kunstigt lys i 8 timer regelmæssigt fulgtes af mørke i 16 timer. Man fandt også, at hvis fugle om efteråret blev udsat for et belysningsmønster svarende til lange dage ville deres æggestokke og testikler begynde at vokse og udvikle sig før den normale tid. Fuglenes kønsmodning og forplantning var således ikke primært knyttet til en bestemt årstid, men til et belysningsmønster, der var karakteristisk for en bestemt årstid.

Lignende erfaringer har man gjort blandt pattedyr. Hos hjorte og får f. eks. er det de korte dage om efteråret, der udløser kønskirtlernes funktion og fører til

brunstperiode. Får, der transporteres fra den nordlige til den sydlige del af jordkloden, eller omvendt, vil i løbet af kort tid lægge deres forplantningstid om med et halvt år, svarende til årstidsskiftet når man passerer ækvator.

Til at begynde med antog man, at det var de lange eller korte dage, der virkede som omverdensstimuli og satte kønsmodningen i gang eller hæmmede den. Men yderligere forsøg viste at kønsmodningen, f.eks. testikeludvikling hos fugle, kunne fremkaldes af helt andre belysningsmønstre. Hvis man således lod en belysningsperiode svarende til en kort dag, f.eks. 6 timer, supplere med en kortvarig belysningsperiode, f.eks. på 15 min., givet til forskellig tid under de efterfølgende 18 timers mørke, så fandt man testisvækst hos fugle, der havde fået denne kortvarige belysning på en bestemt tid af natten. Med andre ord: fuglene udviste en følsomhed for lys som var begrænset til et bestemt tidsrum inden for det kunstige belysningsdøgn.

Iagttagelser af denne art førte problemet om dyrenes årlige forplantningscyklus og dens reguleringsmekanisme ind i en større sammenhæng, der omhandler biologiske rytmer. Rytmask aktivitet er overmåde udbredt blandt de levende organismer fra de laveststående til de højeststående. De mest påfaldende og bedst studerede rytmer er knyttet til døgnrytmen, som er den vigtigste rytmiske omverdensfaktor. Rytmerne kan f.eks. være døgnsvingninger i legemstemperaturen, i motorisk aktivitet, i søvn- og vågentilstand, i ædeaktivitet, m. m. Sådanne døgnrytmer fortsætter i reglen, i hvert fald et stykke tid, efter at organismen unddrages den dagligt svingende lyspåvirkning ved at blive holdt i konstant lys eller mørke.

Rytmerne er altså blevet „indbygget“ i organismen, og man taler om det biologiske ur.

Men den nærmere analyse viste at døgnrytmerne ikke længere var nøjagtigt 24 timers rytmer når organismen blev holdt ved konstant lys eller mørke. Svingningerne kunne være lidt kortere eller lidt længere end døgnrytmen, og man indførte begrebet circadiane rytmer (circa = omtrent, og dies = dag). Man siger at den indbyggede rytme, det biologiske ur, „løber frit“ når organismen ikke er udsat for lysets døgnsvingninger, og at disse døgnsvingninger „stiller“ det biologiske ur.

De circadiane rytmer har spillet en dominerende rolle i de senere års forskning over de mekanismer, der regulerer den årlige forplantningscyklus og andre årsrytmer hos fugle fra de tempererede egne. De andre årsrytmer omfatter rytmer i ernæringstilstanden, der ytrer sig i ophobning af fedt, især hos trækfugle forud for trækket, der også er en årsrytme, samt årlige fjerskifter.

Foruden det circadiane biologiske ur synes også et biologisk ur med en rytme på et år at indgå i de mekanismer, der tilpasser dyrene til at leve i omgivelser med



## FYSIOLOGISKE MEKANISMER VED TILPASNING AF FORPLANTNING TIL ÅRSTIDERNES VEKSLER

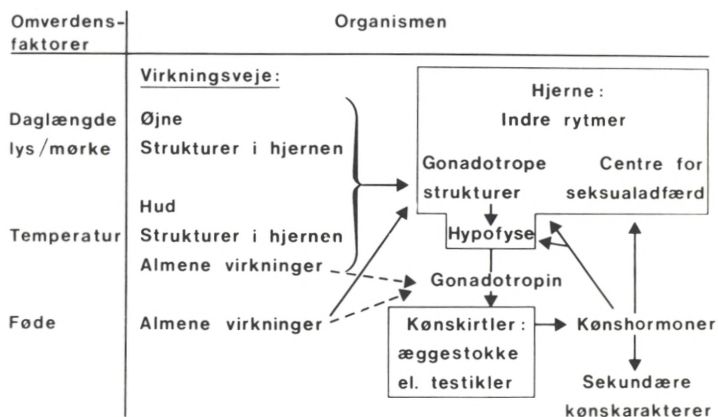


Fig. 1. Se teksten for videre forklaring til diagrammet.

vekslende årstider. Men ifølge sagens natur er betydningen af sådanne „indbyggede“ årsrytmer langt vanskeligere at udrede end circadiane rytmer.

### *Omverdensfaktorer i reguleringen af årlige forplantningscykler*

Det er forståeligt at daglængden er blevet den vigtigste omverdensfaktor i reguleringen af den årlige forplantningscyklus hos mange pattedyr og fugle på vore breddegrader (fig. 1). Daglængdens egen årscyklus er som nævnt den mest præcise af alle omverdensfaktorer, bestemt som den er af Jordens rotation og dens bane omkring Solen. Også hos koldblodede dyr, f. eks. hos mange fisk, har det vist sig at det er daglængden, der virker som omverdensstimulus ved igangsættelse af forplantningsprocesserne. Men også andre faktorer er blevet inddraget i reguleringen af forplantningen. Hos de vekselvarme dyr er det især de årlige temperatursvingninger, der primært benyttes til at synkronisere forplantningsrytmen, såvel som de andre livsrytmer, med årstidernes klimatiske rytmer. Temperaturens afgørende betydning for reguleringen af forplantningscyklus er blevet påvist både hos krybdyr, padder og fisk, såvel som hos mange hvirvelløse dyr.

Men også andre omverdensfaktorer kan udnyttes som ydre stimulus til at starte forplantningsprocesserne, f. eks. mængden og kvaliteten af føde. Vi har omtalt at dyrenes forplantningscyklus arvemæssigt var tilpasset føden som omverdensfaktor gennem den naturlige udvælgelse. Men føden kan også optræde som den direkte fysiologiske stimulus, der sætter forplantningsprocesserne igang. Korsnæb er et interessant eksempel. Disse fugle lever i nåleskovsområder i det nordlige Europa og Nordamerika. De er ernæringspecialister, der lever af gran-

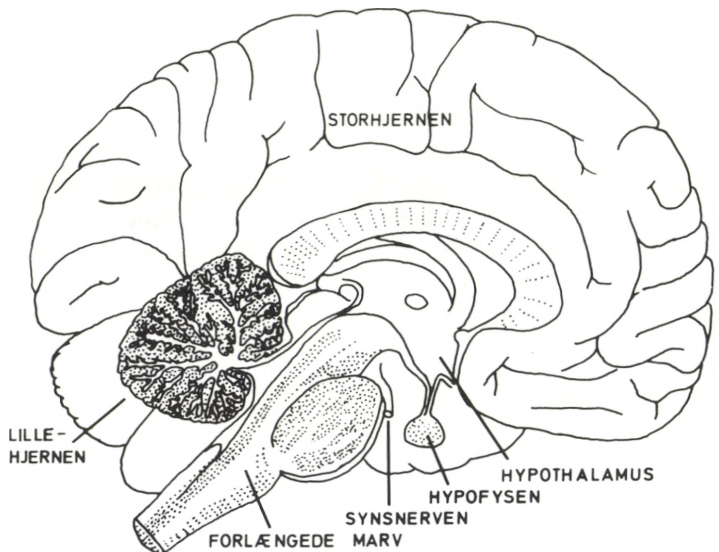
og fyrrekoglernes frø, når disse modner. Endvidere kan de yngle til alle tider af året, dvs. hverken daglængde eller temperatur bestemmer, hvornår korsnæb forplanter sig, men derimod mængden af føde. Frømodningen sker til forskellig tid hos de forskellige nåletræer, men mest i vinterhalvåret. Tilsvarende varierer forplantningstiden hos korsnæb afhængig af sammensætningen af nåletræer i skoven de lever i. Korsnæb kan træffes rugende midt i den hårdeste vinter højt mod nord, bestemt af fødens tilstedeværelse.

### *Forplantningens reguleringsmekanismer*

Dyr hvis forplantningscyklus reguleres af faktorer i deres omverden må være udstyret med sanseorganer, der kan registrere disse faktorer (fig. 1). Det daglige belysningsmønster kan således opfattes gennem øjet, men det har vist sig at også blindede fugle, f. eks. ænder og spurvefugle kan have normal forplantningscyklus under normale belysningsforhold. Nærmere undersøgelse viste, at der i selve hjernen hos disse fugle findes lysfølsomme strukturer, der kan reagere på de små lysmængder, som trænger gennem issens fjerlag og gennem kraniet.

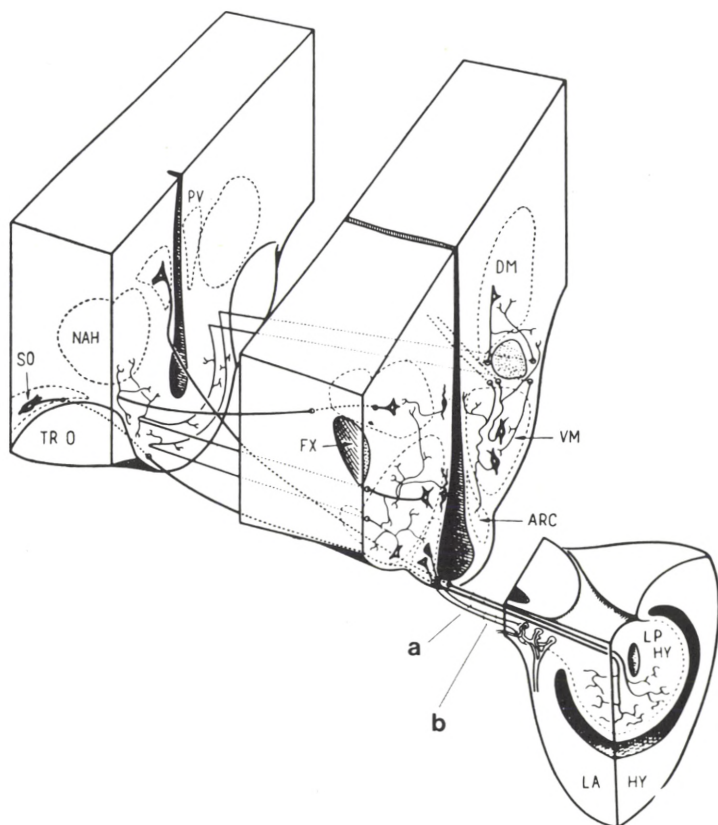
Temperaturen kan registreres gennem særlige sanseorganer i huden, men temperaturen kan også have mere almene virkninger i organismen, særlig hos de vekselvarme dyr.

Påvirkningerne fra omgivelserne ledes til hjernen (fig. 1). I hjernen findes særlige strukturer, der kontrollerer afgivelsen af overordnet kønshormon fra hypo-



*Fig. 2. Midtersnit gennem hjernen af menneske der viser beliggenheden af hypothalamus og hypofyse. Hjernens pandedel vender mod højre i billedet.*

Fig. 3. Tredimensionalt diagram af hypothalamus og hypofyse hos kat, der viser nogle vigtige nerveforbindelser mellem hypothalamus' forskellige dele og fra hypothalamus til hypofysebaglappen (a) og hypofyseforlappen (b). På billedet er antydet, hvordan nerverne til hypofyseforlappen ender på hårkar på overgangen mellem hypothalamus og hypofyse, hvor de afgiver neurohormoner, der kontrollerer hypofyseforlappens funktioner, bl.a. afgivelsen af gonadotropin (se videre i teksten). LA HY, hypofyseforlappen; LP HY, hypofysebaglappen; TR O, synsnervernes indtræden i hjernen. De øvrige forkortelser hentyder til forskellige nervebaner og nervecentre i hypothalamus.



fysen. Disse strukturer ligger i den såkaldte hypothalamus, dvs. den del af hjernen, der ligger under thalamus, som betyder „kammer“. Figur 2 viser beliggenheden af hypothalamus og hypofyse hos mennesket. Men de anatomiske forhold er principielt ens hos alle hvirveldyr, i hvert fald hos de firbenede, dvs. fra padder til pattedyr. Hypofyse betyder „undervækst“, dvs. udvækst fra hjernens underside.

Hypofysen danner ikke alene overordnede kønshormoner men en række andre hormoner. Afgivelsen af disse hormoner styres i alle tilfælde af strukturer, eller nervecentre, i hypothalamus. Fra centrene går nervebaner til foden af hypofyseforlappen, hvor nervetrådene ender i kontakt med et specielt, tæt blodkarnet, som antydet på diagrammet i fig. 3. Blandt disse nervetråde findes også dem der

regulerer hypofysens afgivelse af overordnet kønshormon, eller gonadotrop hormo eller gonadotropin, som er nødvendig for at æggestokke og testikler kan fungere normalt. Ordet „gonadotrop“ betyder at hormonet nærer eller stimulerer gonaderne, dvs. æggestokke og testikler.

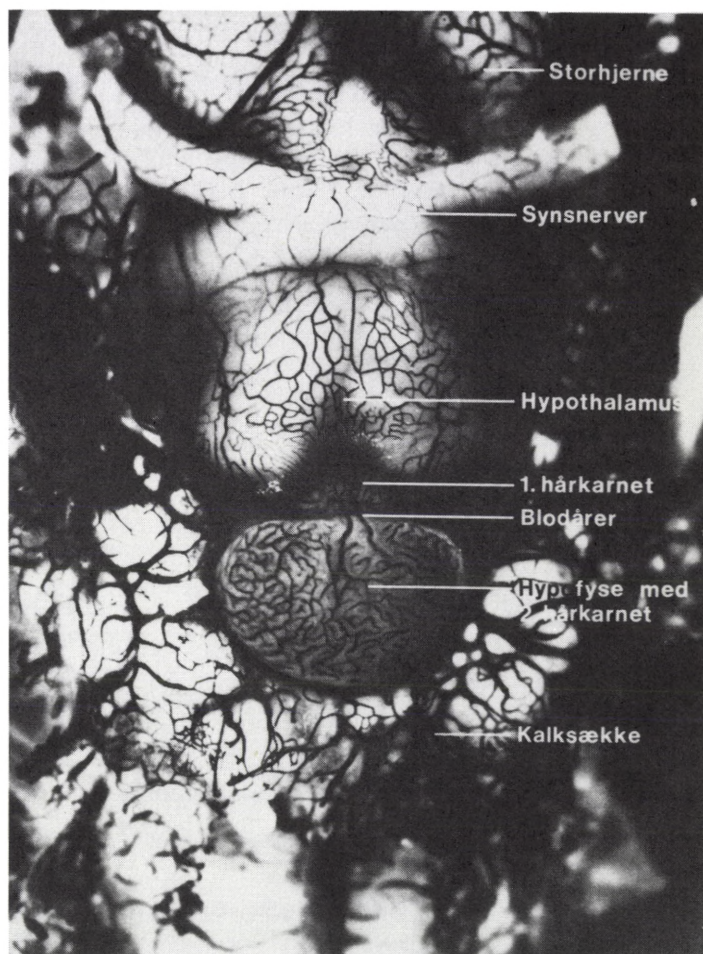
Selve den måde nervecentrene i hypothalamus kontrollerer hypofyseforlappens hormonafgivelse på er meget ejendommelig. Det har vist sig, at de nerver der ender på blodkarrene ved foden af hypofysen ikke alene fungerer som nerve-tråde der leder nerveimpulser. De opfører sig også som hormonkirtler der afgiver deres hormoner til blodet i de fine blodkar, hårkar, som nerverne kommer i kontakt med. Nervøse impulser i nerverne medfører afgivelse af hormoner, der så føres videre med blodet til hypofysen og her påvirker afgivelsen af hypofysens hormoner, inklusive gonadotropinerne.

Vi kender kun nogle af de nervehormoner, der regulerer hypofysens hormonafgivelse, deriblandt det der regulerer afgivelsen af gonadotropin, det gonadotropin-stimulerende hormo. Isoleringen af disse neurohormoner, der er tilstede i meget små mængder, og klarlæggelsen af deres kemiske sammensætning belønnes med to Nobelpriser i 1977.

Det særlige blodkredsløb som formidler hypothalamus' kontrol af hypofysens funktioner er vist på figur 4. Billedet viser hjernen af en skrubtudse set fra undersiden. Blodkarrene er injiceret med tusch og træder derfor tydeligt frem. Øverst i billedet ses synsnervernes overkrydsning på hjernens underside. Bagved synsnerverne ligger hypothalamus og hypofysen. Mellem hypothalamus og hypofyse ses det tætte net af hårkar, hvorpå nerverne fra hypothalamus ender. Disse fine kar samler sig til blodårer der leder blodet med dets neurohormoner til hypofysen, hvor blodårerne igen forgrener sig til fine hårkar, så blodet kommer i kontakt med forlappens forskellige celler, deriblandt dem der danner gonadotropiner.

Ved hjælp af dette specielle kredsløb sikres således at de små hormonmængder føres frem til deres virkested uden først at blive opblandet i hele kroppens blodmængde, som hormoner normalt gør.

Når det gonadotropin-stimulerende hormo når frem til de gonadotrope celler i hypofysen stimuleres disse celler til at afgive og nydanne gonadotropin. Gonadotropinet afgives til blodet og føres som andre hormoner rundt i hele kroppen med blodet. Når blodet passerer æggestokke eller testikler vil gonadotropin blive holdt tilbage i disse organer, bundet til bestemte store molekyler på cellernes overflade, de såkaldte receptorer, og gennem komplicerede kemiske processer sættes dannelsen af æg eller sæd igang. Samtidig stimuleres dannelsen af kønshormoner, der dels fører til udvikling af sekundære køns karakterer, dels virker på de centre i hjernen som er ansvarlige for seksualadfærden og dermed for forplantningen.



*Fig. 4. Hjerne af en skrubbudse, set fra undersiden. Blodkarrene er indsprøjet med tusch så de fremtræder sort. Opad i billedet er fremad i dyret.*

Diagrammet på fig. 1 er fremstillet så det antyder hovedtræk i de fysiologiske mekanismer ved forplantningens tilpasning til årstidernes veksel hos de firebenede dyr, dvs. padder, krybdyr, fugle og pattedyr. Med ubetydelige ændringer kunne diagrammet illustrere forholdene hos en række andre grupper, også hvirvelløse som f. eks. insekterne.

På diagrammet er anført „indre rytmer“ i den kasse, der repræsenterer hjernen. Dette hentyder til, at de gonadotrope strukturer i hypothalamus ikke udelukkende styres ved hjælp af omverdensfaktorer, men at de gonadotrope hjernecentre ved hjælp af det allerede omtalte biologiske ur kan fungere rytmisk, mere eller mindre uafhængigt af omverdensfaktorerne.

Vi ved således ret god besked med de første og de senere led i den kæde af processer, der begynder med stimulering gennem omverdensfaktorer og ender med dannelse af modne æg og sæd og forplantning. Men vi ved meget lidt om, hvordan sanseindtrykkene fra omverdenen omsættes i hjernen og påvirker de gonadotrope strukturer i hypothalamus. Vi ved ikke engang præcist, hvilke nerveelementer i hypothalamus der udgør disse strukturer. Det er dog karakteristisk at strukturerne synes at kunne befinde sig i to hovedtilstande, der kan betegnes som aktive eller inaktive. Kun i den aktive tilstand vil de gonadotrope strukturer stimulere hypofysen til afgivelse af gonadotropin så kønskirtlerne kan producere kønsceller og kønshormoner, og så forplantningen kan foregå.

Det er endvidere karakteristisk, at de omverdensfaktorer, der regulerer den årlige forplantningscyklus, hovedsagelig virker som igangsættere eller afbrydere af processer, hvis forløb ellers er uafhængigt af omverdensfaktorerne. Når først de gonadotrope strukturer er blevet aktiveret af et givet sæt af omverdensfaktorer udspilles forplantningsprocessernes øvrige led efter arvemæssigt fastlagte mønstre, som omgivelserne normalt er uden indflydelse på.

### Skrubtudens forplantningscyklus

Samspillet mellem dyrenes forplantningsrytmer og de vekslende årstider skal til sidst søges belyst lidt mere detaljeret med æggestokcyklus hos skrubtudsen som eksempel. Dette valg kan begrundes med at skrubtudsen, og andre padder, repræsenterer et meget udbredt forplantningsmønster i de tempererede egnes dyreliv.

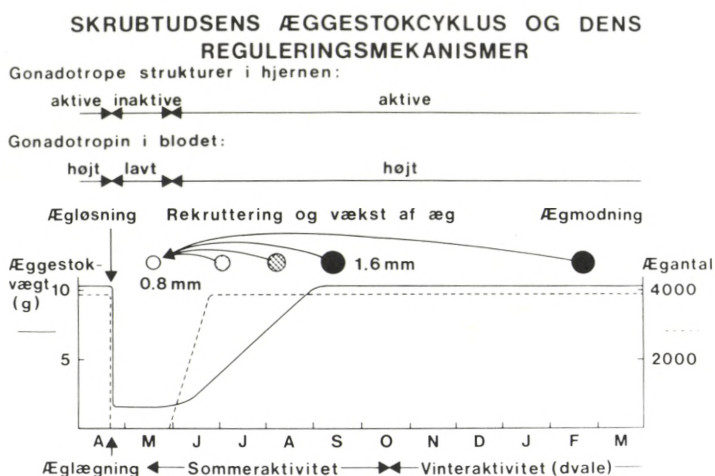


Fig. 5. Se teksten for videre forklaring af diagrammet.

Fig. 6. Fotografier af fikserede æggestokke fra skrubbudsler med opvækstæg. Æggestokkene er sækformede organer. På øverste billede ses en æggestok fra ydersiden. På det nederste billede er sækken lukket op, så man ser indersiden. De talrige små, ufarvede æg af forskellig størrelse ses tydeligt fra ydersiden gennem den tynde hinde der omgiver æggestokken. De store, farvede æg buler ud i æggestoksækkens indre, som det ses på nederste halvdel af figuren. Det ses også at opvækstæggen er af omtrent samme størrelse, dvs. vokser lige hurtigt gennem aflejring af blommemateriale. Æggene er omgivet af et tæt net af hårkar (de lyse linier) der sikrer en rigelig blodforsyning til de hurtigt voksende æg. Baggrundsfirkanterne er 1 mm.



Den årlige æggestokcyklus og dens reguleringsmekanismer er fremstillet i et diagram på fig. 5. Begivenhedsforløbet som det udspiller sig i tiden kan aflæses fra venstre til højre i diagrammet. Processerne som de udspiller sig på forskellige planer fra skrubbudsens årtidsbestemte adfærd, over æggestokcyklus til de hormonale og nervøse reguleringsmekanismer aflæses nedefra og opad.

Diagrammet er udfærdiget for tudser, der lever i Danmark, men det gælder principielt også for tudser, der lever længere mod nord eller længere mod syd, blot vil tidsrummene for de forskellige aktiviteter forrykkes: Sommeraktivitetsperioden bliver længere mod syd og kortere mod nord. Diagrammet gælder også for andre padder, igen efter passende justeringer.

Diagrammet begynder med tudsernes fremkomst fra vinterdvalen. Denne fin-

der sted omkring 1. april, lidt tidligere i milde og fugtige vintre og forår, lidt senere i strenge eller tørre vintre og forår.

Kort efter fremkomsten begynder tudserne deres vandring mod ynglepladserne i damme og søer, hannerne nogle dage før hunnerne. Ved æglægningen afgives alle de store æg fra æggestokkene (fig. 6). Hos en middelstor hun på 70 g falder æggestokkenes vægt herved fra omkring 10 g, dvs. 14–15 % af legemsvægten, til 1–2 g. Der lægges omkring 4000 æg.

Efter æglægningen indeholder æggestokkene kun små æg af størrelser fra under 0,1 til 0,8 mm (fig. 6), men i stort antal, normalt omkring 30–40.000, dvs. ca. 10 gange så mange, som der lægges i en ynglesæson.

Efter nogen tids forløb, omkring 1 måned eller mere, begynder nogle af de små æg at vokse. Rekrutteringen af små æg til opvækst strækker sig over nogle uger indtil det rigtige antal er indtrådt i opvækstfasen. Så stopper yderligere tilgang, og de rekrutterede æg vokser med omtrent samme hastighed indtil de når fuld størrelse, omkring 1,6 mm i diameter, efter nogle måneders forløb, i reglen engang i september måned. Under væksten ændrer æggene farve fra mælkehvide til sorte. Ægvæksten skyldes optagelse af blommemateriale, der er af ganske samme art som vi kender fra hønseæggets blomme. Blommematerialet dannes i leveren og afgives til blodet, fra hvilket det optages af æggene.

Hvordan sikrer organismen nu at kun det rigtige antal æg kommer til opvækst og bliver til færdige æg, der skal lægges næste gydesæson?

Ja, det antal æg der bringes til opvækst og gydning hos tusen, som hos andre dyr og mennesker, er dels arveligt bestemt, dels afhængigt af ydre og indre faktorer. Arveanlæggene bestemmer det omtrentlige antal æg, der udvikles. Dette antal varierer fra ét ad gangen, f.eks. hos mennesket og mange andre store pattedyr, til nogle tusinder, som hos skrubtudsen og mange andre padder, til hundreder af tusinder eller millioner, f.eks. hos mange fisk.

Men indenfor de arveligt givne rammer er der i reglen plads for en betydelig variation i antallet af æg. Variationen er styret af fysiologiske mekanismer. Disse reguleringsmekanismer er endnu kun delvis kendt, og kun hos et fåtal af dyr, men det synes at reguleringsmekanismerne ligger både i hjerne og hypofyse og i æggestokkene selv.

Hvis man fjerner den ene æggestok fra en huntudse, eller et andet hvirveldyr, der skulle til at påbegynde en ny æggestokcyklus, finder man, at det normale antal æg kommer til opvækst. Men nu stammer alle æggene fra kun én æggestok, som således kan levere det dobbelte antal æg til opvækst end normalt. Selv fjernelse af skrubtudsens ene æggestok og  $\frac{2}{3}$  af den anden tillod den resterende trediedel af en æggestok at levere det normale antal æg til opvækst. Dvs. at æggestokkenes lagre af små æg er i stand til at levere 6 gange så mange æg til opvækst



og modning, som de normalt gør når begge æggestokke er uskadt tilstede. Det er altså ikke antallet af små æg, der begrænser antallet af æg, der kommer til opvækst under en æggestokcyklus.

Antallet af æg, der kommer til opvækst, afgøres øjensynlig af et samspil mellem æggestokke og hypothalamus-hypofyse komplekset. Dette samspil er antydnet på diagrammet i fig. 1 ved hjælp af pilene fra „Kønshormoner“, der peger mod „Gonadotrope strukturer“ og „Hypofyse“. Kønshormoner fra kønskirtlerne føres med blodet til hjernen og virker her bremsende på gonadotropinsekretionen, enten ved at virke på de gonadotrope centre i hypothalamus eller direkte på de gonadotrope celler i hypofysen, eller begge steder. Når dele af kønskirtlerne fjernes, som hos skrubtudsehunden i vort eksempel, vil det umiddelbare resultat være en nedsættelse i afgivelsen af kønshormon til blodet. Herved bliver bremservirkningen på gonadotropinafgivelsen mindre, og følgelig stiger gonadotropinafgivelsen. Den øgede gonadotropinafgift betyder på sin side højere gonadotropinindhold i blodet og deraf følgende stærkere stimulering af æggestokkens små æg til opvækst. Men det er de voksende æg der danner kønshormon, så stigningen i gonadotropinafgivelse medfører også stigning i afgivelse af kønshormon, indtil en ligevægt indstiller sig når det normale antal æg er bragt til opvækst. Vi har altså at gøre med et samspil mellem æggestok og hypothalamus-hypofyse af den type, der betegnes som regulering ved negativ feedback.

Andre forsøg har vist at hvis opvækstæggene fjernes, vil nye vokse op i deres sted. Men så længe opvækstæggene er der, vil de små æg forblive i beredskabet. De store ægs tilstedeværelse hæmmer de små æg i at påbegynde opvæksten. Dvs. at også fysiologiske mekanismer inden for selve æggestokkene er vigtige for reguleringen af tilgangen af æg til opvækst og modning. Det er denne hæmmende, regulerende mekanisme, der er antydnet i diagrammet på fig. 5 med pilen, der peger fra opvækstæg af alle størrelser mod de små æg.

Ægvæksten er afsluttet før skrubtudsen går i dvale om efteråret som antydnet på diagrammet i fig. 5. Der sker ingen stigning i æggestokkvægt efter september, dvs. der aflejres ikke mere blommemateriale i æggene. Men æggene er endnu ikke rede til at blive lagt. Dertil kræves en modning, hvis natur vi ikke ved meget om. Modningsprocessen fremmes af de lave vintertemperaturer, medens æggene går til grunde efter nogle måneders forløb, hvis skrubtudsehunden fortsat holdes ved høje temperaturer, som f. eks. stuetemperatur i laboratoriet.

De lave vintertemperaturer får således en vigtig funktion i æggestokkenes normale årscyklus. Temperaturen virker øjensynlig direkte på æggestokkene.

Ægløsning og æglægning om foråret forudsætter antagelig en kortvarig øget aktivitet af de gonadotrope strukturer i hjernen, og dermed kortvarigt forøget sekretion af gonadotropin.

Efter at huntudserne har lagt æg og igen er gået på land, så følger øjensynlig en periode, hvor hjernens gonadotrope strukturer er inaktive og gonadotropin-niveauet i blodet bliver så lavt, at der ikke kan rekrutteres små æg til opvækst.

Efter kortere eller længere tids forløb bliver de gonadotrope strukturer normalt aktive igen, gonadotropinsekretionen stiger og æggestokkene begynder deres næste cyklus med at et antal små æg går ind i den hormonafhængige opvækstfase.

Denne reaktivering af de gonadotrope centre er afhængig af flere faktorer. Som nævnt spiller temperaturen en rolle. Men dyrenes ernæringstilstand er af afgørende betydning.

Når tudserne kommer fra yngledammene omkring 1. maj har de ikke fået føde siden før vinterdvalen. De har i mellemtiden tæret på deres næringsreserver der er mere eller mindre opbrugt. Det er derfor forståeligt, at huntudsen ikke umiddelbart begynder dannelsen af næste sæsons ægproduktion, som jo i høj grad har karakter af deponering af næringsmateriale, blomme. Huntudsen skal først restituere sig ved at tage føde til sig.

Betydningen af denne restitution kan man vise ved at behandle huntudser med gonadotropin om foråret. Selv hos sultende dyr kunne indsprøjtninger med gonadotropin stimulere vækst af æg i æggestokkene, som er normalt følsomme overfor det overordnede kønshormon. Men behandlingen fremskynder stærkt kroppens afmagring og tudsens almindelige svækkelse.

I reglen har huntudsen genvundet sit huld en månedstid efter æglægningen. De gonadotrope strukturer i hypothalamus bliver aktive igen og den øgede gonadotropin-sekretion sætter en ny ovariecyklus i gang. Undertiden udebliver aktiveringen af de gonadotrope strukturer med det resultat, at en sæson springes over, dvs. der ikke udvikles æg som gydes det følgende forår. De tudser, der således springer en ovariecyklus over synes at være individer, der ikke i tide nåede den ernæringsmæssige balance. Det har nemlig vist sig at aktivering af de inaktive gonadotrope strukturer normalt ikke finder sted senere end omkring 1. august, selv under gunstige ydre omstændigheder med passende høje temperaturer og rigelig føde.

Det synes således at huntudsen har udviklet mekanismer, der normalt begrænser reaktivering af de gonadotrope strukturer i hjernen til en periode fra sent på foråret til tidligt på sommeren. Man kan spekulere over betydningen af mekanismen, der sikrer mod aktivering sent i den aktive sommerperiode. Den hindrer i hvert fald huntudsen i at begynde en produktion af æg, der ikke kan nå at vokse færdigt før vinterdvalen indtræder og standser ægvæksten.

Huntudser, der ikke udvikler store æg vil til gengæld ofte nedlægge ekstraordinært store næringsdepoter i deres fedtvæv og lever. Det synes således at ægge-

stokkene og kroppens øvrige organer konkurrerer om den energi, der indtages med føden. Når kroppens depoter er lave efter vinterdvale og æglægning har kroppen første prioritet. Der kræves et vist energioverskud før de mekanismer mobiliseres, der fører til rekruttering og vækst af blommerige æg, dvs. energideponering der ikke primært tjener organismen selv, men tjener næste generation, hvor blommen er næring for larven indtil denne selv kan tage føde til sig.

Det er dog værd at nævne, at de blommerige æg i nødsfald kan tjene som energidepot også for organismen selv. Det sker i naturen at kønsmodne huntudser med store æg i æggestokkene kommer ud for fødemangel. De sultende dyr vil først tære på de normale depoter, særlig fedtvæv og lever. Men hvis sulten fortsættes kan den dårlige ernæringstilstand resultere i degeneration af de blommerige æg, som derpå kan tjene som næringsdepot for den sultende organisme. Sandsynligvis degenererer æggene på grund af gonadotropinmangel som følge af inaktivering af de gonadotrope strukturer.

### *Konklusion*

Jeg skal til sidst forsøge kort at karakterisere skrubtudsens ovariecyklus i en lidt videre økologisk-fysiologisk sammenhæng.

Hos skrubtudsen, og sandsynligvis hos de fleste andre hvirveldyr, der har tilpasset sig en tilværelse under vekslende årstider, er den årlige ovariecyklus styret af omverdensfaktorer gennem aktivering og inaktivering af gonadotrope strukturer i hjernen, særlig i dens hypothalamusdel.

Hos skrubtudsen er den vigtigste omverdensfaktor temperaturen, men dyrenes ernæringstilstand er af afgørende betydning – og egentlig ikke så overraskende.

Hos de fleste dyr repræsenterer hunnens forplantning en betydelig investering af energi. Hos skrubtudsen udgør den færdige ægmasse som nævnt omkring 15 % af legemsvægten, men den kan være højere hos andre dyr.

Det er derfor rimeligt at betragte ovariecyklus udfra synspunktet, hvorledes organismen prioriterer fordelingen af den optagne fødeenergi: Til stofskifte, vækst og energideponering, eller til formering (f.eks. dannelse af æg).

Denne prioritering varierer øjensynlig med årstiden. Efter forplantning om foråret er energireserverne lave eller udtømte. Genopbygning af kroppen prioriteres over ny opvækst af æg, dvs. over reaktivering af de gonadotrope strukturer i hjernen.

Efter aktivering af de gonadotrope strukturer prioriteres blommeaflejring i de voksende æg over opbygning af energireserver.

Sent i sommersæsonen skifter prioriteringen. Mulighederne for aktivering af inaktive gonadotrope strukturer bortfalder, og energi i føden der ikke går til dækning af stofskiftet kan kun bruges til vækst eller deponering af energireserver.

## *Litteraturvejledning*

Der foreligger ingen samlet fremstilling af dette hæftes emne. En dyberegående behandling af delområder kan findes hos:

Bligh, J., Cloudsley-Thompson, J. L. and Macdonald, A. G. (eds.): *Environmental Physiology of Animals*, Blackwell, Oxford, 1976.

Fuglenes forplantningscykler, inklusive forplantning hos fugle, der lever under vekslende årstider, er behandlet i monografien:

Murton, R. K. and Westwood, N. J.: *Avian Breeding Cycles*. Clarendon Press, Oxford, 1977.

Nogle delområder er behandlet på dansk i populær form, f.eks. vinterdvale:

Walhovd, H.: Dyr i fokus. Det dårligt kendte pindsvin. *Naturens Verden* 1977, 153-159.

Korsnæbs ynglebiologi:

Torp Pedersen, E.: Korsnæbbenes økologi. *Kasketot* 22, Januar 1979, 5-13.

Nervesystemets kontrol med hypofysens funktioner:

Barker Jørgensen, C.: Om samspillet mellem nervesystem og hypofyse. *Naturens Verden* 1958, 151-159.

Nyere resultater indenfor emnet er behandlet i kapitlerne „Chemical correlation“ og „Reproduction“ i:

Gordon, M. S., Bartholomew, G. A., Grinnell, A. D., Jørgensen, C. B., and White, F. N.: *Animal Physiology. Principles and Adaptations*. Macmillan, New York, 3. ed. 1977.

*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 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, og nu foreligger 11–20 med titelark i hæfte 20 samt begyndelsen af tredje bind. 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.
19. Morten Simonsen: Den biologiske skelnen mellem eget og fremmed.
20. C. Barker Jørgensen: Dyrenes og årtidernes veksel: Forplantningscykler og deres reguleringsmekanismer.

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

ISBN 87-87696-22-3