



NATUREN

ILLUSTRERT MAANEDSSKRIFT FOR
POPULÆR NATURVIDENSKAP

UTGITT AV BERGENS MUSEUM, REDIGERT AV PROF. JENS HOLMBOE MED BISTAND AV PROF. DR. AUG. BRINKMANN, PROF. DR. BJØRN HELLAND-HANSEN OG PROF. DR. CARL FRED. KOLDERUP.

JOHN GRIEGS FORLAG - BERGEN

Nr. 11—12

46de aargang - 1922 Novbr.—Decbr.

INDHOLD

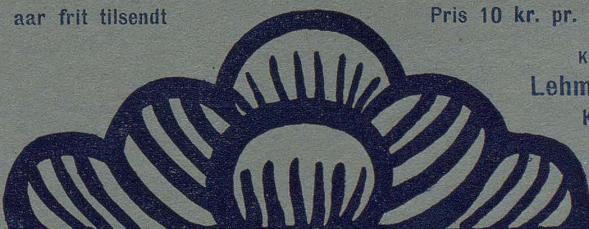
HJALMAR BROCH: Willy Küenthal.....	321
OTTO LOUS MOHR: Den Morgan'ske skoles indsats i den moderne arvelighetsforskning	325
BOKANMELDELSER: I. Reichborn-Kjennerud: Bidrag til norsk folke-medisin. III. Våre folkemedisinske lægeurter (J. H.) — Heinrich Marzell: Unsere Heilpflanzen (J. H.). — C. H. Ostenfeld: Grundriss af den systematiske Botanik (J. H.). — Dr. Walter Geisler: Die Weichsellandschaft von Thorn bis Danzig (dr. Thorleif Schjelderup-Ebbe). — J. C. Willis: Age and Area (Jens Holmboe).....	376
SMAASTYKKER: Alf Wollebek: Heire (<i>Ardea cinerea</i>) paa Spitsbergen. — G. S.: Hugombit. — Jens Holmboe: Fra klæberstensbruddet ved Tysse i Skaanevik. — J. H.: En fossil grønlandshval fra Sørfolden i Salten. — Kr. Irgens: Temperatur og nedbør i Norge	380

Pris 10 kr. pr. aar frit tilsendt

Kommissionær
John Grieg
Bergen

Pris 10 kr. pr. aar frit tilsendt

Kommissionær
Lehmann & Stage
Kjøbenhavn



NATUREN

begynder med januar 1923 sin 47de aargang (5te rækkes 7de aargang) og har saaledes naadd en alder som intet andet populært naturvidenskabelig tidsskrift i de nordiske lande.

NATUREN

bringer hver maaned et *rikt og alsidig læsestof*, hentet fra alle naturvidenskapernes fagomraader. De fleste artikler er rikt illustrert. Tidsskriftet vil til enhver tid søke at holde sin læsekreds underrettet om *naturvidenskapernes vigtigere fremskridt* og vil desuten efter evne bidra til at utbrede en større kundskap om og en bedre forstaaelse av *vort fædrelands rike og avvekslende natur*.

NATUREN

har til fremme av sin opgave sikret sig bistand av *talrike ansete medarbeidere* i de forskjellige deler av landet og bringer desuten jevnlig oversættelser og bearbeidelser efter de bedste utenlandske kilder.

NATUREN

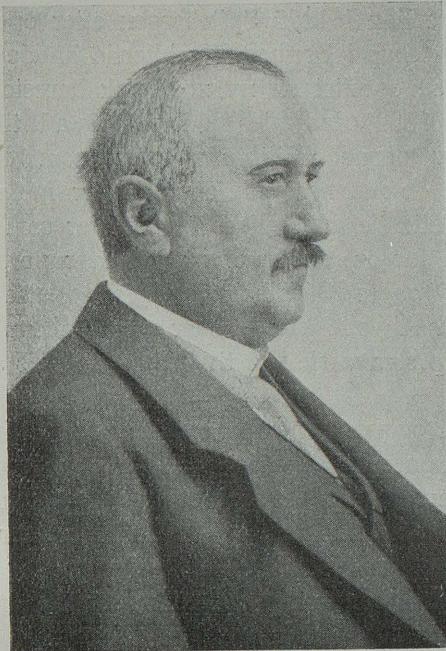
har i en række av aar, som en anerkjendelse av sit almen-nyttige formaal, av Norges Storting mottat et aarlig statsbidrag som fra 1ste juli 1920 er forhøjet til kr. 2500.

NATUREN

burde kunne faa en endnu langt større utbredelse, end det hittil har hat. Der kræves *ingen særlige naturvidenskabelige forkundskaper* for at kunne læse dets artikler med fuldt utbytte. *Statsunderstøttede folkebiblioteker og skoleboksamlinger faar tidsskriftet for under halv pris (kr. 4.00 aarlig, frit tilsendt)*. Ethvert bibliotek, selv det mindste, burde kunne avse dette beløp til naturvidenskabelig læsestof.

NATUREN

utgis av *Bergens Museum* og utkommer i kommission paa *John Griegs forlag*; det redigeres af professor *Jens Holmboe*, under medvirkning av en redaktionskomité, bestaaende av: prof. dr. *A. Brinkmann*, prof. dr. *B. Helland-Hansen* og prof. dr. *Carl Fred. Kolderup*.



Willy Küenthal.

Av dr. Hjalmar Broch.

Den 22de august døde professor dr. Willy Küenthal i Berlin 61 aar gammel. I ham har den tyske zoologi mistet en av sine eiendommeligste skikkelsjer, en av dem som skapte liv og diskussion i forskningen, hvor han færdedes. Et rikt forskerliv er avsluttet.

Willy Küenthal var elev av Ernst Haeckel i Jena og sterkt paavirket av hans forskningsretninger; i 1886 blev han Haeckel's assistent og habiliterte sig alt det følgende aar som privatdocent i Jena. Aaret efter finder vi ham paa studiereiser langs den norske kyst; han hadde let for sprog og talte snart norsk udmerket, noget som kom

ham til nytte, da han var med hvalfanger Ingebrights en ute paa fangstfeltene og samlet materiale til hvalstudier, hans yndlingsstudier helt til døden overmandet ham midt i det travleste virke. Sammen med den avdøde zoolog Walther May bereiste han i 1889 Spitsbergen efter opdrag fra det geografiske selskap i Bremen. Imidlertid hadde en beundrer av Haeckel oprettet en ny zoologisk lærestol i Jena og 1ste oktober 1889 utnævntes Kükenthal til den første indehaver av denne »Ritterprofessur« som ekstraordinær professor. I de nærmest paafølgende aar falder utgivelsen av hans omfattende anatomiske hvalstudier som ikke mindst har interesse for os, da de er bygget over norsk materiale. Disse studier bragte Kükenthal i forbindelse med professor Gustav Adolf Guldberg og mellem dem utviklet sig et venskap som varte ved til Guldberg's altfor tidlige bortgang.

Gjennem hvalstudiene kom Kükenthal ind paa konvergensfænomenene og studiet av dem gaar senere som en rød traad gjennem alle hans arbeider og gir dem en særskilt værdi, fordi man i tidligere fylogenetiske studier gjerne har overset disse fænomeners tilstedeværelse og betydning. Kükenthal's pointering av konvergensfænomenenes betydning betegner praktisk talt indførelsen av biologien (i engere forstand) i fylogenien. For at bringe klarere lys over konvergensfænomenenes spil kastet Kükenthal sig ogsaa over studiet av sjøkjørne (Sirenia) og ogsaa her har han ydet en værdifuld indsats. — I 1893 var han for Senckenbergische Gesellschaft i Frankfurt a. M. paa Borneo og Ternate (Mollukkene) og resultatene av hans reise findes nedlagt i en pragtfuld række avhandlinger i samme selskaps publikationsserie.

I 1898 mottok Kükenthal en kaldelse til Breslau som C. Chun's efterfølger. Det faldt paa ham at fuldføre det zoologiske institut der som blev aapnet i 1900; man har der mønstergyldig samlet museum og undervisningsinstitut med alle store og smaa laboratorier under samme tak. Herfra utga Kükenthal efterhaanden en serie mønstergyldige og grundlæggende store arbeider over oktokorallene, og snart samlet han om sig elever fra indland og utland som nød

godt av hans aandrike, levende undervisning. Fra Breslau er der gaat ut en hel skole av coelenteratforskere og anatomer i de tyve aar, Kükenthal's virke her omspænder.

Sammen med professor dr. R. Hartmeyer var Kükenthal paa undersøkelser i Vestindien i 1908; efterat den førstnævnte var reist hjem, kom Kükenthal til Kingston nogen dager efter det store jordskjælv, og de oplevelser, han hadde her, gjorde hans haar graat. Det videnskabelige utbytte av denne reise — som endnu bare delvis er blit bearbeidet — var overordentlig rikt og var vel ogsaa en av aarsakene til at en av Kükenthal's venner og beundrere dr. Paul Schottländer i 1911 forærede de naturhistoriske institutter i Breslau et stort fond, hvis renter skal gaa til utdannelse af forskningsreisende gjennem store ekskursioner. Kükenthal ledet selv to av dem, nemlig høsten 1911 en studietur til Norge (Romsdalsfjordene og Trondhjemsfjorden) og vaaren 1914 en studietur paa Korsika; hvad disse ekskursioner har faat for betydning for samlingene i Breslau og end mere for de studerende, behøver neppe at pekes paa. 1ste oktober 1918 tiltraadte Kükenthal som bestyrer av det zoologiske museum i Berlin; her var han i fuld virksomhet med nyindredningen og ordningen av det praktfulde, sterkt utvidede museum, da døden rev ham bort midt i hans intense arbeide.

Naar man ser den store skare av dygtige zoologer som har faat sin utdannelse paa Kükenthal's laboratorier, forstaar man hvorfor tyskerne kaldte ham til Berlin, til landets største og mest ansvarsfulde lærestol. Hans anseelse var stor langt utenfor Tysklands grænser og vi finder ham som forelæser ved Harvard universitetet (Cambridge, Mass.) i 1911—12; han var ogsaa anmodet om at holde en serie forelæsninger i London sommeren 1914, men krigsutbruddet kom hindrende ivedien. En række utenlandske viden-skapselskaper indvalgte ham til medlem — i Skandinavien selskapene i Uppsala og Kjøbenhavn.

Kükenthal's navn vil være bedst kjendt blandt zoologistuderende paa grund av hans »Zoologisches Praktikum« som i løpet av de sidste par decennier har opnaadd 8 oplag, et ganske godt bevis for dens værdi. For os som har

hat glæden av at nyte hans personlige undervisning eller at faa arbeide sammen med ham staar K ü k e n t h a l som en utpræget personlighet. Han var stor i sin undervisning, en lærer av de sjeldne. Hans første og sidste opfordring var en advarsel mot at sverge til magisterens fane — hans arbeidsforutsætning som han ogsaa søkte at indprente elevene, var at der ved alle arbeider, kanske særlig dem som leveres av de autoriserte autoriteter altid hefter feil og det er vor opgave at finde feilene og korrigere dem ved personlige studier. Ikke saa at han likte personlige korrekser i arbeidet; tvertimot ansaa han direkte kritik nærmest som en feil, naar den kunde undgaaes; mest mulig av denslags skulde siges »mellem linjene«, en kunst hvori han selv var en mester. Mest var han i sit es, naar en elev pekte paa feil i hans egne arbeider, og kom en slik kritik frem lansert paa en dannet maate, var eleven i virkeligheten sikker paa hans velvilje. I slike træk skimter vi den store, overlegne videnskapsmand. I sin videnskap var han en kampglad sandhetssøker, for hvem hvert nyt faktum var en kilde til glæde. Privatmanden K ü k e n t h a l var en ret-linjet, god kammerat som aldrig glemte eller svigted et engang knyttet venskap; derpaa fik vi eksempler under de stormende tider, vi i det senere har maattet gjennemleve.

Det er neppe nogen givet i øieblikket at følde en sikker dom om W i l l y K ü k e n t h a l's betydning for den zoologiske videnskap; dertil er meningene for delte. Han var original i sine anskuelser, ofte bisar i sine slutninger og derfor har han ogsaa hat talrike motstandere. Men vi ser klart den store betydning han har hat for den yngre tyske skole av anatomer og systematikere, og det er neppe for meget sagt at vor tids zoologi med ham har tapt en av sine mest særprægede forskere.

Den Morgan'ske skoles indsats i den moderne arvelighetsforskning.¹⁾

Av Otto Lous Mohr.

(Anatomisk Institut, Kristiania Universitet).

Tar vi et overblik over den moderne biologis utvikling, er det paafaldende, hvor ofte det viser sig, at de store, blivende fremskridt indvarsles ved en tilsynelatende saa prosaisk ting som valget av et gunstig undersøkelsesmateriale. I slaaende grad er dette tilfælde for kjønscelle- og befrugtningsproblemenes vedkommende; og hvad arvelighetsforskningen angaar, vet vi jo alle, hvilken betydning f. eks. Men de l's valg av forsøksobjekt hadde for utfaldet av hans epokegjørende verk. Ogsaa naar talen er om den Morgan'ske skole og de seire, den nu efter et tiaars arbeide kan se tilbake paa, kan det med rette hævdes, at disse i fremtrædende grad er betinget i selve forsøksmaterialets fortrinlige skikkethet. La os derfor begynde med at se litt paa det studieobjekt, T. H. Morgan og hans medarbeidere har gjort bruk av.

Bananfluen, *Drosophila melanogaster*, har med fuld ret været karakterisert som et dyr, der av Vorherre synes direkte skapt for arvelighetsundersøkelser. Uten avbrytelse, hele aaret igjennem præsterer den hver 12te dag i passende værelsetemperatur en ny generation. En enkelt hun kan, naar kulturbetingelserne er fuldkomne, gi et avkom paa 1000 fluer. I en kultur, som tømmes hver anden dag, vil den i løpet av 10 dager gi 3—400 individer.

Fluen, som er 2 mm. lang, er av brun farve, har lange graa, gjennemskinnelige vinger og store, brilliant røde facetøiner. Separationen mellem hunnerne og de noget mindre hanner er overordentlig grei, baae paa basis av den forskjellige tegning av bakkroppen hos de to kjøn og ved hjælp av hanneres lille børstelignende kjønskam paa forbenene, som hunnerne mangler (fig. 1).

¹⁾ Foredrag ved Nordiske Jordbruksforskeres Forenings kongress i Kjøbenhavn, juli 1921.

Den er meget haardfør; jeg har f. eks. midtvinters faat sendt *Drosophila*-kulturer fra Californien. Den kan let holdes bedøvet ved æther, meget længere end den tid undersøkelse og klassificering kræver. Forplantningen *in vitro* foregaar uten vanskelighet, bedst paa det almindelig benyttede bananagar-gjær-substrat, men ogsaa paa alslags frugt og paa poteter. Med hensyn til utbredelse er bananfluen en utpræget kosmopolit. Den kan f. eks. sikkert uten vanskelighet fanges i frugtforretningene her i Kjøbenhavn.

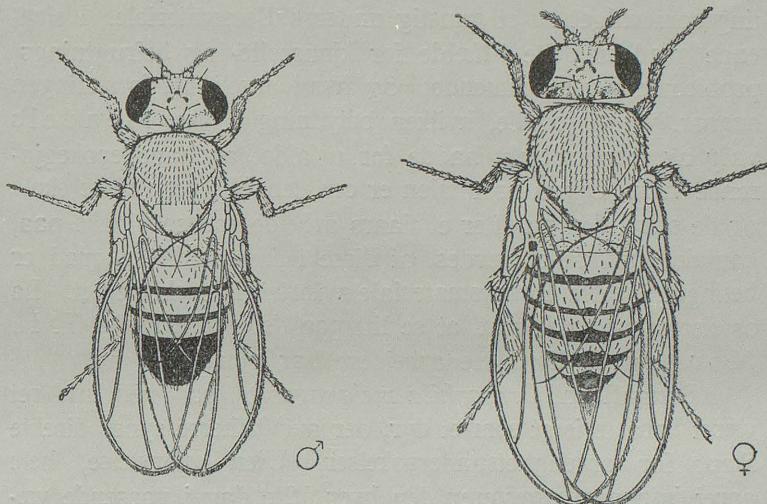


Fig. 1. *Drosophila melanogaster*, han og hun. (Efter Morgan).

Den eneste alvorlige indvending, som kunde reises mot den var, at den ikke gav avkom med sine nærstaende slektninger. Men nylig er der fundet en ny art, *D. simulans*, med hvilken den lar sig krydse og gir artsbastarter. Naar saa til alt dette kommer, at den for celleundersøkelser byr den overordentlige fordel, at dens celler bare indeholder 8, d. v. s. 4 par kromosomer, kan man vel trygt si, at den fra arvelighetssynspunkt maa betegnes som et ideelt forsøksobjekt.

Men er dette saa, da maa det samtidig straks slaaes fast, at den som avgjør, om det gode forsøksmateriale ogsaa skal yde resultater av blivende værd, det er selvfølgelg her som overalt ellers »the man behind the gun«. Bananfluen hadde

været benyttet i laboratorierne aar før T. H. Morgan begyndte at arbeide med den. Castle og hans medarbeidere hadde publicert arvelighetsundersøkelser i *Drosophila* allerede i 1906, og Lutz hadde anvendt den til vidtløftige selektionsexperimenter. Men det blev Morgan forbeholdt aar senere at bringe de skatter, den gjemte, frem i dagen.

Det som har git Morgan's og hans elevers og medarbeideres verk karakteren av en egen sluttet skoles indsats, er det forhold, at de fra første stund systematisk har set sine forsøksresultater mot den bakgrund, vort kjendskap til cellernes, og specielt da kjønscellernes, mikroskopiske anatomia tilrette. *Cellen* har været det brændpunkt, mot hvilket al deres forskning har været koncentreret. De har ikke nøjet sig med at konstatere, at den og den krydsning gir dette eller hint resultat, men stadig spurt, *hvorfor* den gjør det. Ledetanken har den hele tid været den, at bringe de eksperimentelle resultater i korrelation til cellelærrens paa direkte iagttagelse byggede fund. Naar vi derfor skal forsøke i store træk at gi en oversigt over den Morgan'ske skoles arbeide, er det nødvendig ved hjælp af et par skemaer at minde om cellelærrens standpunkt ved den tid, da *Drosophila*-undersøkelsen blev startet.

Selv *celledelingens mekanisme* var for det første klarlagt. Man visste, at det ellers ret prægløse kjernestof under cellens deling omdannes til karakteristiske stav- eller bøile-lignende dannelser, *kromosomer*. Disse indstiller sig under delingens midtfase i cellens ækvatorplan, hvorved billedeet av den rosetlignende *ækvatorialplate* fremkommer (fig. 2, 4 a og b).

Hvert enkelt kromosom deles saa nøiagtig paa langs, hvorefter kromosomhalvdelene skiller lag og vandrer over i hver av de to ved delingen fremkomne datterceller. Da nu alle et individs celler kun ved delinger av denne type er avelædt fra det befrugtede egg, er det klart, at de alle indeholder nøiagtig det samme antal kromosomer. Dette antal er et like tal, idet hver kromosomtype er repræsentert, ikke ved et enkelt, men ved to nøiagtig likedannede, homologe kromosomer. Alle cellens kromosomer lar sig altsaa efter størrelse og form

ordne i par, og samlet danner de to indbyrdes likedannede rækker, som gjensidig svarer til hinanden som speilbilleder.

Forklaringen paa dette slaaende forhold hadde, som bekjendt, studiet av *kjønscellerne* og *befrugtningen* bragt. Under kjønscellernes modning passerer disse en enkelt celledeling, *modningsdelen* eller reduktionsdelen. Denne staar i en særstilling blandt alle celledelinger derved, at kromosomene her ikke deles; men de udelte kromosomer *fordeler* i like antal

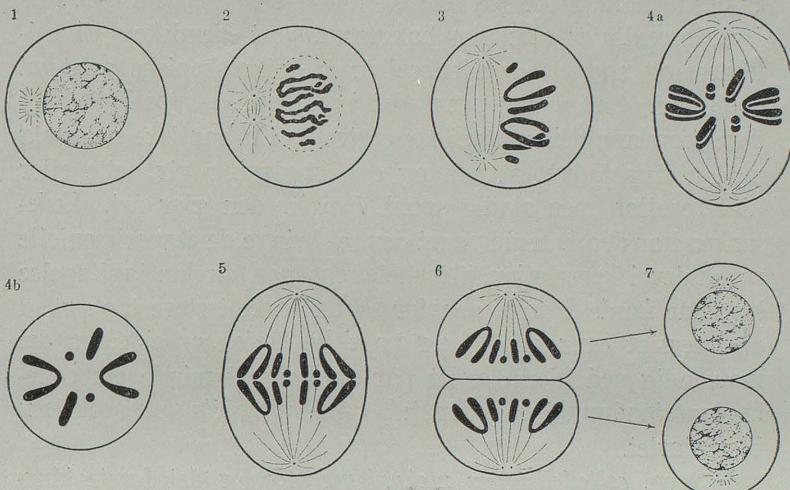


Fig. 2. Skema av almindelig celledeling. 4 a ækvatorialplate, de længdespaltede kromosomer set fra siden. 4 b ækvatorialplaten set ovenfra.

paa de to datterceller. Resultatet blir, at de modne kjønsceller, som fremgaar av modningsdelen, bare kommer til at indeholde det halve av det for arten typiske antal, d. v. s. den ene av legemscellernes to homologe kromosomrækker (fig. 3). Ved befrugtningen, sammensmeltingen av egg- og sædcelle, retableres etter det for arten typiske parrede kromosomtal, idet det befrugtede egg, og dermed alle det nye individets celler, altsaa modtar et sett kromosomer fra moren gjennem egget og et nøiagtig tilsvarende sett fra faren gjennem sædcellen. Kjønscellerne er følgelig enkeltdannelser, mens alle legemscellene, og dermed individene, er dobbeldannelser, i hvilke far- og mororganismen gjennem kromosomene er likelig representert.

Angaaende kjønscelleutviklingen i sin almindelighet skal jeg forøvrig bare minde om, at den forløper principielt set paa samme vis hos hanner som hos hunner. Men i processens

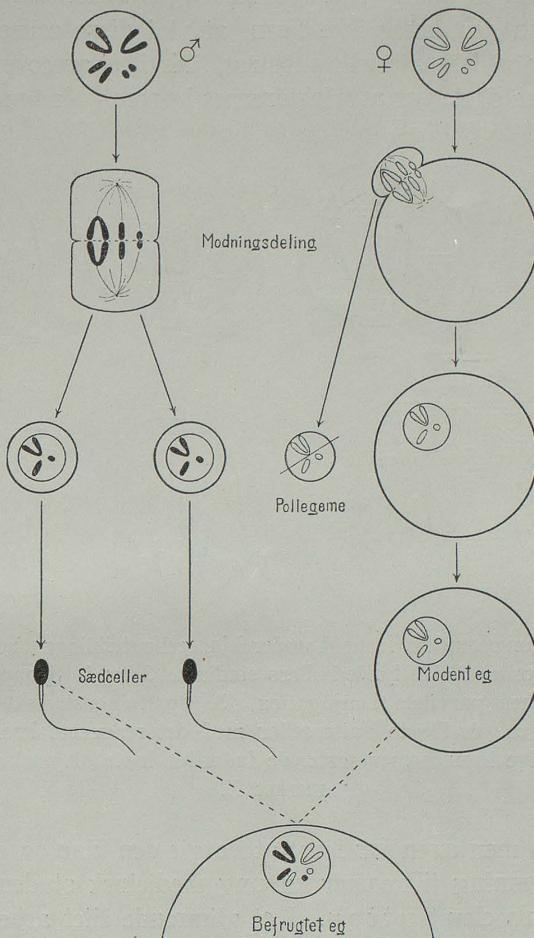


Fig. 3. Skema av kromosomenes forhold under modningsdelingen og befrugtningen. Hannens kromosomer sorte, hunnens hvite.

detailutformning er der en forskjel at notere. Hos hannerne (fig. 3 til venstre) er de to av modningsdelingen fremgaaede datterceller likeværdige og begge utvikler sig videre til modne sædceller. Hos hunnerne derimot (fig. 3 til høire) er den ene av dattercellerne, *pollegemet*, rudimentær og gaar hurtig

tilgrunde. Bare den anden utvikler sig videre til det modne egg.

Da de strenge lover, som paa denne maate behersker kromosomenes gang ned gjennem generationene, var erkjendt, laa den tanke ikke fjern, at vi i disse celleelementer hadde for os det materielle substrat, til hvilket arveoverførelsen var knyttet, at de var arvefaktorernes bærere. Mange var inde

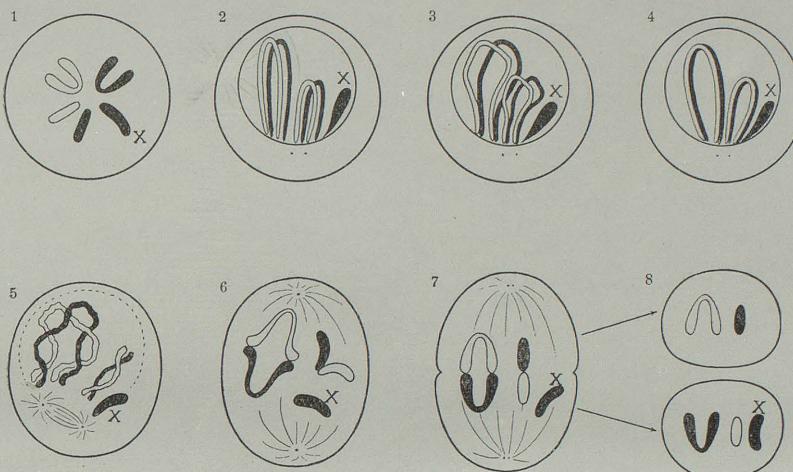


Fig. 4. Kromosomenes forhold under kjønscelleutviklingen hos en han.
1. Urkjønscelle. 2. De tynde bøilers stadium. 3 og 4. Synapsisstadiet, kromosomenes parallele konjugation. 5. Spalningsstadiet. 7. Modningsdelingen. 8. De to datterceller med det reducerete kromosomtal. De moderlige kromosomer sorte, de faderlige hvite. Kjønskromosomet merket X.

paa den; men æren for først at ha git den klar og gjennemført utformning tilkommer en ung medicinsk student, E. B. Wilson's elev Sutton. I et glimrende litet arbeide paaviser han allerede i 1902, hvordan vort kjendskap til kromosomene gav det nødvendige mekaniske grundlag til forklaring av de netop gjenoppdagede Mendel'ske arvelover, spaltningsloven og loven om faktorparrenes selvstændighet under nedarvningen.

I de følgende aar blev vor viden om kromosommekanismen utvidet med to vigtige fund. A. og K. E. Schreiner og Janssens paaviste, at kromosomene under forberedelsen

til modningsdelen spandt sig ut til tynde traader, som la sig parvis optil hinanden efter længden (fig. 4). Og M o n t g o m e r y utkastet den dristige tanke, at det var den faderlige og den moderlige repræsentant inden hvert kromosompar, som under denne proces, *synapsis* eller den *parallele konjugation*, indgik denne midlertidige forbindelse. Hvorfor ante man dengang ikke.

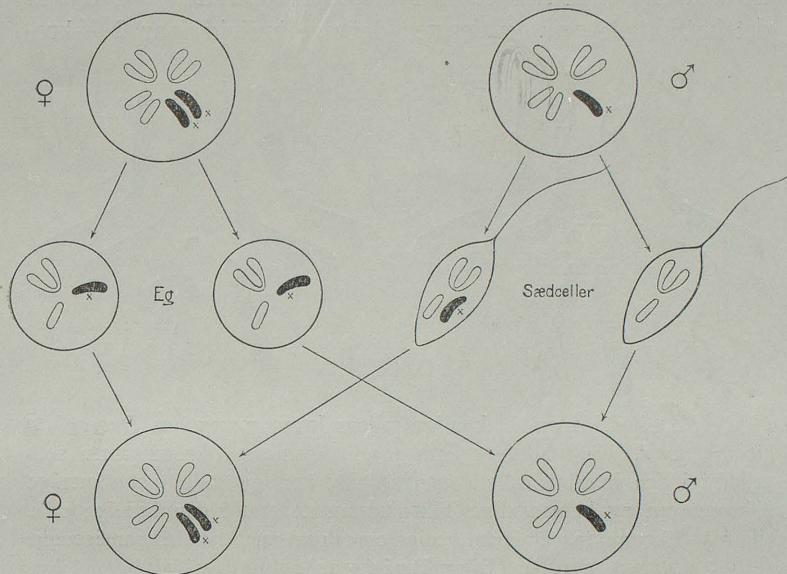


Fig. 5. Skema av kjønsbestemmelsen. Kjønskromosomet, *X*, sort, de andre kromosomer hvite. Øverst: til venstre hunlig celle, til høire hanlig celle. Nederst: til venstre hunlig befrugtet egg, til høire hanlig befrugtet egg.

For det andet blev endelig det fund gjort, som i E. B. Wilson's videre bearbeidelse skulde lede til opklaringen av *kjønsbestemmelsens* gaate. Det viste sig nemlig, at der var én undtagelse fra loven om kromosomenes parvise optræden. Hannens celler har et enkelt kromosom, som i modsætning til de øvrige bare er tilstede i ental, ikke har nogen makkær. Dette, det saakaldte *X-kromosom* eller *kjønskromosomet*, gaar i modningsdelen over i den ene dattercelle, mens den anden intet mottar. Av sædceller dannes der følgelig to slags, en halvdel som har et *X-kromosom* og en halvdel, som

intet har (fig. 5 til høire). Hunnens celler har derimot to slike X-kromosomer; de gaar, ganske som de øvrige kromosomer, i modningsdelingen over i hver sin dattercelle, og resultatet blir, at alle egg kommer til at indeholde et X-kromosom (fig. 5 til venstre).

Ved befrugtningen foreligger følgelig to muligheter: Egget, som altid har et X-kromosom, kan enten befrugtes av en sædcelle, som har et X-kromosom. Resultatet blir da, at det befrugtede egg og dermed det nye individ faar 2 X-kro-

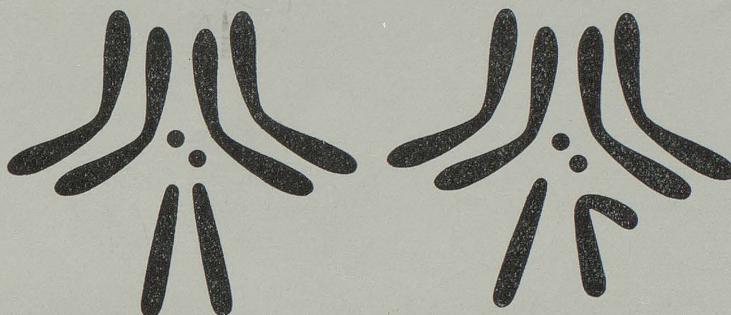


Fig. 6. De hunlige og de hanlige cellers kromosomer hos *Drosophila melanogaster*. De hunlige cellers to stavformige X-kromosomer sees nederst i den hunlige celle (venstre). De hanlige cellers stavformige X-kromosom og hakeformige Y-kromosom nederst i den hanlige celle (høire). I begge, to par bøileformige og et par smaa runde kromosomer.

(Efter Bridges).

mosomer, det blir en hun. Eller egg med sit X-kromosom kan befrugtes av en sædcelle, som intet har. Det nye individ faar da bare 1 X-kromosom i sine celler, det blir en han. Holder vi os til det i fig. 5 valgte eksempel, en art med 4 almindelige kromosomer, har de hunlige legemsceller $4 + XX$, de hanlige $4 + XO$. De modne egg indeholder det halve antal, altsaa $2 + X$, mens sædcellerne er av to slags, de, som har $2 + X$ og de, som har bare $2 + O$. Ved befrugtningen faar vi altsaa:

eggcellen	sædcellen
$(2 + X) + (2 + X)$	$= 4 + XX$, individet blir hunlig,
eller	$(2 + X) + (2 + O)$, individet blir hanlig.

Som det fremgaar av skemaet mottar hunnerne altid det ene X-kromosom fra moren og det andet fra faren, mens hanerne altid mottar sit enkle X-kromosom fra moren.

Vi skal ikke her gaa ind paa forskjellige vel kjendte modifikationer av den her fremstillede kjønsbestemmelsermekanisme. La os bare nævne, at hos mange former har ikke bare hunnen, men ogsaa hannen to kjønskromosomer i sine

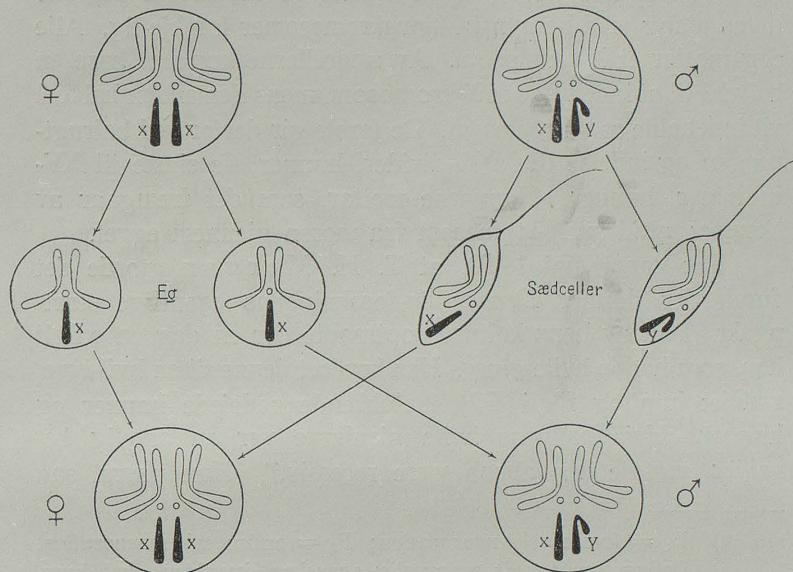


Fig. 7. Kjønsbestemelsen hos *Drosophila melanogaster*. Kjønskromosomene, hunnens XX , hannens XY sorte, de andre kromosomer hvite. Øverst: til venstre hunlig celle, til høyre hanlig celle. Nederst: til venstre hunlig befrugtet egg, til høyre hanlig befrugtet egg.

celler. Men de to medlemmer av hannens kjønskromosompar er inkongruente. X-kromosomets makker har en anden form og størrelse og betegnes som Y-kromosomet. For kjønsbestemmelsermekanismen er imidlertid utfaldet, som vi straks skal se, principielt set det samme, enten hunnerne har XX og hannerne XO eller hunnerne har XX og hannerne XY . Pointet er i begge tilfælde, at hunnen har to X-kromosomer og hannen bare et.

Vi har dermed i store træk gjort rede for celleforskningens stilling, da den Morgan'ske skole grep ind, og vi vender

nu tilbake til *Drosophila melanogaster*. I fig. 6 er gjengitt de hunlige og de hanlige cellers kromosomutstyr hos denne art. I begge finner vi to par lange bøileformige kromosomer og et par ganske smaa runde. De hunlige celler har videre to lange stavformige X-kromosomer og et hakeformig Y-kromosom. Kjønsbestemmelsesmekanismen fremgaar av fig. 7. Mens saavel egg- som sædceller, som det vil sees, mottar en representant for hvert av de homologe kromosompar, blir deres utstyr med hensyn til kjønkskromosomer forskjellig. Alle egg mottar et X-kromosom. Av sædcellerne kommer bare en halvdel til at indeholde et X-kromosom, mens den anden halvdel vil indeholde et Y-kromosom. De første gir derfor ved befrugtingen oprindelse til XX-individer, hunner, de sidste til XY-individer, hanner. Hannerne mottar, som det fremgaar av skemaet, altid sit X-kromosom fra moren gjennem egget.

Det var i mai 1910, at T. H. Morgan gjorde det fund, der danner *Drosophila*-forskningens egentlige startpunkt. I en av hans kulturer optraadte der en dag en enkelt han, som hadde hvite øiner. Han krydset denne til en hvit-type, rødøjet hun og fikk i F_1) utelukkende rødøiede hanner og hunner. Hvis hannens hvite øienfarve var en arvelig karakter, maatte den altsaa være recessiv.²⁾ Han parret saa

1) F_1 = første avkomgeneration; F_2 = anden avkomgeneration.

2) Betingelsen for at en arvelig egenskap, karakter, skal fremkomme, er den, at vedkommende individ fra den ene eller fra begge forældre gjennem deres kjønsceller har mottatt det arveanlæg (*gen, faktor*), der betinger utviklingen av angjeldende egenskap. Hvis individet har mottatt samme arveanlæg fra begge forældre, altsaa har det i dobbelt dose, siges individet at være *ensdobbelt, homozygot*, for vedkommende anlæg. Har det bare mottatt anlægget fra den ene af forældrene, saa det bare har dette i enkelt dose, betegnes individet som *uensdobbelt, heterozygot*. De arvelige anlæg er nu av to forskjellige styrkegrader. Enkelte er saa sterke i sin virkning, at de, selv om de er tilstede bare i enkelt dose, altsaa hos heterozygote individer, fremkalder utviklingen av den til anlægget svarende egenskap. Slike arveanlæg kaldes *dominerende*, fremherskende. Andre er svakere i sin virkning og maa forat den karakter, de betinger, skal fremtræ, være tilstede i dobbelt dose, individet maa m. a. o. være homozygot for anlægget. Hvis arveanlæg av denne sidste slags bare er tilstede i enkelt dose, d. v. s. hvis individet bare har mottatt det fra én av forældrene, har det ingen synlig virkning. Det undertrykkes

F_1 -individene indbyrdes, og fik i F_2 kun rødøiede døtre (50 %), en halvdel rødøiede sønner (25 %), mens den anden halvdel af sønnerne (25 %) hadde bedstefarens hvite øienfarve (fig. 8). Egenskapen hvitøjet viste altsaa en *kjønsbunden nedarvningstype*, fuldstændig svarende til farveblindhet hos mennesket, en type, som var den omvendte av den, der allerede var kjent fra *Abraxas* efter Doncaster's og Raynor's undersøkelser, og som nu er vel kjent i de tverstripede Plymouth Rocks. At karakteren ogsaa kunde optræ i hunnerne, viste sig, da han tilbakekrydset en af de rødøiede døtre til dens egen hvitøiede far. Da fik han nemlig 25 % rødøiede hunner, 25 % hvitøiede hunner, 25 % rødøiede hanner og 25 % hvitøiede hanner. De hvitøiede hunner fik, likegyldig hvordan krydsningen skedde, uten undtagelse hvitøiede sønner. De forskjellige typer av krydsninger er gjengitt i fig. 9.

Kjønskromosomenes forhold under kjønscellemodning og befrugtning gav forklaringen paa denne eiendommelige arvetype (se fig. 8 og 9). Den oprindelige hvitøiede han bærer i sit X-kromosom som følge af en mutation en arvefaktor, et gen for egenskapen hvit øienfarve. Krydses den med en rødøjet hun, blir dens sønner rødøiede, da de, som vi har set, mottar sit X-kromosom fra moren, som ikke bærer denne faktor. Dens døtre derimot mottar et X-kromosom med anlægget for hvite øine fra sin far, mens det andet, som de mottar fra moren, mangler dette anlæg. De er altsaa heterozygote for hvit, og naar de har røde øine, maa det bero paa, at det normale X-kromosom, de har mottatt fra moren, indeholder en faktor, det *normale allelomorf* for faktoren hvitøjet, som dominerer over genet hvitøjet, der er tilstede i det faderlige X-kromosom.

Naar det nu viser sig, at disse heterozygote rødøiede

altsaa, forholder sig skjult, i de uensdobbeltte, heterozygote individer. Slike anlæg kaldes derfor vikende, *recessive*. At de recessive anlæg ikke formaar at gjøre sig synlig gjeldende i enkelt dose, beror derpaa, at individet samtidig fra den anden af forældrene har mottatt et antagonistisk virkende arveanlæg av den først beskrevne slags. Et slikt dominerende antagonistisk virkende arveanlæg kaldes et dominerende *normalt allelomorf*.

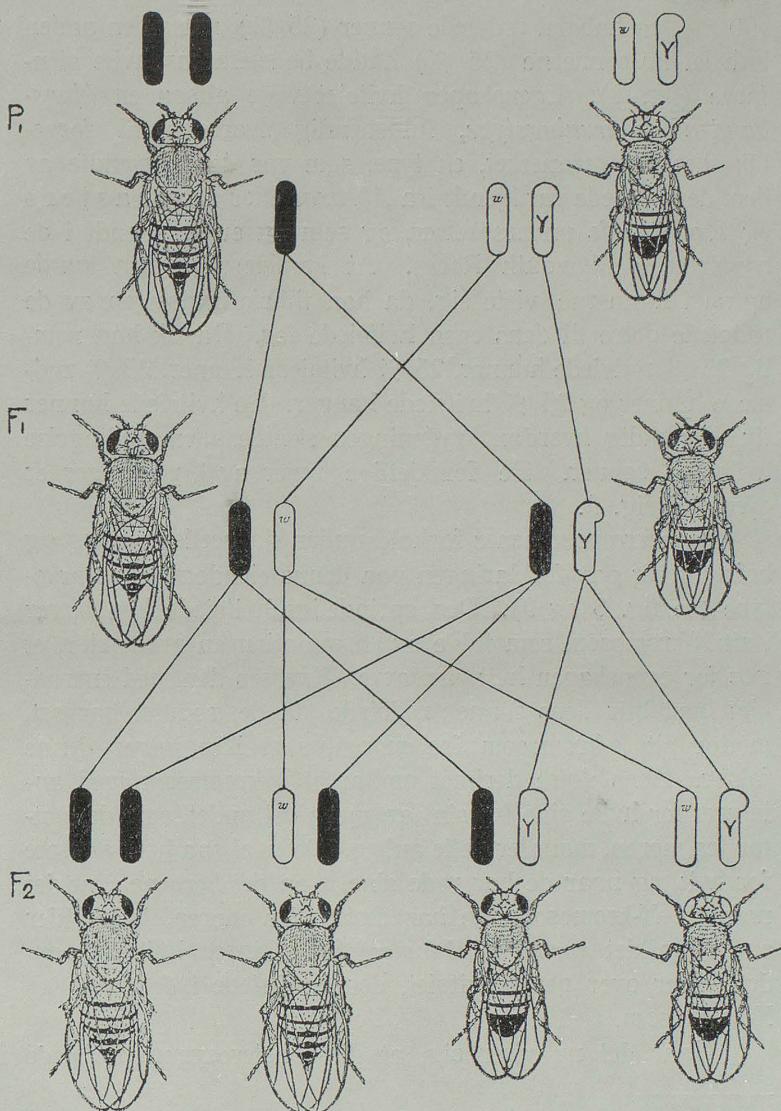


Fig. 8. Krydsning mellem hvitøjet *Drosophila*-han og vild-type, rødøjet hun. Det X-kromosom, som bærer faktoren for hvit øjenfarve er hvitt, de X-kromosomer, som ikke bærer den, sorte. X-kromosomet stavformig, Y-kromosomet hakeformig. Hannerne er mindre end hunnerne og har mørk bakkrop. (Efter Morgan).

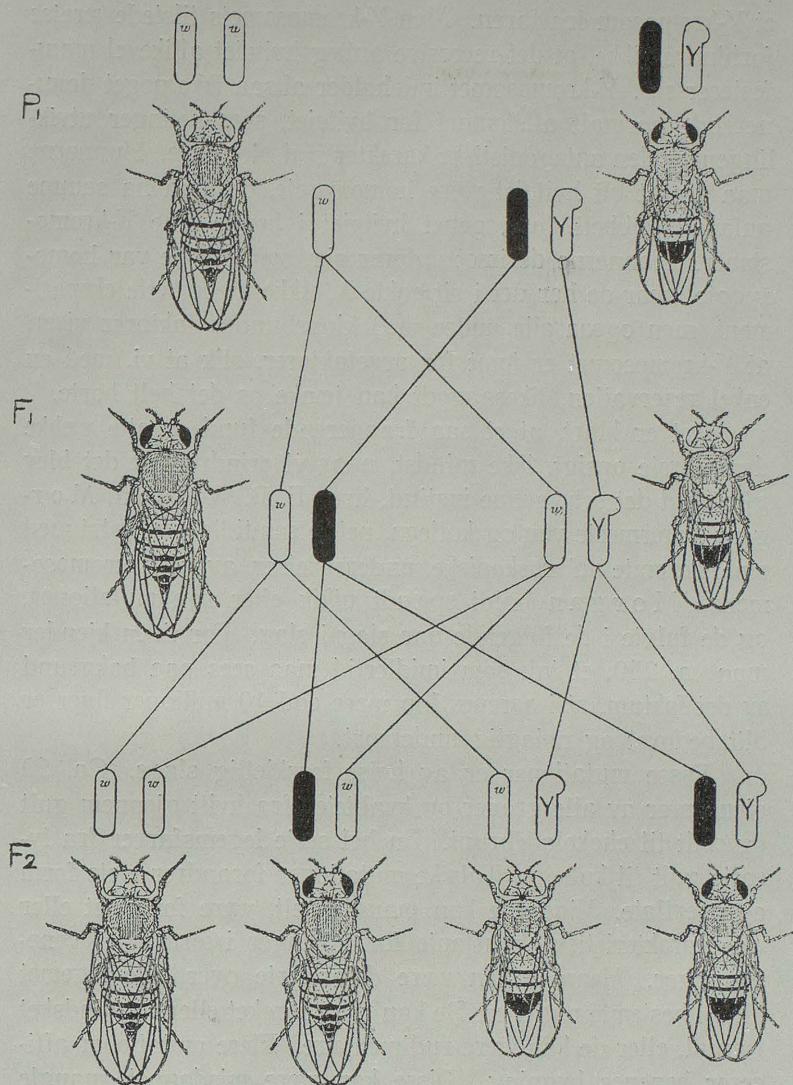


Fig. 9. Krydsning mellem hvitøjet hun og rødøjet han av *Drosophila*.
Betegnelserne som i forrige figur. (Efter Morgan).

hunner overfører den hvite øienfarve til halvdelen av sine sønner, maa forklaringen herpaa være følgende. Bare den ene halvdel av sønnerne mottar et X-kromosom, som bærer anlægget for hvit. Foruten dette mottar de gjennem sædcellen

et Y-kromosom fra faren. Men Y-kromosomets tilstedeværelse forhindrer ikke, at det recessive anlæg hvitøjet allikevel manifesterer sig. Y-kromosomet indeholder altsaa ikke noget dominerende normalt allelomorf for hvitøjet, som betinger utviklingen af den antagoniske karakter rød øienfarve. Hunnerne maa for at bli hvitøjet være homozygote, de maa ha samme anlæg i dobbelt dose, genet hvitøjet i begge sine X-kromosomer. Hannerne derimot opfører sig, som om de var homozygote, naar de har det i sit enkle X. Ikke alene dette eksperiment, men ogsaa alle andre med kjønsbundne faktorer viser, at Y-kromosomet er tomt for arvefaktorer, slik at vi, med en enkel reservation, likesaagdøt kan tænke os det helt borte.

Det er klart, at et saa frapperende fund maatte vække den største opsigt, ikke mindst, naar vi erindrer, at det blev gjort ved det selvsamme institut, hvor E. B. W i l s o n, M o r g a n nærmeste ven og kollega, netop samtidig var optat med sine berømte mikroskopiske undersøkelser av kjønskromosomene. M o r g a n holdt spændt utkik efter nye mutationer, og de fulgte i de følgende aar slag i slag. For tiden kjender man ca. 250, et tal, som imidlertid maa sees paa bakgrund av det faktum, at i aarenes løp mere end 10 millioner fluer er blit bedøvet og nøiagtig undersøkt.

Disse mutationer er av høist forskjellig slags. Ca. 50 øienfarver av alle grader og kvaliteter fra hvitt gjennem gult og rødt til chokoladebrunt. En hel serie legemsfarver fra lyseste gult til kulsort. Talrike mutationer forandrer øiets form og overflate. Vingerne kan mangle helt, være forkortet eller vise karakteristiske konstante forandringer i form eller venetegninger. Haarene kan være deformerte over hele legemet eller i bestemte regioner. De kan være forøket eller formindsket i antal, eller de kan være rudimentære. Flere mutationer afficerer benenes bygning. Disse kan være misdannet, mangle et bestemt led eller vise fordoblinger eller for stort antal. Høist eiendommelig er en recessiv mutation, som fremkalder en fordobling af thorax med anlæg til to sæt vinger. Kjæmpe- og dvergracer er kjendt. Hos en mutant er fluens normale positive heliotropisme gaat tapt. Denne mutation er ogsaa recessiv; og det er høist frapperende i en tilbakekrydsningskultur at se alle heterozygotene søke mot lyset som fluerne

av den vilde type gjør, mens homozygotene forholder sig ganske indifferente. En række mutationer er kjønsbegrensete, d. v. s., de er sterkere uttalt i det ene end i det andet kjøn.

Alle grader av dødbringende, lethale faktorer er repræsentert; nogen dræper kjønscellerne, andre larverne, etter

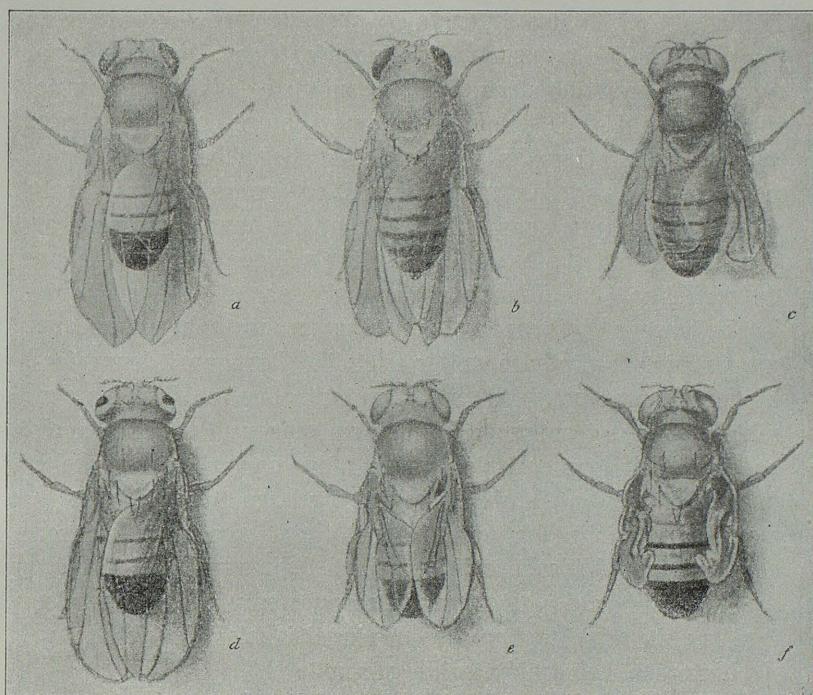


Fig. 10. Forskjellige mutationer tilhørende første koblingsgruppe i *Drosophila melanogaster*. *a*, klippede vinger. *b*, Hak vinger og gaflede haier. *c*, hvite øiner og rudimentære vinger. *d*, Bjelkeøie. *e*, miniature vinger. *f*, klubbevinger. (Efter Morgan).

andre er bare semilethale slik at nu og da nogen faa individer klarer sig. Fra de sidste til mutanter, som i livskraft staar fuldt paa høide med den vilde type, er der alle mulige overganger, ja enkelte synes endog vel saa frugtbare og robuste som den vilde flue. Høist interessant fra medicinsk synspunkt er den gruppe lethale faktorer, hvis virkning er betinget i nedarvningen av en ondartet svulst, som dræper larverne eller puppestadierne. Der er mutationer, hvis hunner er sterile, mens

hannerne har normal frugtbarhet, eller det omvendte kan være tilfældet. Alle disse og mange flere er optraadt ved en pludselig sprangvis forandring, og alle har de vist sig at avvike fra den vilde race ved bestemte konstante arveenheter, gener. Er de først engang optraadt, er de blit bevaret fuldstændig uforandret for videre bruk simpelthen vedavl fra det eller de individer, der først viste dem.

Det vil let forstaaes, at vi indenfor denne brogede serie møter repræsentanter saavel for de mindste som for de største avvikeler fra den vilde type. Som eksempel paa de talrike »smaa« mutationer kan vi nævne den meget benyttede dominerende karakter Skimrende øine¹⁾), en irregularitet i facetøinenes anordning, saa umerkelig, at det kræver træning at arbeide med den selv ved binokularets hjælp. En række av de semilethale mutationer er omvendt saa »store«, at fluens forskjellige deler forandres i en saadan grad, at individene næsten uten undtagelse sætter livet til. Det maa i denne forbindelse skarpt pointeres, at en mutant oftest avviker fra den vilde type ikke i en enkelt henseende, men ved et helt sæt av karakterforandringer. Det navn, man har git den enkelte mutant, fæster bare opmerksomheten ved den egenskap, der er mest karakteristisk og derfor bedst egnet som grundlag for klassificering. Videre foreligger der i dette materiale en fylde av eksempler paa, at egenskaper, som for en ydre undersøkelse ikke lar sig adskille, kan være betinget i høist forskjellige og av hinanden helt uavhængige gener.

Et stort antal av mutationene omfatter forandringer, som har karakteren av tap eller misdannelser, mange er rene kvalitetsforandringer, mens enkelte føier et utvilsomt plus til den vilde types utstyr. Det sidste gjælder f. eks. mutationen haaret, smaa haar paa scutellum, som hos *Drosophila* er frit for smaa haar. Tilfældet nævnes som et repræsentativt eksempel paa parallelisme mellem mutante egenskaper og andre vilde arters karakterer. Den nævnte egenskap er nemlig et viktig kjende-tegn for slekten *Curtonotum*, men er ellers helt ukjendt blandt Drosophiliderne.

¹⁾) Her som i det følgende betegner stort bokstav, at vedkomende karakter er dominerende.

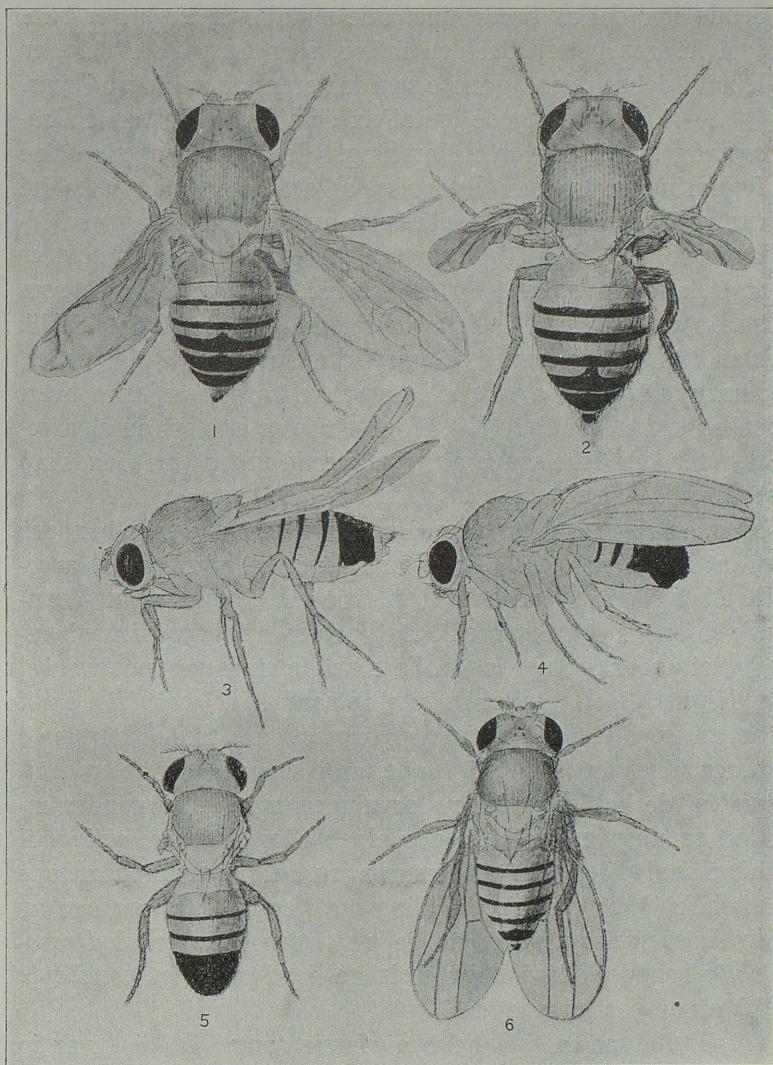


Fig. 11. Forskjellige vingemutationer tilhørende anden koblingsgruppe i *Drosophila melanogaster*. 2, kortvinget. (Efter Bridges og Morgan).

Genetisk sett er det overveiende antal av mutationene recessive. Men mere end 20 dominerende mutationer er også kjendt. En av disse, Abnorm abdomen, er bare dominerende under bestemte kuturbetingelser, ellers recessiv. En paafal-

dende stor del av de dominerende mutationer eksisterer bare som heterozygoter, idet den faktor, som fremkalder dem, er lethal i dobbelt dose, ganske som faktoren for gul farve i mus.

— Den første gode mutation, som blev observert i *Drosophila*, hadde vist en nedarvningstype, som fandt sin enkle forklaring ut fra den antagelse, at det gen, som fremkaldte den, hadde sin plads i et bestemt av fluens kromosomer, X-kromosomet. Hvis kromosomene, hvad M o r g a n antok, er arvefaktorenes bærere, da er det imidlertid et forhold, som straks maa fremstille sig som sel vindlysende: I det øieblik man hos en art, som bare har 4 kromosompar i sine celler, finder hundreder av distinkte arvelige karakterer, maa hvert enkelt kromosom bære ikke en enkelt, men et stort antal arvefaktorer. Er dette saa, maa vi imidlertid ut fra vort kjendskap til kromosomenes forhold vente, at de gener, som ligger i samme kromosom, under nedarvningen maa vise en tendens til at holde sammen. Straks man fik et litt større antal arvelige karakterer at arbeide med, viste det sig ogsaa, at M e n d e l's anden lov, loven om faktorparrenes indbyrdes uavhængighed under nedarvningen, bare hadde en meget indskrænket gyldighed. De mutationer, som optraadte i *Drosophila*, faldt arvemæssig set i 4 distinkte grupper. De mutationer, som hører til en og samme gruppe, er ikke uavhængige af hinanden, de holder under nedarvningen mere eller mindre intimt sammen med, viser en sterkere eller svakere *kobling* til hinanden. Men alle medlemmer av én slik koblingsgruppe viser fri M e n d e l'sk spaltning med, er helt uavhængige av hvilket som helst medlem av de tre andre grupper. I *Drosophila* kan det altsaa høiest eksistere 4 selvstændig mendlende faktorpar paa en gang.

Dette var en opdagelse av første rang. Tallet 4 var jo netop antallet av *Drosophila*'s kromosompar, og var kromosomene arvefaktorenes bærere, maatte vi jo netop vente, at faktorer, som laa i et og samme kromosom, skulde vise et slikt avhængighedsforhold av hinanden. Men parallelismen mellem koblingsgrupper og kromosomer gik videre: Antallet av mutationer tilhørende hver enkelt koblingsgruppe svarer i store træk til størrelsen av cellens kromosomer. En stor gruppe paa ca. 70 mutationer viser kjønsbunden nedarvning, de over-

føres ganske paa samme maate som hvit øienfarve eller som kjønskromosomet selv og maa antas at ha sin plads i dette. To grupper er omtrent like store som denne, mens den fjerde gruppe i slaaende motsætning til de øvrige hittil bare omfatter tre mutationer. Den tanke, at den sidste gruppe bestaar av mutationer, hvis faktor har sin plads i det lille runde, saakaldte *IVde* kromosom, og at de to store, ikke kjønsbundne gruppens gener er lokalisert i de to store bøileformige kromosompars medlemmer, maa jo paatrænge sig enhver, som kaster et blik paa fig. 6, der viser kromosomenes indbyrdes størrelse.

Det er vel kanske *Drosophila*-forskningens største triumf, at den ikke er blit staaende ved disse indiciebeviser, hvis antal, som vi skal se, stadig er blit forøket. Den har bragt det positive, bindende bevis, saavel for at den lille gruppens gener virkelig har sin plads i det lille runde *IVde* kromosom, som for at de kjønsbundne mutationers gener er lokalisert i X-kromosomet, eller som det ogsaa kaldes *Iste* kromosom.

La os først betragte beviset for kjønskromosomets vedkommende.

En homozygot hvitøjet *Drosophila*-hun vil, som vi har set, ved krydsning med en normal rødøjet han faa udelukkende hvitøjede sønner, mens døtrene blir rødøjede, idet de bare blir heterozygote for hvit (fig. 9). Allerede i M o r g a n's første eksperimenter optraadte der imidlertid i meget sjeldne tilfælder en undtagelse fra denne regel. Det hændte, at der forekom en enkelt søn, som var rødøjet som faren, eller en datter, der var hvitøjet som moren. Efter kromosomskemaet skulde dette være utænkelig, og man stod raadløs overfor disse uforklarlige undtagelser. Det blev M o r g a n's elev B r i d g e s, som skulde løse gaaten.

B r i d g e s prøvet de eksceptionelle hanner og fandt, at de uten undtagelse var sterile. De *matrocline* hunner¹⁾ derimot var frugtbare, og viste sig ved videreavl at gi undtagelser ogsaa i de følgende generationer. Gjennem en yderst sindrig analyse av disse undtagelser kom han til det resultat, at fremkomsten av de oprindelige eksceptionelle individer maatte

¹⁾ De matrocline hunner = de hunner som lignet sin mor; i dette tilfælde altsaa de eksceptionelle hvitøjete hunner.

bero paa en abnorm fordeling av de to X-kromosomer under morens kjønscelleutvikling. Normalt gaar jo, som vi har set, hunnens to X-kromosomer i modningsdelingen over i hver sin dattercelle, den ene i pollegemet, den anden i eggget, slik at alle egg faar et X-kromosom (se fig. 7). Hvis de nu her av en eller anden grund undlater at skille lag (*non-disjunction*), staar to muligheter aapne: Enten kan de begge bli tilbake i eggget, slik at vi faar et eksceptionelt XX-egg (fig. 12) eller begge kan gaa over i pollegemet; da vil resultatet bli et egg, som er tomt for X-kromosomer. Disse egg kan nu befrugtes enten av en sædcell med et X-kromosom eller av en med et Y-kromosom, og fire teoretiske kombinationsmuligheter er følgelig under befrugtningen tilstede:

Eksceptionelle eggceller	Normale sædceller	Befrug- tede egg
1. XX	+	X = XXX (eksceptionel ♀)
2. XX	+	Y = XXY (eksceptionel hvitøjet ♀)
3. O	+	X = XO (eksceptionel rødøjet ♂)
4. O	+	Y = YO (dør).

To av disse kombinationsmuligheter, nemlig 2 og 3, er for os av særlig interesse, idet disse gir os en enkel forklaring paa fremkomsten av de ovenfor nævnte undtagelser. Hvis under den homozygote hvitøiede huns kjønscelleutvikling begge X-kromosomer blir tilbake i eggget og dette befrugtes av en sædcell med et Y-kromosom, faar vi et XXY-individ. Dette maa bli hunlig, da det har to X og hvitøiet som sin mor, da begge de fra moren mottagne X-kromosomer bærer faktoren for hvit. De eksceptionelle F_1 hunner viste sig ved forsøk at være av denne konstitution, idet de undtagelser, de i bestemte procentantal gav oprindelse til, alle lot sig forklare ut fra tilstedeværelsen av to X-kromosomer med faktoren for hvite øine plus et ekstra Y-kromosom.

Gruppe 3, XO-individer, maa bli resultatet, hvis et egg, som er tomt for X-kromosomer, befrugtes av en sædcell med et X-kromosom. Disse blir hanner, da de bare har et X, og de maa faa røde øine som sin far, da det er farens X-kromosom, de har mottatt, og dette mangler anlægget for hvitøiet. At de er sterile maa bero paa, at de mangler Y-kromosomet. Dette, at fravær av Y-kromosomet fremkalder sterilitet hos

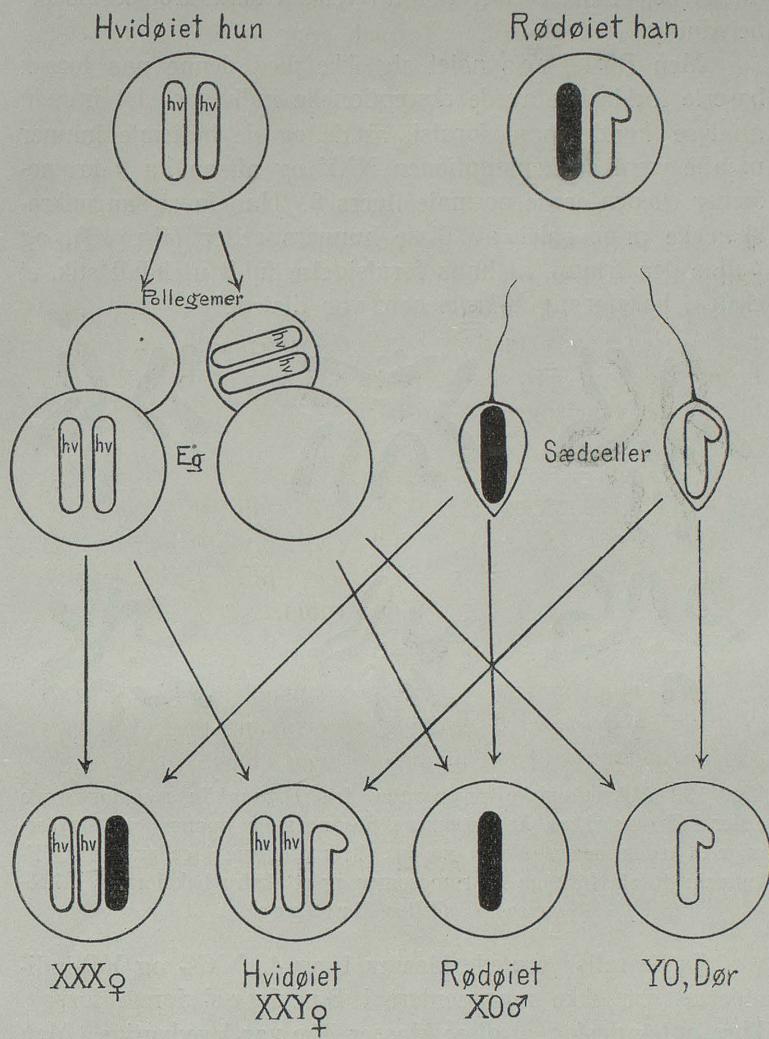


Fig. 12. Kjønskromosomenes forhold ved non-disjunction. X-kromosomene stavformige, Y-kromosomet hakeformig. Produksjonen av XX og O egg i en hvitøjet huns kjønscelleutvikling (til venstre) og det avkom, der fremkommer, når slike egg befrugtes av en vild-type rødøjet hans sædceller. De X-kromosomer, som bærer anlægget for hvitøjet (hv) hvite, det X-kromosom, som mangler dette anlæg, sort. (Efter Bridges).

hannerne, er det eneste, vi hittil vet om dette kromosoms betydning.

Men Bridges nøjet sig ikke med denne paa forsøk baserte forklaring av de eksceptionelle individer. Ut fra sin analyse kunde han forutsi, at de og de bestemte hunner maatte være av konstitutionen XXY og altsaa ha 9 kromosomer istedenfor de normale fluers 8. Han lavet saa mikroskopiske præparater av disse hunners celler (fig. 13), og hadde den triumf, at hans forutsigelse fuldt ut holdt stik, et ekstra, hakeformig Y-kromosom var tilstede!

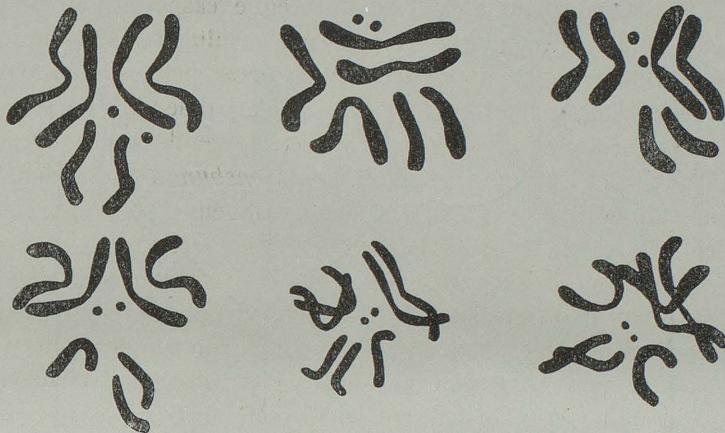


Fig. 13. Mikroskopiske præparater fra *Drosophila melanogaster*'s celler. Øvre række: kromosomene hos normale hunner; to stavformige X-kromosomer. Nedre række: kromosomene i celler fra XXY -hunner; to stavformige X-kromosomer og et ekstra hakeformig Y-kromosom. (Efter Bridges).

De teoretisk ventede klasser 1 og 4, XXX - og YO -individerne, var ikke repræsenteret i Bridges' første forsøk. Han antok derfor, at disse klasser ikke var levedygtige. Men ganske nylig har han i avkommet av XXY -hunner i sjeldne undtagelsestilfælder fundet hunner som han paa basis av en tilsvarende analyse forklarte som XXX -individer. Og mikroskopiske præparater av deres celler viste ækvatorialplater med 9 kromosomer, deriblandt denne gang et ekstra stavformig X, som forudsagt. Høist bemerkelsesværdig er det, i parenthes bemerket, at disse XXX -hunner viser dominerende karakterforandringer.

Det som for os her er hovedinteressen ved disse i sandhet glimrende undersøkelser over non-disjunction er det forhold, at de bringer et eksakt og avgjørende bevis for, at et bestemt kromosom, X-kromosomet, er en bærer av de kjønsbundne arvefaktorer. Først forutsier man paa basis av eksperimenter med en række kjønsbundne gener, at de og de bestemte individer maa ha et X-kromosom eller et Y-kromosom formeget, og saa paavisser man ved mikroskopets hjælp, at forutsigelsen slaar til. Dette er et bevis, som fuldt holder maal med de bedste vi raader over inden naturvidenskapen.

Imidlertid hadde Morgan's egne eksperimenter allerede forlængst bragt en hel serie nye resultater, som alle lot sig forklare ut fra hypotesen om kromosomene som arvens bærere. Ikke mindst gjelder dette de indgaaende studier av *koblingsfænomenene*. Naar vi i den følgende undersøkelse av disse tar vort utgangspunkt i de *kjønsbundne* mutationers forhold, er grunden den, at nedarvningen av kjønnet selv her paa en maate er os en veiviser under tydningen av forsøksresultatene. Desuten er jo, som vi netop har set, beviset bragt for at de kjønsbundne faktorer virkelig har sin plads i kjønsekromosomet, saa vi her har fast grund under føtterne.

Det spørsmål, som da reiser sig, er følgende: Hvordan er det indbyrdes forhold mellem arvefaktorer, som har sin plads i et og samme kromosom.

En meget benyttet stamkultur av *Drosophila* er homozygot for de to recessive kjønsbundne mutationer gul legemsfarve og hvite øine. Krydser man en slik gul hvitøjet hun til en vild-type, altsaa brun rødøjet han, blir alle dens sønner gule med hvite øiner; de faar jo sit X-kromosom med de to gener fra sin mor, og Y-et hindrer, som vi har set, ikke disse i frit at utfolde sin virkning (fig. 14). Døtrene derimot mottar et X-kromosom med de to recessive gener fra moren, men samtidig mottar de fra faren et X-kromosom nummer to med de dominerende normale alleleomorfer. De blir følgelig vild-type, brune rødøjede. Krydser vi nu en slik heterozygot F_1 hun til en gul hvitøjet bror, skulde vi vente, at de to gener, som jo begge ligger i det moderlige X-kromosom, skulde holde sammen under nedarvningen. Vi skulde derfor tro, at halvdelen av døtrene i denne krydsning skulde bli homozygote for

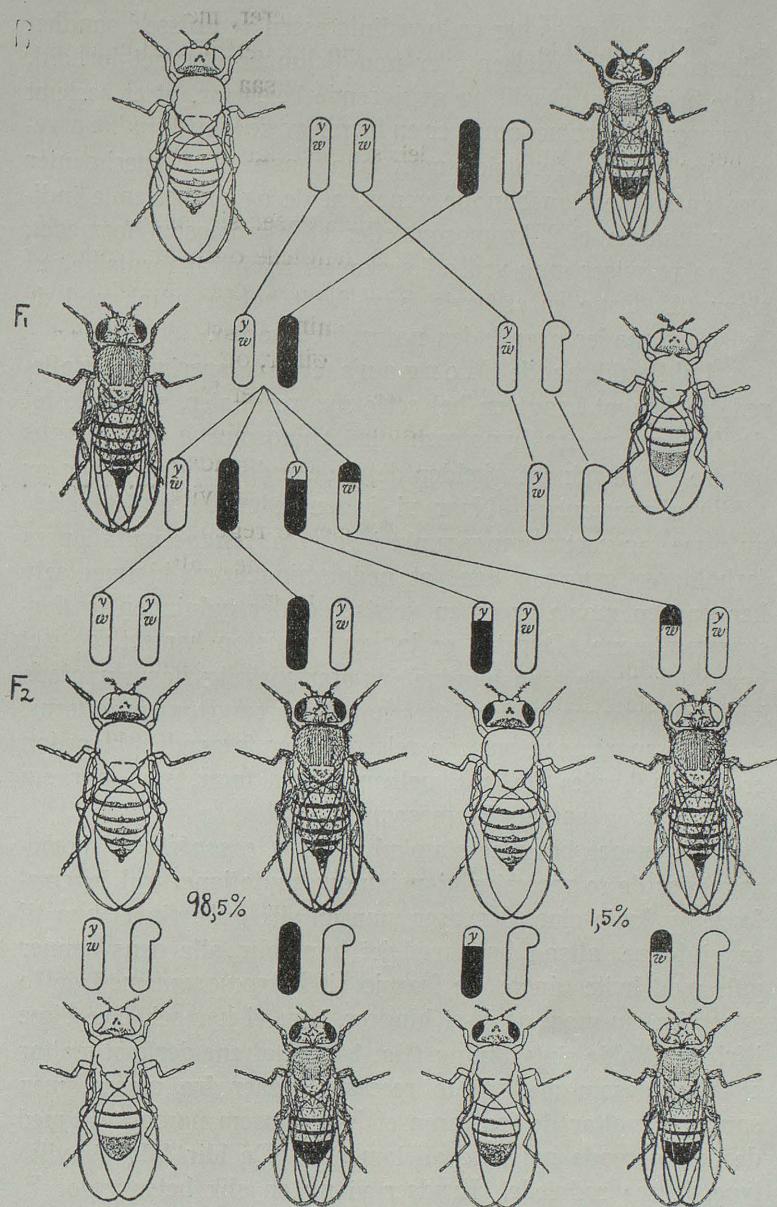


Fig. 14. Krydsning mellem en gul hvitøjet *Drosophila* hun og en vild-type, brun rødøjet, han. I hunnen's hvite X-kromosom betegner *y* og *w* generne for gul (yellow) og hvitøjet (white). Hannens X-kromosom med de normale allelomorfer sort. (Efter Morgan).

gul hvitøiet og følgelig vise disse karakterer, mens den anden halvdel bare skulde bli heterozygote og derfor vild-type som moren. Halvdelen av sønnerne skulde ogsaa bli gul hvitøiede, da de fra moren faar et X-kromosom, som indeholder disse gener, mens den anden halvdel, som mottar et normalt X-kromosom, skulde bli vild-type.

Det store flertal av F_2 -individene viser sig ogsaa at være av disse to typer, like mange gule hvitøiede og brune rødøiede hunner som hanner av de tilsvarende klasser. Men desuten faar vi som resultat av denne krydsning nogen faa individer, som er gule, men med normale røde øiner, og nogen, som har den vilde types brune farve, men hvis øiner er hvite, like mange av hver sort og like mange hanner som hunner av de to kategorier. De to gener, som moren mottok liggende i samme kromosom, maa altsaa her ha skilt lag. Gjentar vi eksperimentet mange ganger, faar vi med forbausende regelmæssighet altid samme resultat, undtagelserne forekommer altid i samme meget konstante procenttal. For de to geners vedkommende, som vi her har benyttet, faar vi 1.5 % av slike undtagelser, et tal, som er basert paa eksperimenter, som omfatter 160 000 fluer. Karaktererne gul og hvitøiet viser sig altsaa at være sterkt koblet; men koblingen er ikke absolut.

Hvis vi nu istedenfor karakteren gul farve, bruker en anden recessiv kjønsbunden mutation, klippede vinger, sammen med hvit i et tilsvarende eksperiment, viser det sig, at hvit og klippet er løsere sammenkoblet under nedarvingen end gul og hvit var. Her faar vi brud paa forbindelsen mellom de to i 18.5 % av tilfældene, vi faar blandt avkommet 18.5 %, som er hvitøiede med normale vinger eller rødøiede med klippede vinger. Og kjender vi disse to værdier, kan vi forutsi utfaldet av et tilsvarende forsøk med karaktererne gul og klippet. Det vil gi os $18.5\% + \text{eller } \div 1.5\% = 20\%$ slike individer i hvilke karaktererne gul og klippet har skilt lag. I det valgte tilfælde gir forsøkene $1.5\% + 18.5\% = 20\%$ slike individer.

Hvis vi i et eksperiment med karaktererne gul og hvitøiet lar dem gaa ind i krydsningen fra forskjellige forældre, altsaa gul hun \times hvitøiet han, og avler en F_2 generation, vil 98.5 % av sønnerne være enten gule eller hvitøiede, men 1.5 % vil være enten hvitøiede eller vild-type. Ganske som

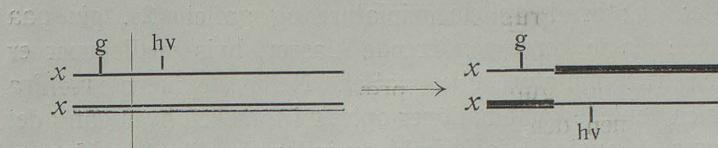
vi altsaa kan faa brudt koblingen mellem to gener, som ligger i samme kromosom, kan vi faa bragt to gener tilhørende samme koblingsgruppe sammen i et og samme kromosom.

Paa tilsvarende maate er en hel række faktorer tilhørende samme koblingsgruppe blit prøvet, og alle viser indbyrdes kobling; men den styrke, hvormed to medlemmer er koblet til hverandre kan være av den mest forskjellige grad. Enkelte er saa sterkt koblet, at de næsten aldri skiller lag, andre skiller lag i opimot 50 % av tilfælderne, slik at bare nøiagtige eksperimenter godtgjør, at de virkelig er koblet og ikke viser fri. Men de l'sk spaltning. Og overalt viser det sig, at kjenner vi koblingsgraden mellem faktorerne A og B og mellem B og C kan vi forutsi, hvor sterkt A og C vil vise sig at holde sammen under nedarynningen.

Den forklaring, som Morgan og hans elever, Sturtevant, Muller og Bridges, her har git, er følgende: Generne, arvefaktorerne maa ligge ordnet i *lineær orden* indenfor hvert kromosom som perler paa en snor, en tanke som Roux allerede før ad teoretisk vei var naadd frem til. Avstanden mellem de enkelte gener er forskjellig. Paa et punkt av kjønscelleutviklingen, nemlig under den parallele konjugation (fig. 4) ligger de to medlemmer av et og samme kromosompar tæt optil hinanden etter længden. Hvis der nu i denne utviklingsfase indtrær et brud med paafølgende utveksling av de to makkeres brudstykker, en *crossing-over*, maa resultatet bli, at faktorer, som oprindelig laa i samme kromosom skiller lag, forutsat at bruddet indtrær mellem dem. Et slikt brud kan indtræ hvorsomhelst paa kromosomet, men det er klart, at det sjeldnere vil indträffe mellem to gener, som ligger nær hinanden i kromosomet end mellem to, som ligger langt fjernet fra hinanden.

Applicert paa de valgte eksempler faar vi altsaa følgende forhold. Den heterozygote F_1 hun hadde et vild-type X-kromosom og et X-kromosom med faktorene gul og hvitøjet, som hver har sin bestemte plads et stykke fra hinanden (fig. 14). I 1.5 % av tilfælderne indtrær det en crossing-over indenfor distansen mellem dem. De to X-kromosomer, som derved dannes, faar da henholdsvis genet gul, men ikke faktoren

hvitøiet, eller genet hvitøiet, men ikke faktoren gul, hvorved de nævnte undtagelser fremkommer.



Naar vi mellem hvit og klippet faar 18.5 % av brud, crossing-over, maa dette skyldes, at der er meget længere avstand mellem disse to gener. At vi mellem genene gul og klippet faar $1.5\% + 18.5\% = 20\%$ av crossing over, er et resultat, som bekræfter den anførte tydning, idet rent geometrisk set, avstanden mellem de to faktorer (A og C), hvis disse ligger i lineær orden, kun kan være enten summen eller differensen mellem deres avstand fra en hvilkensomhelst tredje faktor (B), (S t u r t e v a n t).

Procenten av crossing-over mellom to gener blir ut fra denne betragtning et uttryk for avstanden mellom dem, og vi blir istand til at maale kromosomene. Den avstand, som svarer til 1 % av crossing-over benyttes som enhet i dette genetiske længdemaal. Genene gul og hvitøiet ligger 1.5 enhet fra hinanden, hvitøiet og klippet 18.5 enheter, mens distansen mellom gul og klippet er 20 enheter.

Rigtigheten av M o r g a n's her opstillede forklaring bestyrkes, naar vi undersøker hvordan t r e gener av samme koblingsgruppe opfører sig under nedarvningen. En hun, som er homozygot for de recessive kjønsbundne gener hvite øiner, miniature vinger og gaflede haar, krydses til en vild-type han. En F₁ heterozygot vild-type datter krydses tilbake til en hvit miniature gaflet han. Resultatet av denne krydsning blir en hel række kombinationer av de gener, som samlet gik ind i forsøket. Den F₁ hun, vi tilbakekrydset, maa ha et X-kromosom med generne hvit miniature gaflet og et X-kromosom, som mangler mutante gener. Indtrær det nu ingen crossing-over mellom de to kromosomer, vil avkommet enten bli hvitøiet miniature gaflet eller vild-type (rødøjet, langvinget, rette haar), (se fig. 15 med forklaring). De to største klasser (0-klasserne) blandt avkommet viser ogsaa netop disse karakterer. Indtrær der crossing-over mellom hvit og miniature

(1), vil dette resultere i fremkomsten av to korresponderende mindre klasser, hvis medlemmer er enten hvite eller miniature gaflet. Et brud mellom miniature og gaflet (2), gir paa samme vis to korresponderende klasser, hvis medlemmer er enten hvit miniature eller gaflet. Netop de nævnte ut fra teorien ventede kombinasjoner optrær i forsøket, hver gang det utføres, i konstante talforhold og indbyrdes likestore klasser. Desuten faar vi imidlertid ogsaa to jevnstore, ganske smaa

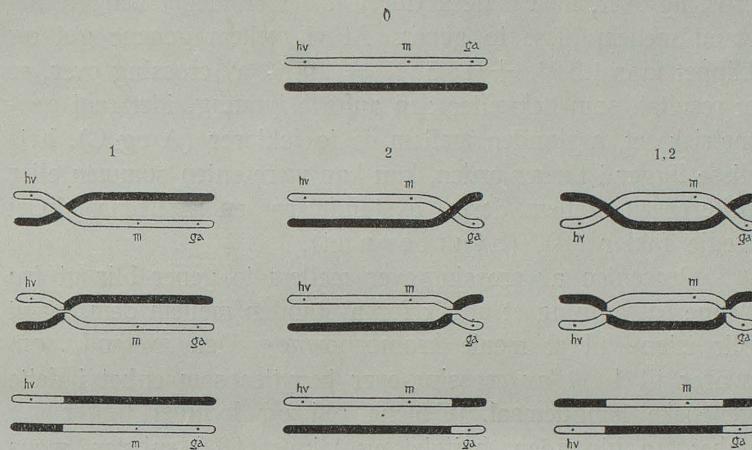


Fig. 15. De X-kromosomer, som produseres av en *Drosophila* hun, som i det ene X-kromosom har generne hvitøjet (hv), miniature vinjer (m) og gaflede haer (ga), mens det andet X-kromosom ikke indeholder mutante gener. 0: ingen crossing-over indtraadt. 1: crossing-over mellom hvit og miniature. 2: crossing-over mellom miniature og gaflet. 1,2: crossing-over baade mellom hvit og miniature og mellom miniature og gaflet (dobbelt crossing-over).

klasser, hvis medlemmer enten er miniature eller hvitøjet gaflet. Her er der samtidig indtraadt et brud saavel indenfor distansen hvit-miniature som indenfor stykket miniature-gaflet, (1,2), en *dobbelt crossing-over*, og det er midtstykket mellem de to brudender, som er utvekslet.

At dette er saa, viser sig bedst, naar vi arbeider med kromosomer, i hvilke samtidig en hel række mutante gener er tilstede, slik at vi kan kontrollere kromosomet i hele dets længde. Hvis vi i det ene X-kromosom har faktorene a b c d e f og i det andet de normale allelomorfer A B C D E F,

vil en enkelt crossing-over f. eks. mellem B og C gi klassene A B c d e f og a b C D E F, mens en dobbelt crossing-over mellem A og B og D og E gir kombinationene A b c d E F og a B C D e f. Dette viser, at det ikke er enkeltfaktorer, men hele forband av gener, det vil ut fra kromosomteorien si: store homologe kromosomstykker, som utbyttes. Disse eksperimenter med hele serier av gener tilhørende samme koblingsgruppe ledet videre til opdagelsen av et andet forhold, som er av største betydning for vor forståelse av crossing-over-processens mekaniske grundlag. Det viste sig nemlig, at en crossing-over paa et sted i kromosomet beskytter naboregionen mot et samtidig brud nummer to (*Interferens*, Müller). Dobbelt crossing-over indtrær overhodet kun, naar vi arbeider med gener, som indbyrdes viser løs kobling, som ligger tilstrækkelig langt fjernet fra hinanden i kromosomet. Den korteste avstand inden hvilken dobbelt crossing-over er iagttatt er 13.5 enheter. Samtlige disse crossing-over-eksperimenter viser, at crossing-over kun indtrær i hunnerne, hvilket Jo, naar talen er om kjønkskromosomene, er forklarlig nok, idet hanne i de to kjønkskromosomer er inkongruente og ogsaa forøvrig væsensforskjellige.

Da disse fænomeners almindelige gyldighet blev godt gjort gjennem et overvældende materiale av eksperimentelle data, maatte jo det spørsmål reise sig: findes der da under kjønscellernes utvikling mikroskopiske billeder, som kan tyde paa, at en slik overkrydsning med utveksling av homologe kromosomstykker virkelig finder sted? Dette var netop tilfældet. Fra kjønscelleundersøkelserne var det et vel kjendt forhold, at de to kromosomer tilhørende hvert par, efter den parallele konjugation, d. v. s. like før modningsdelingen, var spiralformig slynget om hinanden og krydset hinanden paa et eller flere steder (fig. 4, 5), og Janssens hadde allerede før crossing-over-fænomenene var kjendt, hævdet, at han mikroskopisk kunde iagta, at der her indtraadte brud paa krydsningsstedene med paafølgende utveksling av brudstykkerne (Janssens' *chiasmatyp*). En saadan mekanisme vilde ikke alene forklare, hvorfor hele forband av gener samlet blev utbyttet, men de mellem krydsningsstedene fremkomne bøninger vilde jo netop forhindre, at et brud nummer

to kunde finde sted like i nærheten. M o r g a n antok derfor, at man i disse konstante og meget karakteristiske billedeer hadde det mekaniske grundlag til forklaring av de ovenfor anførte forsøksresultater.

Denne opfatning har man imidlertid maattet opgi. P l o u g h har vist, at bestemte temperaturer øver indflydelse paa utfaldet av crossing-over-processen, og at det tidspunkt, paa hvilket denne indflydelse sætter ind, svarer til et noget tidligere utviklingstrin i kjønscelleutviklingen. Ogsaa B r i d g e s har samlet en række kritiske data, som viser, at crossing-over maa finde sted i synapsisstadiet. For tiden opfatter man derfor fremkomsten av de J a n s s e n 'ske billedeer snarere som en følge af en allerede indtraadt crossing-over end som et uttryk for processen selv.

Vi forlater dermed kjønskromosomet og gaar over til en undersøkelse av de andre koblingsgruppers forhold. Disses gener er jo efter kromosomteorien lokalisert i hvert sit av de øvrige tre kromosompar. Er dette saa, maa spaltnings-fænomenene for deres vedkommende arte sig anderledes, siden disse kromosomer i motsætning til X-kromosomet er tilstede i parret antal i begge kjøn. Det viser sig da ogsaa, at forsøkene med disse karakterer gir andre resultater.

Krydser vi en flue, som er homozygot for en recessiv karakter, f. eks. av anden gruppe, kortvinget, til en vild-type, langvinget flue, faar vi i F_1 bare langvingede fluer. Avler vi en F_2 -generation faar vi imidlertid langvingede og kortvingede fluer i det almindelige M e n d e l 'ske talforhold 3:1. Forklaringen herpaa er jo ut fra kromosomteorien meget enkel (fig. 16). De kortvingede fluer bærer i begge medlemmer av et av de lange bøleformige kromosompar, *II* det kromosom, anlægget for kortvinget, *k*. Det tilsvarende kromosompar i den vilde flue mangler dette anlæg, men indeholder det antagonistisk virkende normale allelomorf *K*, som betinger utviklingen af lange vinger. F_1 -individene mottar et medlem av parret fra sin far og et fra sin mor. Deres *II*-kromosomer blir følgelig av to slags, et med anlægget *k*, et uten dette, *K*. Under deres kjønscelleutvikling skiller disse to kromosomer i modningsdelingen lag, slik at det dannes to slags sædceller og to slags egg, en halvdel med *k*-kromosomet og

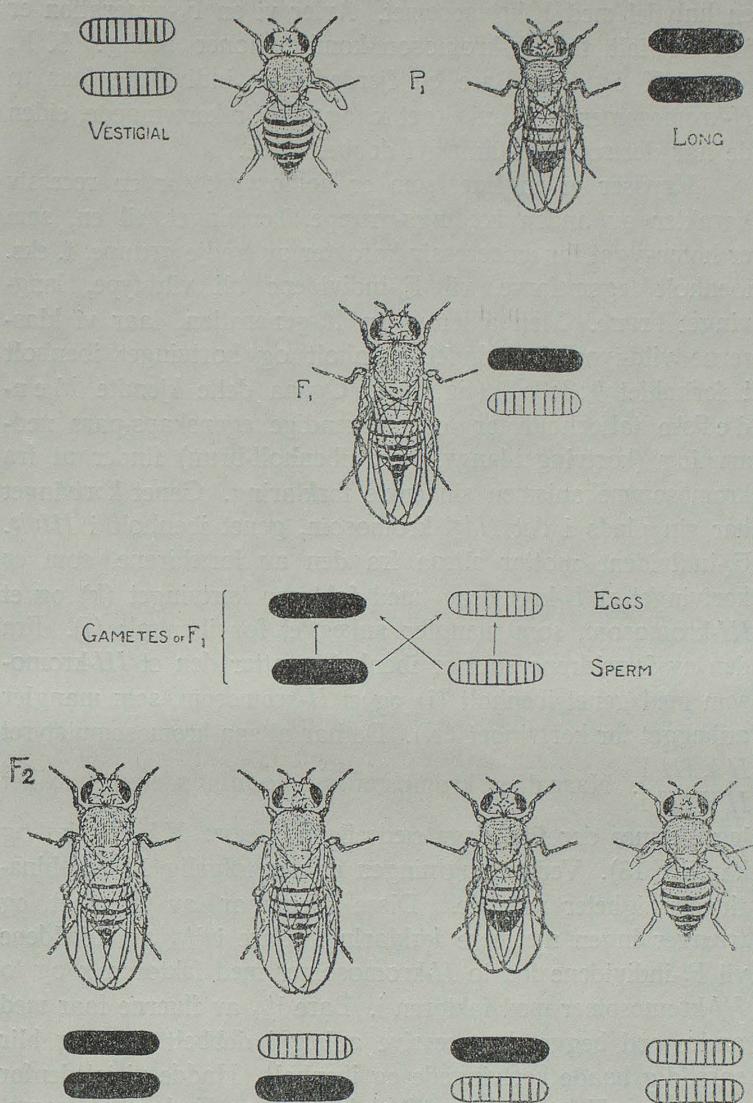


Fig. 16. Krydsning mellem kortvingede og vild-type, langvingede, fluer. De kromosomer, der bærer genet kortvinget, er skraffert, de der ikke indeholder det er sorte. (Efter Morgan, Sturtevant, Muller og Bridges).

en halvdel med K-kromosomet. Avler vi en F_2 -generation er følgelig ialt fire II -kromosom-kombinationer mulig: K K, K, k, k K og k k. Bare en fjerdedel av individene faar to II -kromosomer med anlægget k, og de blir kortvingede, siden de har det recessive anlæg i dobbelt dose.

Krydser vi en flue, som er homozygot for en recessiv karakter av anden koblings-gruppe, kortvinget, til en, som er homozygot for en recessiv karakter av tredje gruppe, f. eks. ibenholt legemsfarve, vil F_1 -individene bli vild-type, langvinget brune. Men avler vi en F_2 -generation, faar vi klasserne vild-type, kortvinget, ibenholt og kortvinget ibenholt i forholdet 9:3:3:1 (fig. 17). Ogsaa dette kjendte Mendelske talforhold for to selvstændige egenskaps-pars nedarvning (kortvinget-langvinget; ibenholt-brun) finder ut fra kromosommekanismen sin enkle forklaring. Genet kortvinget har sin plads i det II -det kromosom, genet ibenholt i III -de. F_1 -individene mottar altsaa fra den av forældrene, som er kortvinget et II -kromosom med faktoren kortvinget (k) og et III -kromosom, som mangler anlægget for ibenholt (I). Fra den av forældrene som er ibenholt mottar den et III -kromosom med genet ibenholt (i) og et II -kromosom, som mangler anlægget for kortvinget (K). De har altsaa kromosomutstyret II k III I. Naar disse kromosomer i modningsdelingen skiller II K III i lag, dannes der fire slags sædceller og egg: K I, K i, k I og k i (fig. 18). Ved befrugtningen er der følgelig 16 kombinationsmuligheter tilstede. Disse fremgaar av skemaet og trænger ingen nærmere forklaring. Bare i $\frac{1}{16}$ av tilfældene vil F_2 -individene faa to II -kromosomer med faktoren k og to III -kromosomer med faktoren i. Bare $\frac{1}{16}$ av fluerne faar med andre ord begge de recessive anlæg i dobbelt dose og blir samtidig baade kortvingede og ibenholt. Hadde vi istedenfor at avle en F_2 -generation tilbakekrydset en F_1 hun til homozygote kortvingede ibenholt fluer, vilde vi faat de samme klasser, men i forholdet 1:1:1:1, idet vi her vilde hat fire slags egg, K I, K i, k I, og k i, men bare en slags sædceller, k i. Dette tilbakekrydsningsekspерiment er mest oversigtlig og derfor fordelagtigst, naar det gjelder at avgjøre hvilke kjønsceller et F_1 -individ producerer.

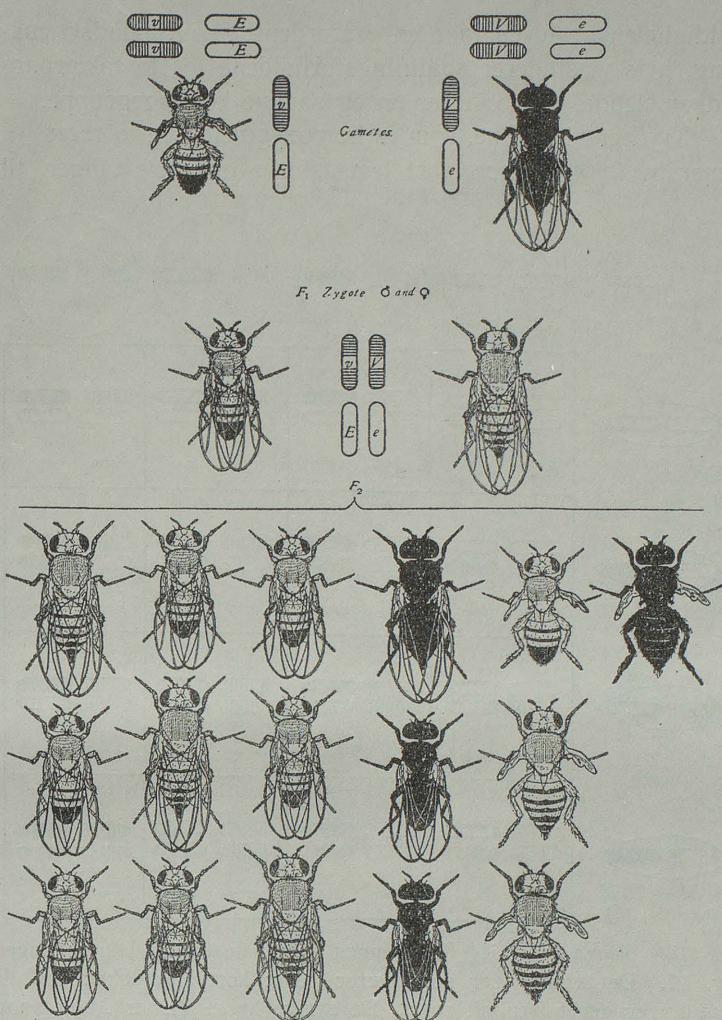


Fig. 17. Krydsning mellem kortvingede og ibenholt fluer. *II* det kromosom er skrafferet, *III* de kromosom hvitt. Genet kortvinget (vestigial) v, genet ibenholt (ebony) e. De normale alleleomorfer henholdsvis V og E. (Efter Morgan).

Dette eksempel viser, at Mendel's anden lov, loven om to faktorpars indbyrdes selvstændighet under nedarvningen faar sin naturlige forklaring ved kromosomteoriens hjælp. Den er simpelthen en direkte følge af, at vedkommende gener har sin plads i to forskjellige kromosompar. Men

gyldigheten av loven faar en overordentlig viktig indskrænkning, hvis vi studerer spaltningsforholdene for to faktorpars vedkommende, som tilhører en og samme koblingsgruppe.

Krydser vi en flue, som er homozygot for de to recessive gener av 2den gruppe, sort legemsfarve og korte vinger, til

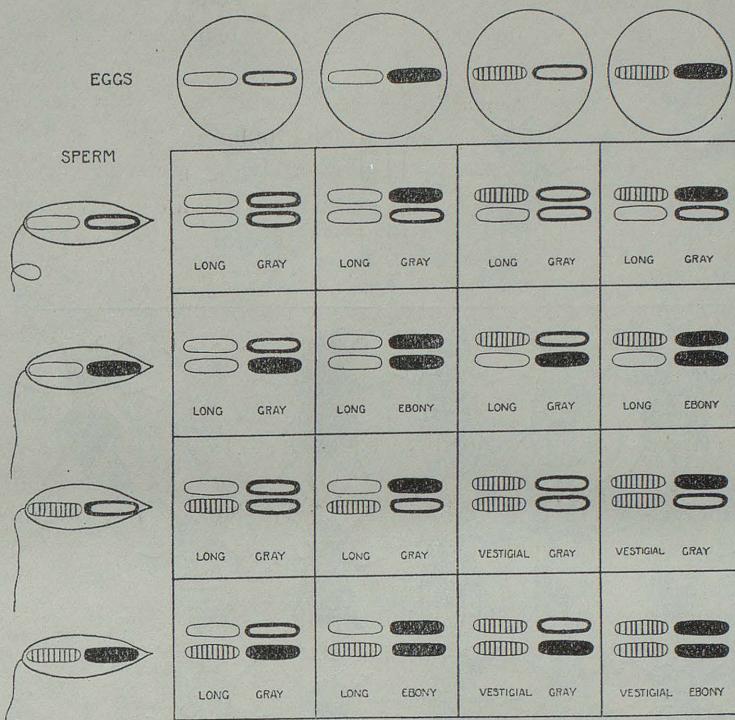


Fig. 18. Skema som viser fordelingen av kromosomene i krydsningen fig. 17. De kromosomer som bærer genet kortvinget skrafftet, de som bærer genet ibenholt sorte. De øvrige hvite. (Efter Morgan, Sturtevant, Muller og Bridges).

en vild-type flue, altsaa en flue, som frembyr de to antagonistiske egenskaper brun legemsfarve og lange vinger, faar vi i F_1 bare vild-type, d. v. s. brune langvingede individer. Tilbakekrydser vi en slik F_1 hun til en sort kortvinget han, skulde vi jo, som vi netop har set, efter Mendel's lov vente at faa brune langvingede, sorte langwingede, brune kortwingede og sorte kortwingede fluer i forholdet 1:1:1:1, altsaa en fri spaltning mellem de egenskaper, som samlet gik

ind i krydsningen. Resultatet av forsøket blir imidlertid et andet. Vi faar 41.5 % brune langvingede og 41.5 % sorte kortvingede, men bare 8.5 % sorte langvingede og 8.5 % brune kortvingede individer. I 83 % av tilfældene er de to gener, som samlet gik ind i krydsningen ogsaa kommet ut igjen sammen, de viser sig m. a. o. at være koblet. I 17 % af tilfældene er det derimot indtraadt brud paa koblingen mellem de to (fig. 19).

Dette resultat maa ha følgende forklaring. Generne sort og kortvinget ligger begge i II^{det} kromosom. Den F_1 hun, vi tilbakekrydset, har et II -kromosom med generne sort og kortvinget og et med de antagonistisk virkende dominerende alleleomorfer for disse. Indtrær det nu crossing-over indenfor distansen sort kortvinget, vil en del av eggcellerne motta et II -kromosom med bare faktoren for sort, mens et tilsvarende antal faar et II -kromosom med bare faktoren for kortvinger. Befrugtes nu disse av sædceller, som alle har baade sort og kortvinget i sit II -kromosom, vil dette resultere i fremkomsten av de to netop beskrevne crossing-over klasser. I det valgte tilfælde faar vi 17 % crossing-over, koblingen er altsaa forholdsvis løs, d. v. s. de to gener ligger ikke særlig nær hinanden i kromosomet. Prøver vi paa samme vis andre gener av samme gruppe, vil vi ganske som for X-kromosomets vedkommende finde at deres kobling viser meget forskjellig styrke indbyrdes. Men for to bestemte gener indenfor gruppen faar vi altid den samme procent av crossing-over.

Hvis vi i det netop beskrevne eksperiment benytter en heterozygot F_1 han istedenfor en hun, blir resultatet et andet (fig. 20). Her gir tilbakekrydsningen kun to klasser nemlig sorte kortvingede og vildtype (brune langvingede) fluer i samme antal. De to gener, som sammen gik ind i eksperimentet kommer uten undtagelse ogsaa ut igjen sammen. Koblingen er m. a. o. i hannerne absolut, det er bare i hunnens kjønscelleutvikling det intrær crossing-over mellem kromosomene.

Dette er jo et yderst merkelig forhold. For kjønskromosomparrets vedkommende var det jo rimelig nok; men hvorfor det er saa for de andre pars vedkommende, som baade i hanner og hunner er repræsentert ved homologe kromo-

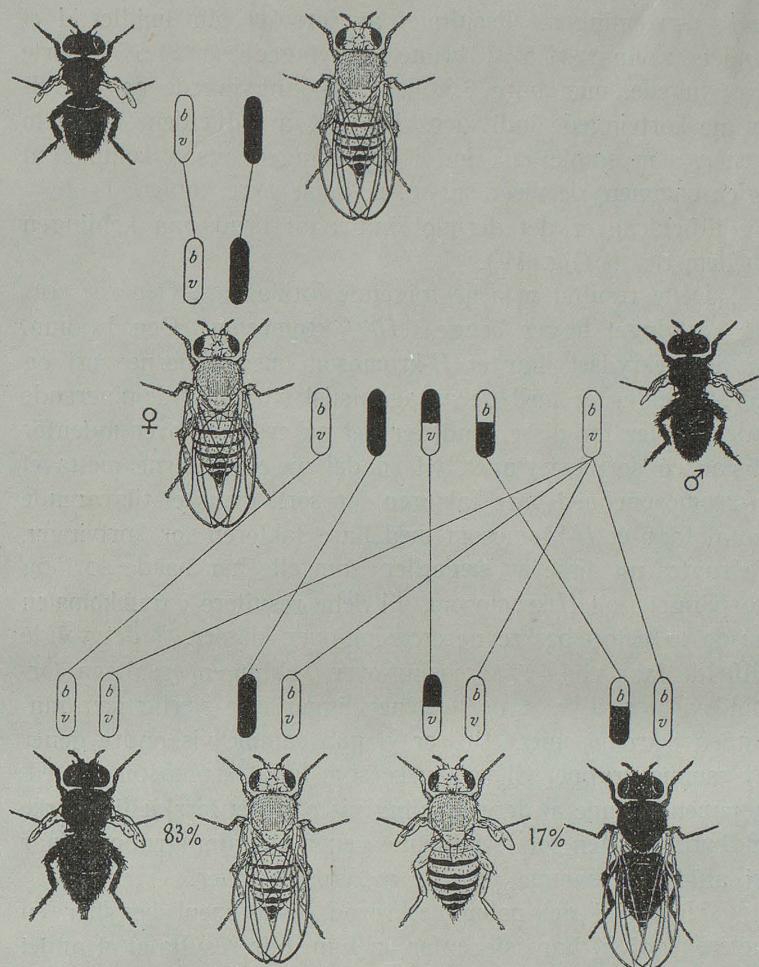


Fig. 19. Tilbakekrydsning av *F₁ hun* (fra sort kortvinget \times vild-type, brun langvinget) til sort kortvinget han. Det kromosom der indeholder genet sort (black) b og kortvinget (vestigial) v er hvitt, det som ikke indeholder disse gener sort. (Efter Morgan).

somer, det vet man ingen forklaring paa. Kobling og crossing-over er nu kjendt i en hel række dyr og planter av de forskjellige grupper. I græshopperne har Nabours vist at crossing-over indtrær i begge kjøn, i silkesommerfuglen (*Tanaka*) og i fjerkrae (*Gadale*) synes koblingen at være absolut i hunnerne, mens crossing-over alene indtrær i han-

nerne. En ting er sikkert, rent praktisk set er det en stor fordel, naar crossing-over, som her, bare indtrær i det ene kjøn, da jo krydsningsresultatene i motsat fald blir betydelig mere kompliserte.

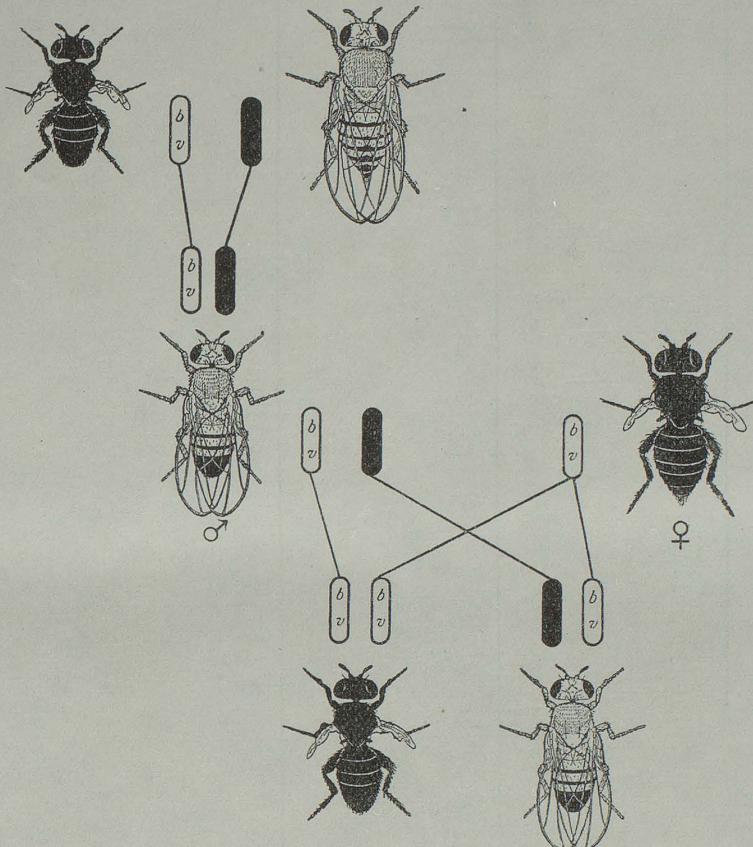


Fig. 20. Tilbakekrydsning av F_1 han (fra sort kortvinget \times vild-type, brun langvinget) til sort kortvinget hun. Betegnelserne som i fig. 19.
(Efter Morgan).

Nøiagtig de samme resultater som her er omtalt foranden koblingsguppens vedkommende, fik man ved koblingsforskene med de to resterende gruppens gener. Det mekaniske grundlag for crossing-over-processen er aabenbart fuldstændig det samme, som det vi for kjønskromosomets vedkommende omtalte litt mere indgaaende. Alle koblingsfænomenene fin-

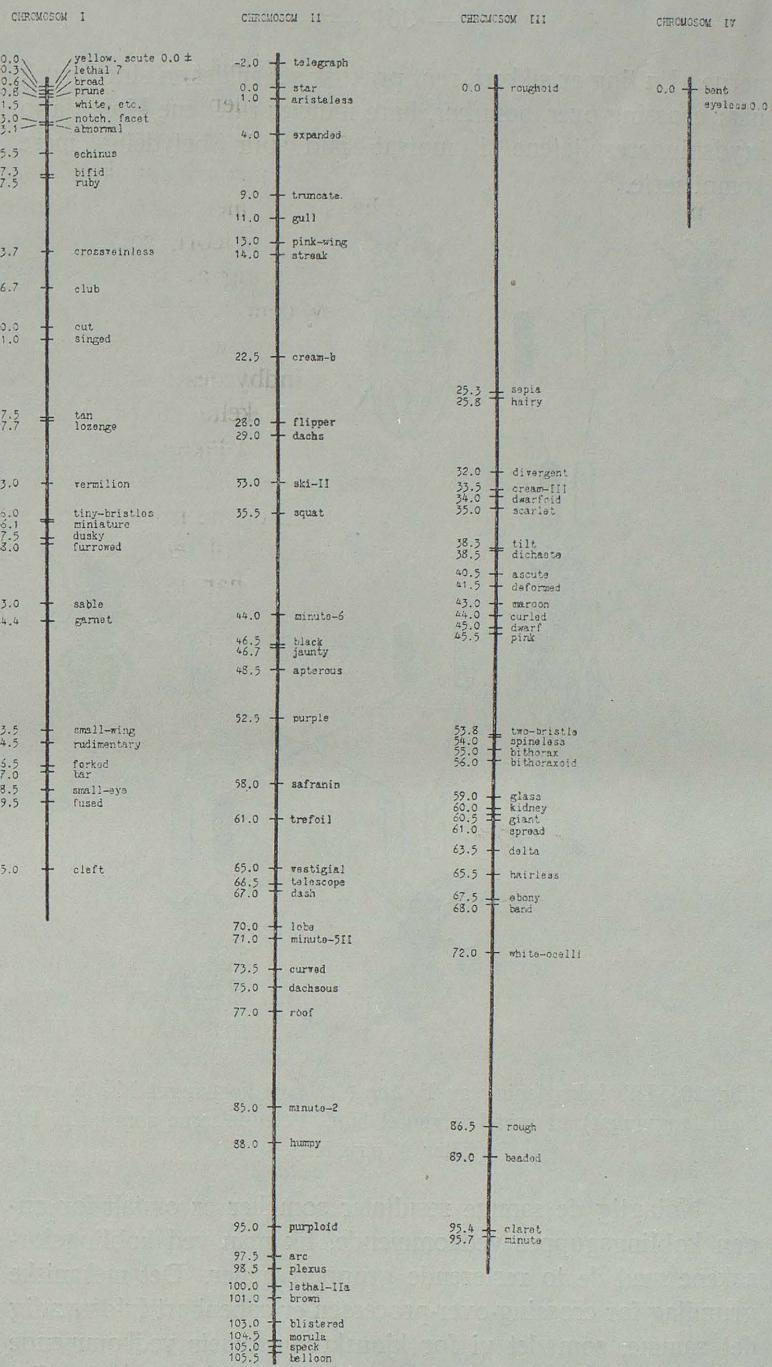


Fig. 21. Kromosomkart over genernes plads i *Drosophila melanogaster*'s kromosomer. (Efter Bridges).

der sin enkle forklaring ut fra den opfatning, at generne er lineært anordnet i de respektive kromosomer, og at det er avstanden mellem dem som betinger, hvor stor procenten av crossing-over vil bli. Denne teori har paa alle punkter staat sin prøve, og den er i enhver henseende mere tilfredsstillende end den temmelig kunstige reduplikationsteori, som Bateson og Punnett opstillet til forklaring av koblingsfænomenene, da de første gang beskrev dem.

Ved hjælp av crossing-over-procentene, som altsaa gir oss et talmæssig uttryk for genernes indbyrdes avstand i kromosomene, har man da bestemt de enkelte geners plads i disse, d. v. s. deres avstand fra en bestemt faktor, som i hvert angjældende kromosom repræsenterer det vilkaarlig valgte nulpunkt. Hvert enkelt kromosom er paa denne maate blit kartlagt. En længdeenhet i kartet svarer til en procent av crossing-over. Maalt paa denne maate har længden av de enkelte kromosomer vist sig at være:

I	kromosom (X)	70.5	enheter
II	—	105.5	—
III	—	101.0	—
IV	—	0.9	—

At disse genetiske længdemaal av kromosomene i store træk svarer til det mikroskopiske billede av cellens kromosomer, viser et blik paa fig. 6.

Men nu vil man kanske spørre: Hvordan kan et kromosom være 50 enheter langt eller endog betydelig mere? 50 % av crossing-over vilde jo bety fri Mendel'sk spaltning, to gener som ligger 50 enheter fra hinanden kan ikke vise nogen kobling. Forklaringen paa denne tilsvynelatende selvmotsigelse fremgaar lettest ved en betragtning av fig. 15. Mellem generne hvit og gaflet er det efter kromosomkartet en avstand av 54 enheter. Hvis vi imidlertid utfører et crossing-over-forsøk med disse to gener alene, faar vi ikke 54 % av crossing-over, men bare noget over 40 %. Vi har nemlig i dette forsøk ikke noget middel til at faa med i beregningen de dobbeltbrud, som indtrær, naar avstanden mellem de to gener er saa stor som her. En dobbelt crossing-over indenfor distanceen hvit-gaflet vil gi hvitøede og vild-type fluer,

og disse vil bli klassifisert som non-crossing-over individer (se fig. 15 til høire). Hvis vi derimot ogsaa har med i forsøket genet miniature, som ligger mellom de to andre, da er vi istrand til at kontrollere de fleste av dobbelt-bruddene, og da vil vi ved summering av crossing-over-procentene hvit-miniature og miniature-gaflet faa en korrektere verdi for avstanden hvit-gaflet. Kromosomkartene maa derfor bygges punkt for punkt ved en slik addering av de crossing-over-verdier, vi faar, naar vi benytter de gener, som ligger nærmest hinanden, d. v. s. de som er sterkest koblet. Arbeider vi kun med to gener, som viser løs kobling, faar vi for lave verdier, da dobbelt-bruddene mellom dem ikke kommer med i beregningen.

Det er vel overflødig at pointere, at dette længdemaal av kromosomene selvfølgelig ikke er noget metrisk maal. Vi vet, at bestemte temperaturer (*P l o u g h*) og ogsaa hunnens alder (*B r i d g e s*) ikke er uten indflydelse paa crossing-over-processen. Og *Sturtevant* og senere *Bridges* har videre isolert særskilte gener, som forandrer crossing-over-prosenten i bestemte deler av bestemte kromosomer. Det er derfor klart, at man alene paa basis av meget store eksperimentelle data, som utligner variationene, kan skaffe sig nøyagtige verdier. Kartene er derfor stadig gjenstand for forbedring. Men som et hovedpunkt maa det fremhæves, at selv om verdierne, som alle biologiske verdier, varierer inden visse grænser i de enkelte forsøk, er genernes rækkefølge, deres indbyrdes plads i forhold til hinanden i kartene altid den samme.

Det er klart, at kromosomteorien i denne *Morgan*-skolens dristige og konsekvente detaljutformning har været gjenstand for kritik. Men ingen har hittil kunnet gi en bedre forklaring av koblingsfænomenene. Og saameget tør ialfald sies, at den ogsaa her som videnskabelig teori er fuldt saa vel underbygget, som andre store videnskabelige teorier, der nyter almindelig anerkjendelse. Dens enestaaende verdi som arbeidshypotese staar daglig sin prøve. Den tillater vidtgaaende detaljerte forutsigelser om forsøkenes utfald — et viktig kriterion for en videnskabelig teoris bærekraft — og den har endnu ikke svigtet paa noget punkt overfor de mange nye genetiske fænomener, som stadig er dukket op i *Drosophila*.

phila. — At den hittil bare i Drosophiliderne har kunnet gjen-nemføres i sin konsekvens er naturlig nok, da alle de andre studerte former, deriblandt mennesket og husdyrene, har et oftest betydelig større kromosomtal, mens omvendt antallet av de mutationer, hvis arvetype man kjender, er langt mindre.

Blandt disse nye genetiske fænomener, er der særlig ett, *Bridges'* saakaldte *deficiency*, mangel, som i høi grad er egnet til at demonstrere kromosomkartenes realitet. *Bridges* observerte i et forsøk en enkelt hun, som ikke hadde arvet den kjønsbundne dominerende karakter *Bjelkeøie*, hvad den efter eksperimentets anlæg skulde ha gjort. Han utkrydset denne eksceptionelle hun og fandt, at de av dens sønner, som mottok det X-kromosom, der tilsynelatende hadde tapt faktoren for *Bjelkeøie*, alle døde. Han antok da, at dette X-kromosom hadde tapt det stykke, som indeholdt faktoren for *Bjelkeøie*. Hvis dette var saa, skulde man vente, at dette tap ikke var indskrænket til *Bjelkeøie*-genets plads alene, men ogsaa maatte omfatte flere eller færre av de gener, som efter kartet hadde sin plads i den nærmest tilgrænsende del av X-kromosomet. En halv enhet fra *Bjelkeøie*-genet var faktoren for den recessive karakter *gaflet* placert i kromosomkartet. Hvis nu det tapte kromosomstykke var stort nok, skulde vi vente, at ogsaa det normale allelomorf for *gaflet* maatte være borte fra det defekte X-kromosom. I saa fald maatte hunner, som hadde dette forandrede X-kromosom, og som i sit X-kromosom nummer to hadde genet *gaflet*, vise karakteren *gaflet*, uagtet de bare var heterozygote for dette strengt recessive gen, ganske paa samme maate som hanner, der har genet *gaflet* i sit X-kromosom viser denne karakter, siden Y-kromosomet er tomt for allelomorfer. *Bridges* utførte forsøket og forutsigelsen slog til. De hunner, som hadde det defekte X-kromosom, viste karakteren *gaflet*, naar de i sit andet X hadde genet *gaflet*, altsaa uagtet de bare var heterozygote for dette strengt recessive gen. Ingen andre gener var paa-virket av forandringen end netop disse to, som paa forhaand var kartlagt som liggende nær hinanden i X-kromosomet.

Et endnu mere illustrerende tilfælde af samme type fik jeg senere selv. I en kultur optraadte i en enkelt hun den dominerende mutation *Hak* (i vingerne), en mutation som

tidligere var optraadt flere ganger, og hvis plads i kartet var ved 3.1 i kjønkskromosomet. Den viste sig, som de tidligere Hak-mutationer at være lethal for hannerne, alle de hanner som mottok det X-kromosom, der bar Hak-genet, døde. Jeg krydset en Hak hun til en han, som i sit X-kromosom hadde det recessive gen for eosin øienfarve. Eosin er et allelomorf av hvitøjet, og har samme plads i kjønkskromosomet, altsaa ved 1.5. Vi skulde da vente, at alle døtrene skulde ha normale røde øiner, siden de bare blir heterozygote for det strengt recessive eosin gen. Til min overraskelse hadde imidlertid alle de heterozygote Hak døtre eosin øienfarve! Da

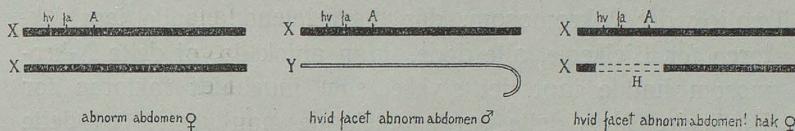


Fig. 22. Deficiency. Til venstre X-kromosomene hos en hun som er heterozygot for de recessive gener hvitøjet og facet samt for det ikkekomplet dominerende gen Abnorm abdomen; recessive gener smaa bokstaver, dominerende gener store. I midten de samme gener i hannens X-kromosom. Tilhøire X-kromosomene hos en Hak hun, som har de samme gener i sit ene X-kromosom og en deficiency i den tilsvarende region av det andet. Nedenfor er angitt de karakterer, hvert av disse individer viser, deres fremtoningspræg.

hanner, som mottok det X-kromosom, der bar genet Hak, alle døde, laa den tanke nær, at vi hadde for os et lignende tilfælde av deficiency i X-kromosomet. I saa fald maatte tapet ialfald omfatte det kromosomstykke, der repræsenterte diastansen eosin-Hak (1.5—3.1). Indenfor dette stykke laa efter kartet de recessive gener hvitøjet og dets otte allelomorfe øienfarver, deriblandt eosin, alle ved 1.5. Ved 2.2 laa det recessive gen for facetøiner. Og like ved Hak-genets egen plads laa genet for Abnorm abdomen, en karakter, som under bestemte kulturbetingelser er dominerende, men ellers recessiv. Hvis kromosomstykket eosin-Hak var borte, kunde det da forudsies, at alle de nævnte recessive gener vilde manifestere sig i Hak hunner, selv om de bare var tilstede i enkelt dose, siden deres dominerende normale allelomorfer var borte. Denne forutsigelse holdt ogsaa stik. Hele denne serie af vidt forskjellige

recessive gener manifesterte sig i heterozygotisk tilstand i Hak hunner, og den inkomplet dominerende Abnorm abdomen viste forandringer, som godt gjorde, at ogsaa dens plads var inkludert i det defekte kromosomstykke. Da crossing-over er totalt borte indenfor den defekte del af X-kromosomet, kunde dennes længde maales. Den viste sig i sidste tilfælde at være 3.8 enheter lang.

Analysen av dette sidste tilfælde af deficiency har vist, at forklaringen av fænomenet neppe er saa enkel, som B r i d g e s først antok. Det som imidlertid her interesserer os er følgende: En hel række gener afficeres af en og samme forandring, mens alle andre gener er komplet uberørt. Dette maa enten bety, at de har eiendommeligheter fælles, som særprieger dem i motsætning til alle andre faktorer, eller at de har en plads i kromosomet, som stiller dem i en særstilling. Intet tyder paa, at den nævnte gruppens vidt forskjellige karakterer (øienfarver, øienform, bakkrop) paa nogen maate adskiller sig fra andre mutanter, hvad egenskaper angaaer. Men i én henseende er de forskjellig fra disse. Deres gener var paa forhaand kartlagt som liggende ved siden af hinanden i ordnet række indenfor et bestemt maalbart stykke af X-kromosomet. — At tilfælder som disse i høi grad styrker teorien om genernes lineære anordning og demonstrerer kromosomkartenes realitet, lar sig vel neppe bestride.

Mot denne bakgrund kan vi nu omtale det fund, som skulde bringe det bindende bevis for, at ogsaa de ikke kjønsbundne koblingsgruppens gener har sin plads i bestemte kromosomer. Ifjor sommer fik B r i d g e s en dominerende mutation, som han kaldte Formindsket. Den viste sig at være lethal i dobbelt dose, alle Formindskede individer var bare heterozygote. De vanlige koblingsforsøk viste, at den tilhørte *IV^{de}* koblingsgruppe og han krydset derfor individer, som var Formindsket, til individer, som var heterozygote for de to mutationer i *IV^{de}* kromosom, man da raadet over, bøjete vinger og øieløs, begge recessive. Resultatet var det overraskende, at alle de av *F₁* individene, som var Formindsket, samtidig viste de recessive karakterer bøjet og øieløs, uagtet de bare hadde disse gener i enkelt dose! Tydeligvis var de dominerende normale alleleomorfer for disse gener gaat tapt, ganske

som i de omtalte tilfælder av deficiency, og forskjellige forhold gjorde det sandsynlig, at det denne gang ikke bare var et stykke av IV^{de} kromosom, men hele det ene medlem av parret, som var borte. Hvis rasen Formindsket bare hadde et enkelt IV^{de} kromosom, istedenfor de normale to, vilde halvdelen af de egg, en Formindsket hun producerte, være tomt for IV^{de} kromosom. Blev et slikt egg befrugtet af en normal sædcelle med et IV^{de} kromosom, der bar generne bøjet og øieløs, vilde disse gener manifestere sig i heterozygotisk tilstand, ganske som de kjønsbundne recessive gener manifesterer sig i hanerne, uagtet de bare er tilstede i enkel dose, siden Y-kromosomet er tomt for normale allelomorfer. B r i d g e s lavet derfor præparater af de Formindskede individers celler og fandt, at de bare hadde 7 kromosomer istedenfor de normale 8. Og det kromosom, som manglet, var netop et af de smaa runde, saakaldte IV^{de} kromosomer, ganske som forudsagt! Dermed er beviset for, at kromosomene er arvefaktorenes bærere bragt baade for kjønskromosomets og for et af de andre kromosomers vedkommende. Det staar for enhver kritik.

Tiden tillater os ikke at gaa ind paa en række nye genetiske fænomenes, som er optraadt i *Drosophila*, B r i d g e s' saakaldte *duplication*, hvor et maalbart stykke af X-kromosomet er løsnet og har fæstet sig til enden af det andet X-kromosom, eller hans tilfælde af *transposition*, hvor et stykke af II^{det} kromosom har løsnet og fæstet sig til III^{de} . Høist lovende for videre analyse er hans race af *intersex*, blandet kjøn, som mikroskopisk har vist sig at være triploid, ha tre homologe kromosomrækker, altsaa ialt 12 kromosomer istedenfor de normale to rækker. Hvad kjønskromosomene angaar viser disse kombinationen XXY .

La os isteden si et par ord om en del almindelige genetiske problemer, som *Drosophila*-forskningen har bragt i nyt eller klarere lys.

Av de praktisk saa vigtige dødbringende, *lethal* faktorer er der i *Drosophila* optraadt et stort antal, mere end 20 bare i kjønskromosomet og over 15 i de øvrige. De nedarves gjennem heterozygote individer ganske paa samme maate som andre Mendelske faktorer. Er de kjønsbundne, vil deres tilstedeværelse forandre det almindelige kjønsforhold, like

mange hunner som hanner, til et 2:1 forhold, da de hanner som mottar det X-kromosom, der bærer den lethale faktor, dør, siden de ikke i sit Y-kromosom indeholder noget allelomorf, der kan nøitralisere dens skjæbnesvandre virkning. Ved deres kobling til andre gener kan disse lethale faktorer lokaliseres i kromosomene og benyttes i planmæssige eksperimenter. Er de sterkt koblet til andre recessive gener, vil de dræpe de individer der er homozygote for disse, slik at den karakter, vedkommende gen betinger, bare kommer frem hver gang der indtrær en crossing-over mellem dette gen og den lethale faktor. Er koblingen sterk, vil dette meget sjeldent indtræffe, ja, Muller har vist, ved disse kombinationer *saa* sjeldent, at karakterens fremtræden vil simulere en optræden af en »ny« mutation. Disse analyserte tilfælder danner en parallel til flere av de gaatefulde mutationsfænomener i *Oenothera Lamarckiana* og bringer dem i linje med andre grupper.

Vigtige resultater har ogsaa studiet av de saakaldte *modificererende faktorer* bragt, gener, hvis eneste effekt er den, at de modificherer virkningen av andre kjendte gener. Av slike er der i *Drosophila* optraadt en hel række. De adskiller sig ikke principielt fra almindelige multiple faktorer, kjendt fra Nilsson - Ehle's, East's og andres undersøkelser. Men takket være koblingen lar de sig lokalisere og noiagtig studere (Morgan). Bridges har f. eks. isolert ialt 8 slike gener, hvis eneste virkning er den, at de modificherer den mutante øienfarve eosin. Ved kombination av mange slike modificerende faktorer kan man lave en multipel heterozygot stamkultur, som vil være tilgjængelig for selektion og gi en slaaende parallel til de selektionsresultater, Castle fik i sine rotter. Overalt hvor i *Drosophila* selektion tilsynelatende har hat nogen virkning, har det latt sig paavise, bl. a. av Sturtevant, at dette skyldes en optræden ved mutation av slike modificherende faktorer i vedkommende linje. De enkelte gener selv er fuldstændig upaavirket af selektionen.

Ogsaa for besvarelsen av spørsmålet om *indavlens betydning* har selvfølgelig det vældige eksperimentelle materiale i *Drosophila* tilrettelagt en række data. Ingen skadelige følger av den mest vidt drevne indavl har latt sig paavise.

Drosophila-forskningen har i væsentlig grad utvidet vort

kjendskap til *mutationsprocessens og genernes natur*. Trods talrike forsøk med alkohol, æther, radium etc., har det ikke lykkedes vilkaarlig at fremkalde mutationer, og de opträer sjeldent i dette, som i alt andet materiale. Men den samme mutation opträer paany, kommer igjen som følge av en selvstændig ny mutationsproces. En række af de mest benyttede mutationer er paa denne maate kommet igjen mange, op til ti ganger og mere, og enkelte kommer hyppigere igjen end andre. Men resultatet af en mutationsproces i et bestemt sted, locus, paa kromosomet er ikke altid fremkomsten av nøiagtig den samme karakter. Foruten karakteren hvitøjet er der f. eks. ved selvstændig mutation optraadt ialt ikke mindre end 8 øienfarvemutationer, blandt dem eosin, hvis gen viser sig at ha samme plads som hvitøiegenet, nemlig ved 1.5 i kjønskromosomet. Alle disse er alleломorfer av hinanden. Krydser man f. eks. en hvitøjet hun til en eosin han faar døtrene en hvit-eosin blandingsfarve; hadde vi derimot krydset en hvitøjet hun til en orangeøjet han vilde døtrene faa vild-type, altsaa røde øine. Orange-genet har nemlig sin plads et andet sted i X-kromosomet. Av slike serier af *multiple alleломorfer* har man nu en hel række. Deres forekomst viser, at et bestemt sted i kromosomet kan være gjenstand for forandring i forskjellige retninger som følge av en mutationsproces.

Videre vet vi, at en allerede indtraadt mutationsproces i et locus ikke utelukker, at en mutation nummer to kan indtræ i samme locus. Det nævnte alleломorf av hvitøjet, eosin, optraadte f. eks. første gang i en flue, som paa forhaand var homozygot for hvitøjet. Nylig fik jeg selv et nyt alleломorf av gaflet, som optraadte i en flue, der paa forhaand var homozygot for gaflet. Noget avgjørende eksempel paa, at et gen har mutert tilbake til vild-type er ikke kjendt.

Angaaende det utviklingstrin paa hvilket mutationene finder sted, vet vi at de kan indtræ naarsomhelst under dyrets utvikling, ikke bare i kjønscellerne som før antat. Hvis f. eks. en recessiv mutation indtrær i hannens X-kromosom i løpet av fosterutviklingen, vil bare den del av dyret, der nedstammer fra den celle, i hvilken mutationen fandt sted, vise vedkommende kjønsbundne karakter. Resultatet blir fremkomsten av en mosaik. Alene hvis en mutation indtrær under

kjønscelleutviklingen eller i »kimbanens« celler, vil imidlertid den karakter, den betinger, overføres til avkomet.

Av fremtrædende betydning for vor forstaaelse av generenes virkemaate er Morgan og Bridges' studier av de over 100 *gynandromorfer*, som er optraadt i *Drosophila*, individer som er hun paa den ene side og han paa den anden. Naar slike hun-han-individer optraadte i kulturer, i hvilke kjønsbundne mutationer var tilstede, viste det sig, at den han-

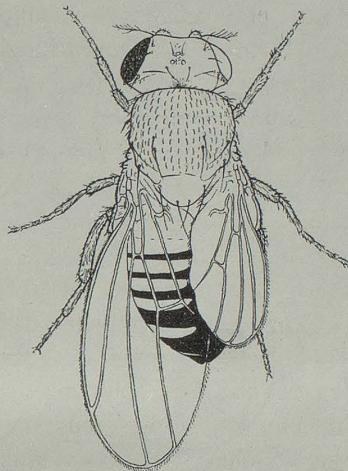


Fig. 23. *Drosophila melanogaster*, gynandromorf. Høire side hanlig, eosin øie, miniature vinge. Venstre side hunlig, vild-type, rødt øie, lang vinge. (Efter Morgan og Bridges).

lige og den hunlige del var forskjellig med hensyn til manifesterne av disse karakterer. I fig. 23 er gjengitt en slik gynandromorf. Venstre side er hunlig, (mangler kjønkskam paa forbenet, hunlig tegning av bakkroppen), og vild type: lang vinge, rødt øie. Høire side er hanlig: kjønkskam paa forbenet, hanlig tegning av bakkroppen. Denne hanlige siden viser to velkjendte kjønsbundne mutante karakterer, eosin øienfarve og miniature vinge.

Forklaringen er følgende: Individet fremkom i en krydsning av en vild-type hun til en eosin miniature han. Det befrugtede egg, hvorfra det stammer, har mottatt et vild-type X-kromosom fra moren og et X-kromosom med generne eosin og miniature fra faren. Siden det har to X skulde det utvikle

sig til en hun, og denne skulde bli vild-type, da den bare er heterozygot for eosin og miniature, som begge er recessive. Da legemcellernes kromosomer alle fremgaar ved simpel længdedeling av det befrugtede eggs kromosomer, skulde de alle bli hunlige og vild-type (fig. 24, øvre række). Alle faar de jo nemlig et vildtype X og et X med generne eosin og miniature. Nu hænder det imidlertid, at et av de ved kromosomenes længdedeling fremkomne datterkromosomer fakkes i delings-

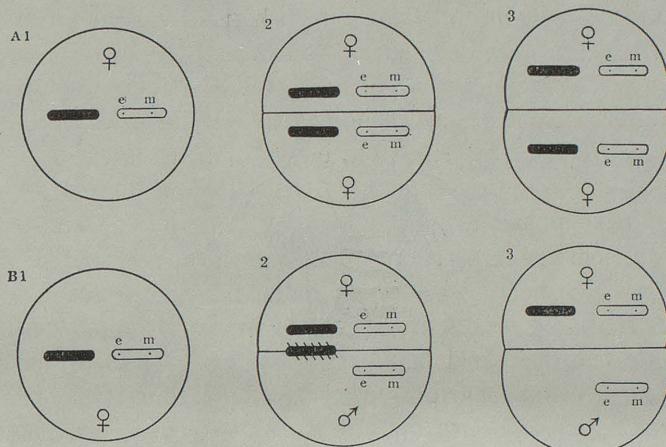


Fig. 24. Skema til forklaring av fremkomsten av gynandromorphen fig. 23. A 1—3: De to X-kromosomers forhold i en normal eggcelles første deling, et vild-type X-kromosom (sort) og et med generne eosin (e) og miniature (m). B. 1—3: Et vild-type X-kromosom elimineres, hvorved den ene dattercelle faar to X og blir hunlig og vild-type, mens den anden bare faar et X med generne eosin miniature og derfor blir hanlig og eosin miniature.

planet og gaar tilgrunde, elimineres. I vort eksempel er det et vild-type X, som allerede i eggets første deling er blit eliminert paa denne maate (B, 2). Bare den ene dattercelle faar da to X, og den halvdel av dyret, som stammer fra denne, blir hunlig og vild-type. Den anden dattercelle faar bare et X-kromosom. Den halvdel av dyret, som nedstammer fra den, blir derfor hanlig, og den maa desuten bli eosin og miniature, da der i dens celler ikke er noget X-kromosom nummer to, som undertrykker virkningen av de recessive gener i det X-kromosom, dens celler indeholder (B, 3).

Sker elimineringen av det ene X-kromosom ikke i eggets første deling, men senere under fosterutviklingen, blir bare en mindre del av dyret han. Og takket være de kjønsbundne arvefaktorer kan man kartlægge, hvor meget av dyret, der er hunlig og hvormeget hanlig. Disse høist interessante tilfælde viser ikke alene, at hver enkelt celle i dyret er kjønspræget, men ogsaa, at hver eneste celles egenskaper betinges af de gener, den selv indeholder.

Mere end én har med tanken paa de mange forbløffende resultater *Drosophila melanogaster* i kort tid har ydet, følt sig fristet til at tro, at den maatte være et slags mystisk undtagelsesdyr, og at det ikke fra den lar sig trække generelle slutninger angaaende arvefænomenene. Dette er selvfølgelig ikke saa. Selv om det kan være forskjelligheter i detaljutformningen, er de store principper overalt de samme, det viser stadig flere parallele fund fra andet materiale. Dette er et forhold, som vi imidlertid av pladshensyn har maattet se bort fra i denne fremstilling. Vi har heller ikke kunnet ta med de mange andre forskeres arbeider, paa hvilke *Drosophila*-forskningen skridt for skridt har bygget. La os bare tilslut med et par ord berøre de arveforhold, vi møter hos *D. melanogaster*'s slektninger blandt Drosophiliderne. Disse viser den samme optræden av mutationer som *D. melanogaster* gjør (Metz, Sturtevant o. fl.). Mutationene optrær i koblingsgrupper og lar sig lokalisere i kromosomene ganske som i *D. melanogaster*, og flere av mutationene syntes at være de samme som dem, man kendte fra denne form. Imidlertid hadde man tilstrækkelige erfaringer for faren ved fra karakterenes ydre likhet at trække slutsninger til arvefaktorenes identitet. Sturtevant har imidlertid nu bragt beviset for, at parallelismen for en række av disse mutationers vedkommende virkelig har en genetisk basis. Han opdaget nemlig en ny art, *D. simulans*, som, i motsætning til de tidligere kendte, gav avkom med *D. melanogaster*. I denne optraadte en række slike parallele mutationer, deriblandt f. eks. den kjønsbundne gul legemsfarve. Han krydset saa gul *simulans* × gul *melanogaster* og fik sterile bastarder, som alle viste den gule legemsfarve. De to gener var m. a. o. allelomorfer. En tilsvarende prøve av flere andre parallele mutationer gav

samme resultat. Av betydelig interesse er det, at flere av de kjønsbundne parallel-mutationer har vist sig at ligge ordnet etter hverandre i kjønskromosomet i samme rækkefølge som i *D. melanogaster*, men at den indbyrdes avstand mellom dem er forskjellig (fig. 25).

Den ydre likhet mellom nærmeststående arter viser sig alt-saa at være dypt grundfæstet i deres anlægspræg, saa dypt, at endog en række av de gener, de bærer i sine kromosomer, er identiske eller ialfald allelomorfer av hinanden.

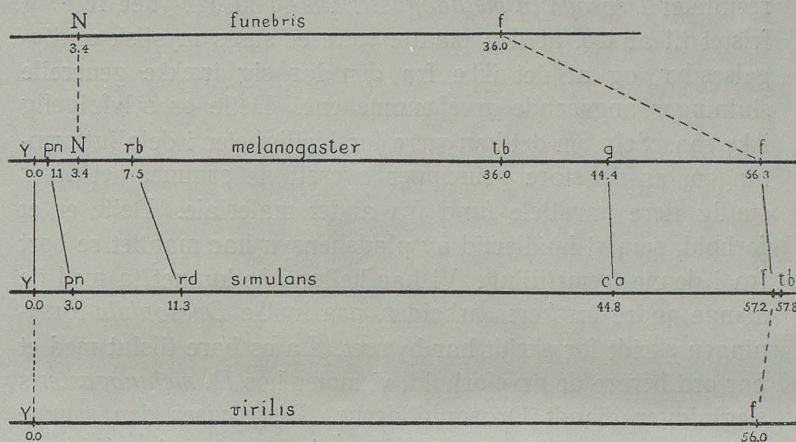


Fig. 25. Karter av kjønskromosomet hos fire forskjellige *Drosophilider*. De punkterte linjer forbinder gener, som synes at være allelomorfer paa grund av likheten mellom de karakterer, de fremkalder. De vertikale, solide linjer forbinder gener, som ved krydsning er bevist at være allelomorfer. (Efter Sturtevant).

Vi har hermed latt en række av *Drosophila*-forskningens viktigste resultater passere revy. En punktvis paavisning av deres betydning for arvelighetsforskningen er vel overflødig. De taler forhaabentlig i saa maate for sig selv. Men de l's to arvelover er blit supplert med fire nye, loven om kobling, genernes lineære orden, interferens og koblingsgruppernes begrænsede antal. Arvens mekanisme er klarlagt, og vi har faat et indblik i det, Weismann kaldte kimplasmaets indre arkitektur. Selve arvelighetsforskningen er løftet op i et høiere plan. En række nye arvefænomener er opdaget og analysert, og talrike gamle problemer er kommet i nyt lys. Resultatenes betydning for vor opfatning av ut-

viklingslæren og vort hele biologiske syn ligger utenfor rammen av vor opgave.

En mand som for 15—20 aar siden vilde ha spaadd, at arveproblemet skulde bli gjort til gjenstand for en saa gjenemført talmæssig behandling, som den vi her er vidne til, at man skulde arbeide med kartlagte kromosomer, i hvilke arvefaktorenes plads var bestemt, at kjendskapet til deres kobling og fordeling skulde danne grundlaget for detaljerte, langtrækende forutsigelser om forsøkenes utfald, en slik mand vilde neppe blit anset for vel bevaret. Den hele utvikling er hverken mere eller mindre end et eventyr. Og vi forlater ikke et rundskue, som det vi her har tat, uten med en oprigtig beundring for de mænd, som har skapt bygverket.

Med beskedne midler er bygningen reist, saa beskedne, at man, naar man kommer ind i T. H. Morgan's laboratorium, uvilkaarlig mindes Haeckel's paradoks: »De bedste arbeider kommer altid fra de sletteste laboratorier«. Desto større respekt faar man for de byggende mænd. En Bridges, denne engeniøse forsker med det glimrende observationstalent og den usvikelige logik, *Drosophila*-specialisten par excellence, han som allerede som ung student gav os beviset for kromosomteoriens riktighet. En Sturtevant, som med sit brede biologiske syn forener entomologens grundige detaljkjendskap til hele den gruppe, hans studieobjekt tilhører. Og sidst, men ikke mindst, T. H. Morgan selv. Han er pioneren. Av karakter en skeptiker — han har selv i sin tid skrevet mot kromosomteorien — men samtidig en aand, hvis straalende fantasirigdom og festlige humør hindrer kritikken fra at bli gold. Og først og sidst en utrættelig eksperimentator. Hans energi og intelligens har brutt veien, det hele verk bærer hans personlighets stempel.

Literatur.¹⁾

- Bridges, C. B., and Morgan, T. H., 1919. Contributions to the genetics of *Drosophila melanogaster*, II. The second chromosome group of mutant characters. Carnegie Inst. Wash. Publ. no. 278.

¹⁾ Kun oversigtsarbeider er medtat. En fortegnelse over specialliteraturen til og med 1919 findes i det sidst anførte arbeide av Sturtevant.

- Morgan, T. H., 1916. A critique of the theory of evolution. Princeton Univ. Press., Princeton.
- Morgan, T. H., 1919. The physical basis of heredity. Monographs on experimental biology. Philadelphia and London.
- Morgan, T. H., and Bridges, C. B., 1916. Sex-linked inheritance in *Drosophila*. Carnegie Inst. Wash. Publ. no. 237.
- Morgan, T. H., Sturtevant, A. H., Muller, H. J., and Bridges, C. B., 1915. The mechanism of Mendelian heredity. New York.
- Sturtevant, A. H., 1921. The North American species of *Drosophila*. Carnegie Inst. Wash. Publ. no. 301.

Bokanmeldelser.

I. Reichborn-Kjennerud: Bidrag til norsk folke-medisin. III. Våre folkemedisinske lægeurter. 109 s. 8vo. Tillegg til Tidsskrift for den norske lægeforening 1922. Kristiania 1922.

Vi har her fått en meget fortjenstfull og nyttig oversikt over planternes bruk i norsk folkemedisin i ældre og nyere tid. En stor rigdom av opplysninger er sammenstillet fra litteraturen og fra forfatterens egne optegnelser. En hel del misforståelser i den tidligere literatur er opklaret.

J. H.

Heinrich Marzell: Unsere Heilpflanzen, ihre Geschichte und ihre Stellung in der Volkskunde. Ethnobotanische Streifzüge. XXVIII + 240 s. 8vo. Mit 38 Abbildungen. Freiburg im Breisgau 1922. (Verlag von Theodor Fisher).

Denne bok behandler et lignende emne som det, der er behandlet i Reichborn-Kjennerud's ovenfor anmeldte bok. Der er ikke tat med saa mange arter — bare de som spiller en særlig fremtrædende rolle i den tyske folkemedisin, men disses historie, fra de ældste tider frem til nutiden, er til gjengjeld skildret saa meget desto mere indgaaende. Herved er skapt et verk av stor værdi, et verk som kaster lys

over mange interessante spørsmål paa folketroens omraade, og som tillike gir mange vigtige bidrag til planternes kulturhistorie.

J. H.

C. H. Ostenfeld: *Grundruds af den systematiske Botanik med særligt Hensyn til Landbrugets Planter.* VI + 186 sider 8vo. Kjøbenhavn og Kristiania 1922 (Gyldendalske Boghandel — Nordisk Forlag).

En let haandterlig, trods sit lille omfang indholdsrik haandbok, nærmest bestemt for undervisningen ved Landbohøiskolen i Kjøbenhavn. Der er særlig tat med en mængde oplysninger om landbruks-, havebruks- og skogbruksplanter og om andre økonomisk vigtige planter. J. H.

Dr. Walter Geisler: *Die Weichsellandschaft von Thorn bis Danzig.* (240 s. + plancher). 1922, Georg Westermann, Braunschweig, Hamburg.

Dr. Geisler, privatdocent ved universitetet Halle-Wittenberg er en av Tysklands mest fremtrædende yngre geografer. I ovennævnte, overordentlig værdifulde bok gir han en paa strengt videnskabelig grundlag hvilende fremstilling av Weichsellandskapets forandringer nedigjennem tiderne. Skildringen av landskapets former og deres utbredelse paa omraadet er hovedtanke i verket.

Boken falder i 3 deler: overflatens utformning — vegetationsformer — kulturlandskapets morfologi. Med stor grundighet behandler Geisler de problemer, som ligger til grund for utviklingen av natur- og kulturlandskapet. Særlig at lægge merke til i denne henseende er de metoder, som forfatteren anvender ved beskrivelsen av anthropogeografiske forhold. De ogsaa i metodisk henseende i mange tilfælder helt nye resultater blir udmerket belyst ved de av forf. tegnede og farvelagte karter. Det er ganske merkelig at se, hvorledes tyskerne formaadde at omskape dette av sump og vildnis bestaaende land til et frugtbart og rikt kulturland.

Den smukt utstyrte bok bærer budskap, som ikke alene har interesse for forfatterens landsmænd, men ogsaa har opdragende betydning for skandinaver.

Dr. Thorleif Schjelderup-Ebbe.

J. C. Willis: *Age and Area. A study in geographical distribution and origin of species.* With chapters by Hugo de Vries, H. B. Guppy, Mrs. E. M. Reid and James Small. 259 s. 8vo. Cambridge 1922 (Cambridge University Press).

Den kjendte engelske botaniker J. C. Willis, som har tilbragt en menneskealder i troperne og som overhodet sitter inde med en usedvanlig rik erfaring om plantelivet i vidt forskjellige verdensstrøk, har i den foreliggende bok nærmere utviklet og underbygget en teori, som han allerede i flere tidligere arbeider har fremsat og som han har kalt teorien om »Age and Area« (alder og omraade).

Han mener at ha fundet, at der i det store og hele eksisterer et bestemt forhold mellem de enkelte arters geografiske utbredelse og deres geologiske alder. Jo ældre en planteart er, desto større omraade av jordens overflate vil den ha naadd at ta i besiddelse. Arter med liten utbredelse vil i regelen være av ung alder — og yngre jo mere lokalt begrænset deres forekomst er. Paa samme maate vil de slekter og familier, som har den største geografiske utbredelse i almindelighet være de ældste, ældre end slekter og familier hvis forekomst er indskrænket til mindre omraader. Artrike slekter vil stort set være ældre end artfattige, slektrike familier ældre end saadanne som omfatter et mindre antal slekter.

Ogsaa for forskjellige dyregrupper med forholdsvis liten vandringsevne, f. eks. landmollusker og biller, har han tillempet disse regler.

Selv utpræget lokale, efter Willis ganske unge, arter adskiller sig ofte skarpt og i forholdsvis væsentlige karakterer fra sine nærmeste slegtninger. Han mener at nye arter opstaar ute i naturen ved sprangvise ændringer (mutationer). Han tar sterkt avstand fra Darwin's lære om arternes opkomst ved »naturlig utvalg«.

Willis reserverer sig mot at hans teori skulde ha gyldighet for hver enkelt plante- og dyreart, men han mener at den passer for det store flertal av arter og at den uttrykker det almindelige forhold i naturen.

Til støtte for sin teori anfører han talrike interessante enkeltlagttagelser, især fra tropernes planteliv, men frem-

for alt bygger han den paa en statistisk behandling av floraens sammensætning i en række vidt adskilte floraomraader. Et meget betydelig arbeide er nedlagt paa denne statistiske utredning.

Særskilte kapitler er skrevet av de fire forskere som er nævnt paa titelbladet, men disse har dog ikke derved overtaget noget ansvar for theorien i sin helhet.

»Age and Area«-teorien har, især i den engelsk talende verden, allerede vakt ikke liten opsigt; den har faat hel eller delvis tilslutning fra mange hold, men har ogsaa mødt adskilige motstand. En række av de indvendinger, som er blit reist, forsøker forfatteren i den foreliggende bok at imøtegaa.

Willis' fremstilling er i mange henseender lærerik og tankevækkende, men det lar sig ikke negte at den ogsaa ofte indbyr til motsigelse. Bl. a. synes forfatteren at undervurdere planternes vandringsevne. Det er kanske rigtig at mange arter vandrer saa langsomt, at de vilde trænge 1 million aar for at naa frem saa langt som fra London til Shetlandsøerne, Leipzig eller Pyrenæerne. Men samtidig foreligger der nok av sikre iagttagelser som viser at talrike arter har utbredt sig over strækninger som disse med en hastighet av ganske anden størrelsesorden. Overhodet er sikkert de enkelte arters vandringsevne uhyre forskjellig. For at kunne ta standpunkt til om en planteart med ganske liten geografisk utbredelse er nylig opstaat, eller om den er en gammel art som holder paa at utdø, er det sikkert nødvendig at undersøke og nærmere overveie en hel række omstændigheter. Bl. a. maa man vite, om der i trakten findes en anden, mere utbredt art, som den kan tænkes at ha utviklet sig af.

Det er vel idetheletat et stort spørsmål om man ved utredningen av disse likesaa vanskelige som fundamentale problemer naar saa særlig langt ad den statistiske vei. Saa mange av de enheter statistiken regner med er i virkeligheten noksaa usikre størrelser, skapt ved en rent subjektiv vurdering. Den hele statistiske bygning faar derved bare en relativ værdi. Men til en rent foreløbig orientering kan den nok kanskje allikevel gjøre sin nutte.

Naar ræsonnementet i Willis' bok saa ofte virker fremmed for en nordisk læser, tør grunden i mange tilfælder være,

at de iagttagelser fremstillingen bygger paa for den største del er gjort i lande hvor der ingen istid har været og hvor floraen derfor har en ganske anden alder end i Nordeuropa. Dette gjør selvfølgelig ikke boken mindre værd at studere!

Jens Holmboe.

Smaastykker.

Heire (*Ardea cinerea*) paa Spitsbergen. Som meddelt i »Naturen«'s septemberhefte iaaar fandt konservator Lid under Hoels ekspedition i 1920 vandriksen paa Spitsbergen. Ogsaa iaaar (1922) fandt samme ekspedition en for Spitsbergen ny fugleart, en heire (*Ardea cinerea*, L.). Den blev skutt av berghingeniør Anders K. Orvin ved Green Harbour 7de september. Eksemplaret, som var magert og utmattet, blev ihærdig forfulgt av snespurvlokker. Skindet blev præpareret med salt og indkom i fuldt brukbar stand til Zoologisk museum i Kristiania, hvor det nu er blit montert og utstillet i museets nordiske avdeling.

Omrystifere av heire er tidligere fundet paa Island og Grønland. I Norge viser den sig (ifl. Collett) av og til langs kysten av Nordland og Tromsø amt og en enkelt gang er den skutt saa langt nord som paa Skjervø (70° n. br.). Normalt findes den hertilands langs vestkysten fra Ekersund op til Trondhjemsfjorden.

Samtidig med heiren mottok Zoologisk museum 2 eksemplarer av den paa Spitsbergen sjeldne *sabinmaake*. De blev skutt av ingeniør Orvin 6te august iaaar paa Gerds ø, en flat ø langt inde i Kingsbay, den samme ø, hvor A. Koenig¹⁾ i 1907 for første gang fandt denne maakeart rugende paa Spitsbergen. Senere er den saavidt bekjendt ikke fundet rugende andre steder deroppe. Eksemplarene som Orvin skjøt isommer holdt sig blandt ternene under hvis »beskyttende vinger« de var mindre utsat for de paagaende tyvjoer. Ogsaa Koenig fandt (i 1907) *sabinmaaken* i selskap med ternene, fra hvem de var kjendelige ved sin mere svævende og roligere flugt, mere lik andre maakers.

Alf Wollebæk.

¹⁾ Koenig (»Avifauna Spitzbergensis«, Bonn 1911, side 181) angir ikke noget navn paa øen, den har senere under Hoels ekspedition fåaet navnet *Gerds ø*.

Hugormbit. »Naturen« indeholdt for nogen tid siden en meget morsom artikel om hugormens utbredelse, og likeledes en del oplysninger om hugormens farlighet, idet der — saavidt huskes — fra flere kanter meldtes om mennesker som var blit bitt av hugorm. Jeg kom at huske dette, da jeg for en tid siden i det lille barneblad som Omstreifermissionen utgir, læste Ludvig Vangs beretning om den gang han som 9-aars gut blev bitt. Han siger at »som jeg tænkte paa at ta den, fik jeg kjende noget som bet i min fot. Barbent som jeg var, gik det jo fort at bite mig. Saa sprang jeg hjem til mor og sa: »Aa mor, jeg er blit bitt av en orm i foten.« Mor sa: »Lykke paa reisen, det er takk for alle dem du har dræpt det.« Saa tok hun en kniv og skar en lang flænge i min fot, siden presset hun blodet ut, efterpaa hældte hun pipeolje i saaret, saa det sved værre end varme. »Nu,« sa hun, idet hun hadde paa en fille paa foten, »pipeolje er den bedste motgift for ormbit. Det har altid vist sig at ormen er rædd for tobak, ellers hadde vi nok hat stuen fuld av dem.« Jeg graat av smerte, men hun sa: »Ondt skal ondt fordrive.« Og det er visst, mig gjorde det intet. Nogen dager efter var jeg atter ute paa jagt efter hugormer, denne gang med strømper og etpar gamle sko, som mor hadde slitt ut.«

Dette hændte for omtrent 50 aar siden paa Jæderen hvor det dengang skulde ha været et meget slemt hugormaar, saa at det vræmlet av disse dyr i heiene. Forfatteren der selv er av omstreiferæt fortæller siden at han i sit liv sikkert har dræpt over 100 stk., men han er ellers aldrig blit bitt. Som svar paa et brev fortæller han mig litt mere om sin egen og om sine fællers opfatning af ormebit. »Det er en gammel velkjendt regel at ta en ren kniv og skjære op saaret, og saa presse ut blodet eller suge det ut — det sidste dog bare naar man er sikker paa ikke at ha saar i munden, for ellers er dette like saa farlig som at bli bitt. Har man en hultand eller en rift i huden er der litet haap om at redde en, for da gaar giften ind i hodet. Jeg har altid brukt kniven i saanne tilfælder — og jeg har hjulpet mange barn — men at skjære i et fremmed barn er ikke altid let. Skjær først, pres ut blodet ovenfra nedad og bind saa et baand stramt rundt det bitte sted, men skjær endelig dypt saa blodet faar rinde frit. Pipeolje brukes for at holde saaret rent. At sterke eller friske folk er blit syke, naar de blir behandlet paa denne maate, har jeg aldrig hørt.

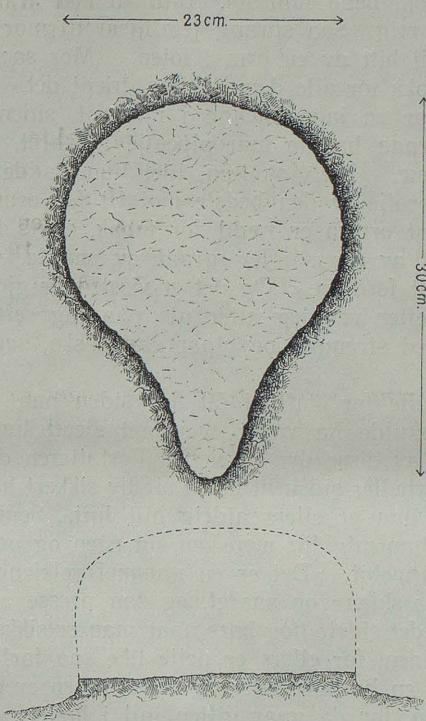
Jeg saa engang en hest som var bitt i mulen; den saa styg ut, men den blev snart frisk da den blev behandlet med kniven.

Er man ikke sikker til at slaa, er det farlig at slaa efter en hugorm. Den angriper ikke uten at gi varsel — den fræser altid som en sint kat før den biter.«

G. S.

Fra klæberstensbruddet ved Tysse i Skaanevik. Jan Petersen's interessante artikel om det gamle klæberstensbrud ved Folvelsæter paa Romerike (»Naturen« 1922, s. 236 flg.) bragte frem i min erindring en iagttagelse jeg selv for et par aar siden hadde anledning til at gjøre.

Under en botanisk ekskursion i Aakrefjorden i Søndhordland i juli 1920 var jeg bl. a. iland paa gaarden Tysse (i Aakre sogn, Skaanevik) paa nordsiden av fjorden. Folkene her viste



mig et litet klæberstensbrud, vel skjult i løvskogen, et ganske litet stykke op fra stranden, hvor der i ældre tider er tat ikke saa litet klæbersten.

I væggene inde i bruddet kunde man endnu se tydelige merker efter, at klæberstenskar er blit utskaaret i det faste fjeld, ganske som ved Folvelsæter. Figuren her ovenfor gjengir en skisse av det bedst vedlikeholdte av disse merker, jeg fandt. Som en nogen faa cm. fremspringende forhøining fremtrær en flate av form og dimensioner som vist i denne skisse og med konturer som tydelig er tilskaaret av menneskehaand. Det kan ikke være tvilsomt, at denne flate repræsenterer den øvre flate av et klæberstenskar med kort skaft. Karret er aabenbart ut-

skaaret i fjeldvæggen inde i selve stenbruddet, med bunden vendende op ganske som i Jan Petersen's fig. 2. Efterat karrets utvendige form paa denne vis i hovedsak var tildannet, er saa blokken hugget løs, uthulet og finpudset.

Til de fire stadier i tilvirkningen av klæberstenskar, som dr. Petersen omtaler (l. c. s. 239), kan vi altsaa foie et femte: det gjenstaaende merke i fjeldet efter det løssprængte kar.

Der fandtes paa gaarden ingen tradition om hvor længe det er siden at klæberstensbruddet har været i bruk. Den industri vi her finder spor efter ligger sikkert langt tilbake i tiden.

Jens Holmboe.

En fossil grønlandshval fra Sørfolden i Salten. I Tromsø museums aarshefter har konservator T. Soot-Ryen nylig beskrevet et skelet av en grønlandshval (*Balaena mysticetus*), som vaaren 1921 blev fundet ved Røsvik i Salten. En liten elv, som var blit opdæmmet, brøt sig i november 1920 et nyt leie gjennem en ler- og sandterrasse, og ut paa vaaren blev hvalbenene synlig i den gamle dambunds øverste del.

Knoklerne laa 3,5 m. under overflaten i en terrasse, som øverst bestaar av vekslende lag av sand og grus og derunder av et mægtig lerlag. Terrassens overflate ligger ca. 23 m. o. h.

I leret, hvor hvalskelettet laa, fandtes skal av en række molluskarter, som tyder paa et koldt men ikke egentlig høiarktisk klima. I leret ca. 1 m. over skelettet laa et forkørblet blad av fjeldbjerk (*Betula odorata*), og mellem to benbiter laa et bladfragment som senere har vist sig at være av skrubbær (*Cornus suecica*). Molluskfaunaen og lerets beskaffenhet tyder paa at leret er avsat dengang strandlinjen tæt ved Røsvik laa ca. 80—90 m. o. h., altsaa paa et dyp av ca. 60—70 m. Paa et saa stort dyp maa altsaa den døde hval være sunket, dengang dens legeme blev indleiret paa havbunden.

Skelettet var noksaa fuldstændig, men i ganske stor utstrækning brukket istykker. Det tilhører en ung grønlandshval, hvis samlede længde har været omkring 8,7 m.; herav falder ca. 2,8 m. paa hodet. Leret omkring knoklerne indeholdt betydelige mængder av en fettagtig substans, som ved indtørring dannet en sprød skorpe og brændte med en hornagtig lugt. Utvilsomt er dette rester av hvalens spækag.

Forf. anser det mest sandsynlig at hvalen ved vintertid er druknet under isen og saa er sunket tilbunds. I sin avhandling har han git en detaljert beskrivelse av fundomstændigheterne og av de enkelte knokler. Skelettet er nu sat sammen og opstillet i Tromsø museums hvalsamling.

Fossile rester av grønlandshval er flere ganger fundet i skandinaviske kvartærvleiringer, men fra Norge foreligger tid-

ligere bare et enkelt fund, nemlig fra Rækevik nær Sandefjord, hvor deler av et skelet i 1914 blev fundet i yoldialer ca. 2 m. o. h. Dette fund er i 1917 beskrevet i en avhandling av Mimi Johnson.

Ved vore kyster findes denne hvalart ikke nu længer. Den holder i nutiden især til i de arktisk-amerikanske farvand.

J. H.

Temperatur og nedbør i Norge.

(Meddelt ved Kr. Irgens, meteorolog ved Det meteorologiske institut)

September 1922.

Statio- ner	Temperatur						Nedbør				
	Mid- del	Avv. fra norm.	Max.	Dag	Min.	Dag	Sum	Avv. fra norm.	Avv. fra norm.	Max.	Dag
	° C.	° C.	° C.		° C.		mm.	mm.	%	mm.	
Bodø.....	9.6	+ 0.6	21	1	— 1	22	131	+ 16	+ 14	23	12
Tr.hjem	9.2	— 0.8	24	1	— 1	25	63	— 24	— 28	14	23
Bergen..	10.8	— 0.7	21	14	— 2	24	153	— 77	— 33	47	20
Oksø	11.8	— 0.7	17	6	— 5	26	70	— 18	— 21	33	2
Dalen....	9.0	— 1.4	18	4	— 1	19	103	+ 25	+ 31	37	2
Kr.ania	10.4	— 1.1	23	1	— 0	27	29	— 35	— 54	10	20
Lille- hammer	8.5	— 0.9	19	1	— 3	26	31	— 23	— 42	13	20
Dovre....	5.7	— 1.2	17	1	— 7	26	21	— 10	— 32	6	15

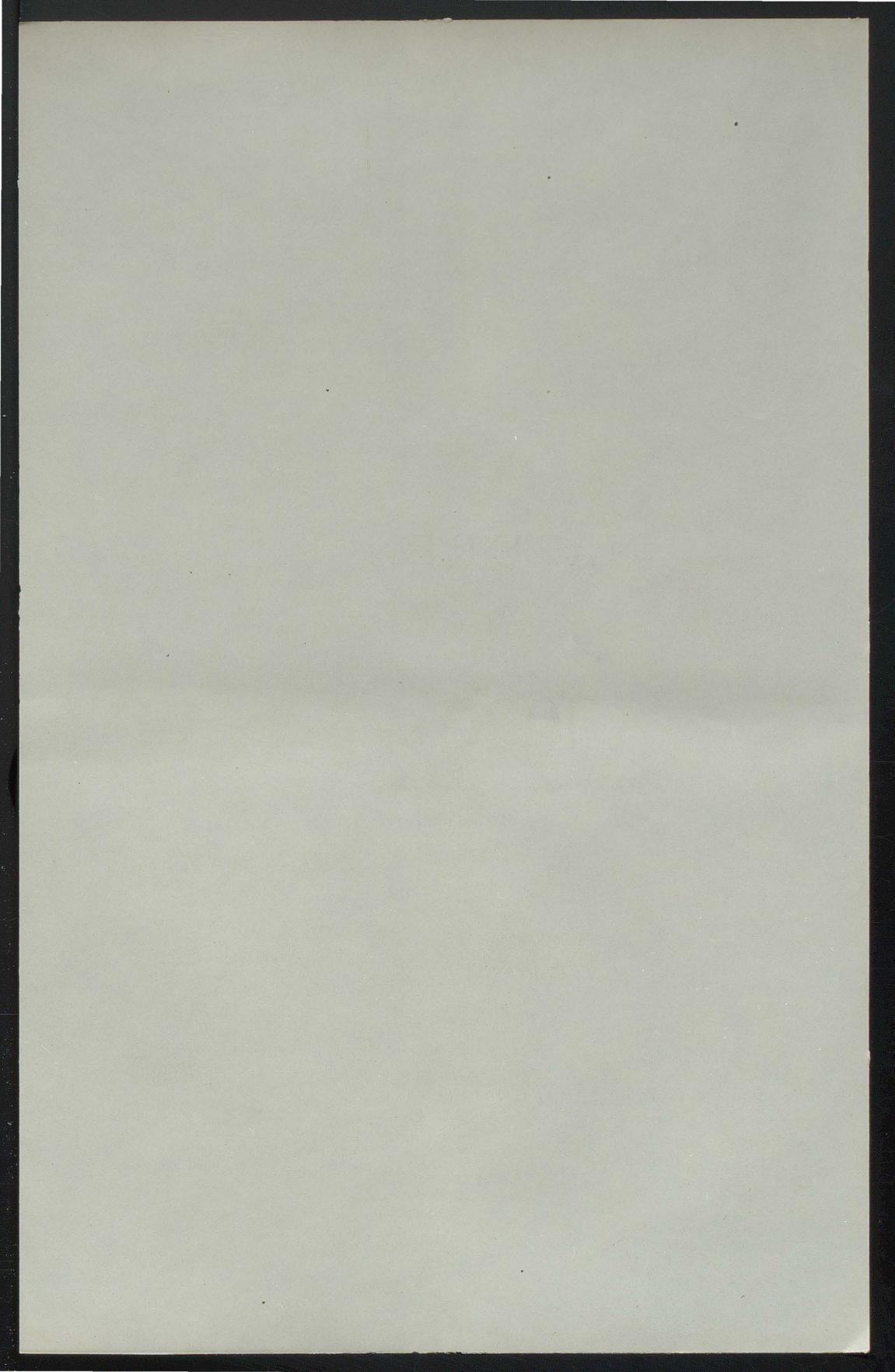
Oktober 1922.

	° C.	° C.	° C.		° C.		mm.	mm.	%	mm.	
Bodø.....	4.9	+ 0.8	10	10	— 6	31	101	— 7	— 6	21	15
Tr.hjem	4.0	— 1.1	11	2	— 9	31	118	+ 7	+ 6	23	15
Bergen..	5.7	— 1.6	12	16	— 4	31	146	— 94	— 39	67	15
Oksø....	6.9	— 1.4	13	15	— 1	31	7	— 123	— 95	3	2
Dalen....	2.8	— 1.9	15	15	— 8	31	20	— 79	— 80	15	2
Kr.ania	4.5	— 1.0	15	15	— 5	31	26	— 40	— 61	15	3
Lille- hammer	2.7	— 0.9	11	16	— 11	31	9	— 59	— 87	7	3
Dovre....	— 0.2	— 1.0	10	7	— 18	31	12	— 19	— 61	4	27

November 1922.

	° C.	° C.	° C.		° C.		mm.	mm.	%	mm.	
Bodø.....	1.1	+ 0.5	8	13	— 11	29	191	+ 65	+ 52	26	13
Tr.hjem	2.0	+ 1.6	10	16	— 9	1	128	+ 2	+ 2	15	17
Bergen..	4.0	+ 0.4	9	14	— 5	27	285	+ 79	+ 37	29	3
Oksø....	4.9	+ 0.9	10	16	— 2	27	41	— 65	— 61	13	8
Dalen....	0.8	+ 1.8	11	16	— 7	6	53	— 21	— 28	13	3
Kr.ania	0.9	+ 0.8	8	16	— 8	30	28	— 16	— 36	13	8
Lille- hammer	— 1.4	+ 0.9	5	17	— 12	1	24	— 23	— 49	8	9
Dovre....	— 1.7	+ 3.3	7	16	— 18	1	64	+ 40	+ 167	23	25

NATUREN



NATUREN

ILLUSTRERT MAANEDSSKRIFT FOR
POPULÆR NATURVIDENSKAP

UTGIT AV BERGENS MUSEUM

REDIGERT AV

JENS HOLMBOE

MED BISTAND AV

AUG. BRINKMANN, BJØRN HELLAND-HANSEN, CARL FRED. KOLDERUP

1922

FEMTE RÆKKE, SJETTE AARGANG
(46DE AARGANG)



BERGEN
JOHN GRIEG

KJØBENHAVN
LEHMANN & STAGE

A/S John Griegs boktrykkeri og N. Nilssen & Søn.

Indholdsfortegnelse.

(»Smaastykker« under streken).

Zoologi, anthropologi og lægevidenskap.

	Side
Bonnevie, Kristine: Nyere undersøkelser over sterilitet hos „Fri-Martin“	145
Broch, Hj.: Kvantitative svingninger i grundvandsfaunaen	108
— Nyere resultater om cirripedienes slektskapsforhold	32
Mohr, Otto Lous: Den Morganske skoles indsats i den moderne arvelighetsforskning.....	325
Patursson, Sverre: Lomvien (<i>Uria troile</i>)	40
Poll, H.: Fingeravtryk og arvelighetsforskning.....	166
Runnström, Sven: Några nya undersökningar över förvärvade egenskapers ärfthet.....	133
<hr/>	
G. S.: Hugorabit.....	381
Gjøkens eggglægning paa film.....	61
Hauge, Mauritz og S. J.: Litt om aalekonens forplantning	62
Havnø, Edvard J.: <i>Periphylla hyacinthina</i>	122
Holmboe, Jens: En fossil grønlandshval fra Sørfolden i Salten	383
— En underlig redeplads brukt gjennem mange aar	190
Johnsen, Sigurd: Vandriks (<i>Rallus aquaticus L.</i>) paa Spitsbergen	286
Nordback, J.: Hvepsehøken rugefugl i Nord-Trøndelag	122
S. J.: Heltespidsmusen fra Kongo	124
Sunkel, W.: Eiendommelige lysfænomener hos fugler i flugt.....	123
The Zoological record	127
Wollebæk, Alf: Heire (<i>Ardea cinerea</i>) paa Spitsbergen	380
— Trompetfisken (<i>Centriscus scolopax</i>), en ny fisk for Norges fauna	158

Botanik.

Dons, Carl: Litt om store trær i Nord-Norge.....	220
Holmboe, Jens: Den gamle lind med flogrognen ved „Stiftsgaarden“ i Bergen.....	111
— Dvergaalegræsset (<i>Zostera nana</i> Roth) og dets forekomst ved den norske kyst	313
Nordhagen, Rolf: De nøkenfrøedes stilling i plantesystemet	261

Holmboe, Jens: Heivegetasjon	188
— Rivetænder av dvergmispel (<i>Cotoneaster integrifolia</i>)	287
— Verdens største blomst	283
Høeg, Ove: Byer og lav.....	123
M. K.: En stor barlind	56
Strøm, K. Münster: Hvite jordbær.....	160
Øyen, P. A.: Et sjeldent torvmyrfund	57

Mineralogi, geologi, palæontologi og bergverksdrift.

Holtedahl, Olaf: Litt om Novaja Semlja	289
Petersen, Jan: Et besøk ved kleberstensbruddet paa Folvelsæter	236
Øyen, P. A.: Fimbulvinteren	50
— Landhævning i historisk tid.....	177

C. D.: En eiendommelig konkretion.....	256
Holmboe, Jens: Fra klæberstensbruddet ved Tysse i Skaanevik	382
— En fossil grønlandshval fra Sørfolden i Salten	383
Nils Klins hule	127
Reusch, Hans: Rullestener av ler	58, 128
Werenskiold, W.: Gjengangere	126
— Jordens alder og isostasien	59
Øyen, P. A.: Et sjeldent torvmyrfund	57

Fysik, kemi og tekniske meddelelser.

Langmuir, Irving: Atomenes struktur og denne som bærer av kemisk valens.....	147
---	-----

	Side
Sunkel, W.: Eiendommelige lysfænomener hos fugler i flugt.....	123

Meteorologi, fysisk geografi og astronomi.

Magelssen, A.: Maanedlige sol- og temperaturperioder	240
Sverdrup, H. U.: Maud-ekspeditionens videnskabelige arbeide 1918—19 og nogen av dets resultater	5, 65
Øyen, P. A.: Fimbulvinteren	50
G. S. og Irgens, Kr.: Nedbørsmaalingen i Bergen	190
Magnus, Dr. H.: Vindstyrken i Vestfjordddalen.....	281
Irgens, Kr.: Temperatur og nedbør i Norge.....	63, 128
	160, 288, 320, 384
Werenskiold, W.: „Telaskott“	54
— Jordens alder og isostasien	59

Arkeologi.

Petersen, Jan: Lysteriske i forhistorisk tid.....	183
— Et besøk ved klæberstensbruddet paa Folvelsæter	236
Petersen, Th.: Fra hvilken tid stammer de naturalistiske helleristninger?	88

Holmboe, Jens: Fra klæberstensbruddet ved Tysse i Skaanevik	382
---	-----

Artikler av blandet indhold.

Broch, Hjalmar: Willy Küenthal	321
Brøgger, A. W.: Oscar Montelius	161
Hagem, Oscar: Gregor Mendel 1822—1922	257
Hesselberg, Th.: Julius von Hann	1
Holmboe, Jens: Hugo Wilhelm Conwentz	202
Holtedahl, Olaf: Litt om Novaja Semlja.....	289
Isachsen, Gunnar: Fyrst Albert av Monaco	291
— Sir Ernest Shackleton	129
Kolderup, Carl Fred.: Dr. Hans Reusch	289
Nordgaard, O.: Nogen minder fra den biologiske station ved Puddefjorden	206

	Side
Red.: Dr. Hans Reusch	259
Reusch, Hans og Holmboe, Jens: Cand. philos. Carl Krafft	4
Solberg, O.: Carl Lumholtz	193
Bergens Museums nye biologiske station	286
C. D.: En eiendommelig konkretion.....	256
J. H.: Navne paa dyr og planter i nordnorske steds- navne	159
Nils Klins hule	122
Reusch, Hans: Ønskekisten	281
Werenskiold, W.: Gjengangere	126

Bokanmeldelser.

Geisler, Walter: Die Weichsellandschaft von Thorn bis Danzig (Th. Schjelderup-Ebbe).....	377
Grafe, V.: Chemie der Pflanzenzelle (B. Hansteen Cranner)	120
Hartmans handbok i Skandinaviens flora (Jens Holmboe)	254
Hjort, Johan: The Unity of Science (Jens Holmboe).	119
Lynge, Bernt: Studies on the Lichen Flora of Norway (Jens Holmboe)	187
Marzell, Heinrich: Unsere Heilpflanzen (J. H.)	376
Mentz, A. og Ostenfeld, C. H.: Billeder av Nordens Flora (Jens Holmboe).....	188
Nordhagen, Rolf: Kalktufstudier i Gudbrandsdalen (Jens Holmboe).....	252
Ostenfeld, C. H.: Grundrids af den systematiske Bota- nik (J. H.)	377
Reichborn-Kjennerud, I.: Bidrag til norsk folkemedisin. III. Våre folkemedisinske lægeurter (J. H.) ...	376
Schreiner, K. E. og Schreiner, A.: Menneskeorganis- men (A. B.)	119
Willis, J. C.: Age and Area (Jens Holmboe).....	378

Dansk Kennelklub.

Aarskontingent 12 Kr. med Organ *Tidsskriftet Hunden* frit tilsendt.

Tidsskriftet Hunden.

Abonnem. alene 6 Kr. aarl.; Kundgjørelser opt. til billig Takst. Prøvehæfte frit

Dansk Hundestambog. Aarlig Udstilling.

Stormgade 25. Aaben fra 10—2. Tlf. Byen 3475. København B.

Dansk ornithologisk Forenings Tidsskrift,

redigeret af Docent ved Københavns Universitet R. H. Stamm (Hovmarksvej 26, Charlottenlund), udkommer aarligt med 4 illustreerde Hefter. Tidsskriftet koster pr. Aargang 8 Kr. + Porto og faas ved Henvendelse til Fuldmægtig J. Späth, Niels Hemmingsens Gade 24, København, K.

Fra
Lederen av de norske jordskjælvundersøkelser.

Jeg tillater mig herved at rette en indtrængende anmodning til det interesserte publikum om at indsende beretninger om fremtidige norske jordskjælv. Det gjælder særlig at faa rede paa, naar jordskjælvet indtraf, hvorledes bevægelsen var, hvilke virkninger den hadde, i hvilken retning den forplantet sig, og hvorledes det ledsgaende lydfænomen var. Enhver oplysning er imidlertid av værd, hvor ufuldstændig den end kan være. Fuldstændige spørsmålslist til utfyldning sendes gratis ved henvendelse til Bergens Museums jordskjælvsstation. Dit kan ogsaa de utfylde spørsmålslist sendes portofrit.

Bergens Museums jordskjælvsstation i mai 1922.

Carl Fred. Kolderup.

Nedbøriagttagelser i Norge,

aargang XXVI, 1920, er utkommet i kommission hos H. Aschehoug & Co., utgit av Det Norske Meteorologiske Institut. Pris kr. 6.00.

(H. O. 10739).

Joh. L. Hirsch's fond for landbruksvidenskabelig forskning ved Norges Landbrukshøiskole.

Fondets størrelse er ca. 50 000 kr. Den disponible del af renterne for 1921 utgjør ca. 2000 kr. Disse kan anvendes til stipendier, prisopgaver og utgivelse af landbruksvidenskabelige skrifter.

Styret har opstillet følgende prisopgaver:

- 1) „Jordfugtighetens indflydelse paa spiringen hos frø av vore vigtigste kulturvekster“.

Indleveringsfrist inden utgangen av 1922. Belønning kr. 500.00

- 2) „Undersøkelser av forskjellige sandjordarter, deres egenskaper og anvendelse“.

Indleveringsfrist inden utgangen av 1923. Belønning kr. 1000.00.

Nærmere oplysninger faaes hos styrets formand, **prof. dr.**

K. O. Bjørlykke, Landbrukshøiskolen.