

KULTURPLANTANE

Opphav, utvikling, alder, særmerke, opphavsområde

Av

Birger Opsahl

Kurs: PK 1

Desember 1976

(Kompendiet er under arbeid og har ikkje fått endeleg form og innhald)

Innhald

	Side
A. Definisjon	1
B. Talet på kulturplantar og kor dei høyrer heime	1
C. Utviklinga av kulturplantane	3
1. Føresetnader	3
2. Kulturelle føresetnader for evolusjon hos kulturplantar.	3
a. Dei eldste jordbrukskulturane	3
b. Domestisering og genetisk tilmåting	8
3. Den genetiske variasjonen	9
a. Genmutasjonar	10
b. Variasjon, kryssing og utval innanfor ein art	13
c. Kryssing mellom artar	16
d. Polyploidi	18
D. Særmerkte skilnader mellom villartar og kulturartar	26
1. Frøspreiing	27
2. Gigasvekst	28
3. Groing	29
4. Kjemisk innhald	30
5. Blomsterbiologiske tilhøve	31
E. Sekundære kulturplantar	31
F. Opphavsområde til kulturplantane	33
G. Førgras	35
H. Oversyn over opphavsstad til viktige artar	38
I. Litteratur	41

A. Definisjon.

Kulturplantar er plantar som blir dyrka for eit eller anna føremål. Slike som blir dyrka for å brukast beinveges til mat for menneske, kallar ein direkte næringsplantar, medan slike som går til dyrefôr, blir kalla indirekte næringsplantar. Mange vokstrar vert dyrka for å skaffa råstoff til industri, og ein talar då om industriplantar. Andre føremål med dyrkinga kan vera å skapa produkt til nyting, krydder, medisin, farging, graving, lim, m.m. Nokre er reine prydpantar.

Ofte tener dyrkinga meir enn eitt føremål. Korn går både til mat og fôr, og bygg endå til brygging. Av kveite, mais og potet vert det t.d. laga mange industriprodukt. Kokospalma vert dyrka for å gi mat (protein og vegetabilsk olje), drikke (vaska i kokosnøtta), medisin (olje), bygge-materiale, huskjørel, brensel, m.m. Ekte hamp vert nytta til utvinning av fibrar, narkotika og olje. Innanfor Sorghum bicolor finst fôrgras, korn- og sirupprodusentar, og jamvel varietetar som ein kan bruka til å laga sopelimar av.

B. Talet på kulturplantar og kor dei høyrer heime i planteriket.

Det finst om lag 130 000 artar av blomsterplantar i verda, men det er berre eit fåtal som vert dyrka, og endå færre som kan seiast å vera særleg viktige i verdshushaldet. Zeven & Zhukovsky (1975) reknar med 2 297 kulturartar, og dei er spreidde på 167 familiar, med frå 1 til 359 artar på kvar familie. Reine prydvokstrar og skogstre er då haldne utanfor. Familiene med flest kulturartar er:

			Kulturartar	
			Tal	Prosent
Grasfamilien		(Gramineae)	359	15,6
Erte	"	(Leguminosae)	323	14,1
Rose	"	(Rosaceae)	154	6,7
Søtvier	"	(Solanaceae)	100	4,4
Korgplantefamilien		(Compositae)	75	3,4
Myrte	"	(Myrtaceae)	73	3,2
Kattost	"	(Malvaceae)	67	2,9
Lepeblomst	"	(Labiatae)	55	2,8
Graskar	"	(Cucurbitaceae)	46	2,0

C. Utviklinga av kulturplantane.

1. Føresetnader.

Før det første jordbruket tek til, vart planteartane forma av den naturlege evolusjonen, og drivkrafta var den genetiske tilmåtinga til dei naturgjevne veksevilkåra. Då jordbrukskulturane voks fram, kom tilmåtinga til dei menneskelege behova i staden, og ein fekk evolusjonen av kulturplantane. Føresetnaden for han er for det første at utvalet (seleksjonen) hos plantar som vert dyrka, går i ei anna lei enn utvalet i naturen. Utvalsleia hos kulturplantane blir fastlagd av dyrkingsteknikken og av dei kunstige utvala som mennesket gjer. Dette er dei kulturelle føresetnadene for evolusjonen av kulturplantane. Det biologiske grunnlaget for evolusjonen er den genetiske variasjonen. Men her kjem også tidsfaktoren inn som ein viktig føresetnad for utviklinga av dei dyrka plantane.

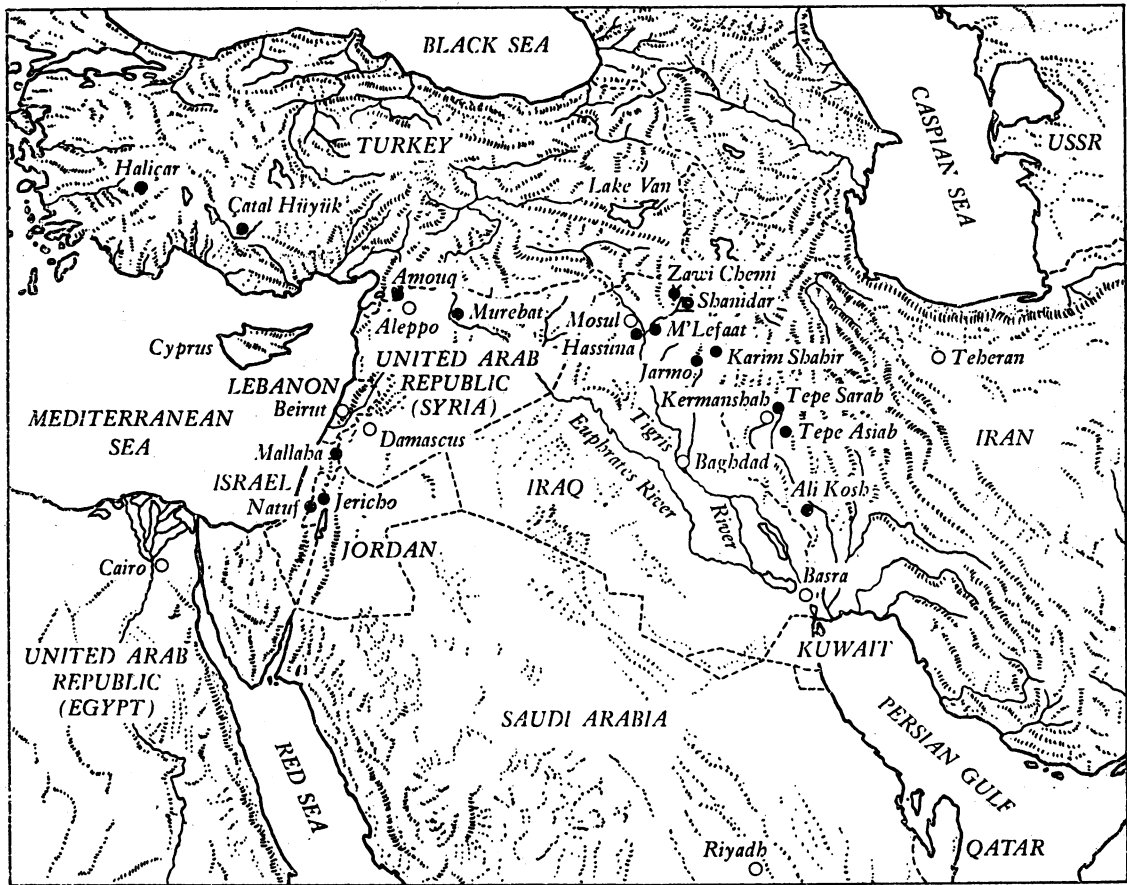
2. Kulturelle føresetnader for evolusjon hos kulturplantar.

I den eldste jordbrukshistoria reknar vi med to slag jordbrukskulturar. Den eine er frøkulturane med frøgrøder som korn og kjerneskolmvekstar som dei viktigaste matplantane. Eksistensgrunnlaget i den andre kulturtypen er vegetativt øksla plantar.

a. Dei eldste jordbrukskulturane.

Det har truleg vore menneske på jorda i om lag to millionar år, medan jordbruket berre er kring 10 000 år gammalt. Overgangen frå eit tilvære der ein levde av det ein kunne hausta i naturen, til eit liv som var tufta på mat frå dyrka plantar og husdyr, tok venteleg mange hundre år, men med desse hendingane over ein lang tidbolk for om lag 10 000 år sidan i Midt-Austen byrja det første jordbruket. Etter det ein kan seia i dag, har ei liknande utvikling skjedd også andre stader i verda uavhengig av den i Midt-Austen, men kan henda noko seinare.

Tidlegare meinte ein at jordbruket først tok til i dei fruktbare elvedalane i Mesopotamia, der det seinare utvikla seg framstående sivilisasjonar. No meiner ein derimot at det første jordbruket voks fram i etter måten tørre fjellområde i nærleiken av desse dalane (figur 1). Det er der funne flintsigdar og kvernsteinar som er tidfesta 10 000 år tilbake, og det skulle seia



Figur 1. Viktige arkeologiske funn i Midt-Austen (svarte rundingar).



Figur 2. Arkeologiske funn i Sentral- og Sør-Amerik (svarte rundingar).

at alt før den tida hadde menneske teke til å hausta villveksande korn. Det er gode prov for at 1000 år seinare vart det dyrka korn og halde husdyr (geit). Kulturplantane var i byrjinga bygg, einkorn-kveite og emmer-kveite. Seinare kom det fleire frøgrøder til som til dømes brødkveite, oljelin, erter, linser og vikkébønner. Av di dei 9000 år gamle planterestane tydeleg representerer dyrka artar, må det vera i ein tidlegare tidbolk at dei først vart tekne i bruk, og denne bolken kan ha vore fleire hundre år. Ein kjenner ikkje til kor lang tid det tek frå ein byrjar å nytta villveksande plantar til dei kan seiast å vera domestiserte. Braidwood & Howe (1962) har rekna seg fram til at alle større endringar i bygg og kveite skjedde på under 2000 år, medan Helback (1966) meiner at denne perioden ikkje er lengre enn 1500 år. I funn frå kring 8 500 år tilbake var det komne til fleire nye planteartar, og også restar av andre husdyr.

Det har i lang tid vore rekna med at det var eit sentrum for utvikling av jordbruk også i Sørøst-Asia, men det har ikkje vore råd å finna arkeologiske prov for dette før i 1969, då det vart gjort eit funn i Thailand. Ein meiner der å ha restar av ert og bønne som er 9 000 år gamle, men det er ikkje klart om dei er frå ville eller dyrka plantar. Ein kan såleis ikkje seia om det var jordbruk der på same tid som i Midt-Austen (Heiser 1973).

Tidlegare meinte ein at dei første frøkulturane i Sørøst- og Aust-Asia kom opp etter påverknad frå Sørvest-Asia (Midt-Austen) via India. Det vanlege synes no er at det har skjedd ei uavhengig domestisering i både Sørøst-Asia og Nord-Kina. I Nord-Kina dyrka dei såleis kolbehirse og olgrisar for 7-8000 år sidan, og det er venteleg der at soyabønne først blei teken i bruk. Ris kan ha blitt domestisert uavhengig på fleire stader i Asia, og det er ikkje klart kor det skjedde først. Funn av ris som er gjorde i Sentral-Kina, er tidfesta 5000 og i Thailand 5500 år tilbake (Grigg 1974).

I den nye verda tok jordbruket til i Mexico, og noko seinare enn i Midt-Austen. Ei rad utgravingar har gjeve framifrå døme på korleis byrjande domestisering verkar på planteartane. Dei som vart dyrka først, er funne i ørkenstrøk i Sørøst-Tamaulis (figur 2). Restar av graskar, bønner og raud pepar er der tidfesta frå 7500 til 9000 år attende. Også utgravingar i det sørlege Sentral-Mexico har gjeve eit særst godt bilete av fleire steg frå domestiseringa byrja til fullt utvikla jordbruk. Ein har der funne 7000 år gamle restar av mais, squash, raud pepar, avocado og amaranth. Alle desse var visseleg dyrka i tidbolken frå 7000 til 5500 år

tilbake, og på slutten av denne perioden dyrka ein òg frukt og bønner. I dei 1000 åra som følgde, kom det nye kulturplantar til, m.a. bomull og to bønneartar.

Eit anna viktig opphavssenter for jordbruk i Amerika finst i Peru (figur 2). Ein har lenge meint at det var i dei tørre kyststrøka at dyrkinga tok til, men heilt nye funn tyder på at dette ikke er rett (Kaplan et al. 1973). Såleis er det i dalar i Andesfjella funne restar av dyrka hagebønne og limabønne som er 8000 år gamle. Etter dette kan det sjå ut til at jordbruket i Peru er minst like gammalt som i Mexico, og kan henda noko eldre. Dei nye funna i Andesfjella støyr også hypotesen om at jordbruket i Peru og Mexico har utvikla seg frå kvart sitt opphav, og uavhengig av kvarandre. Når ein finn dyrka hagebønne av om lag same alder på begge desse stadene, kan forklaringa vera at same arten av vill bønne er domestisert uavhengig i dei to områda.

I dei tørre kyststrøka i Peru er det påvist restar av graskar, bomull, limabønne og raud pepar frå om lag 5000 år tilbake. Ein har til dessar ikkje funne prov for at jordbruket der kom opp særleg mykje tidlegare enn dette. Men det kan ein ikkje sjå bort frå, og særleg ikkje etter dei mykje eldre funna som er gjorde i Andesfjella. Dei tidlegaste restane av mais som er påviste i kyststrøka i Peru, er tidfesta 4000 år tilbake. Etter som mais opphaveleg ættar frå Mexico, tyder desse tidlege funna på eit visst samband mellom Sentral- og Sør-Amerika.

Mange viktige matvokstrar vert øksla vegetativt med knollar, stiklingar etc. Dét er ein meir einfald økslingsmåte enn der det vert nytta frø, og utfrå dette meiner somme forskarar at det opphavelege jordbruket tok til med desse vokstrane, og ikkje med frøgrødene. Ein har ikkje funne noko arkeologisk prov for dette synet, men det kan hanga i hop med at mange av dei vegetativt øksla matvokstrane helst høyrer heime i regnrrike tropeområde der planterestar vert snøgt nedbrotne. Og endå i tørare område vert kjøtfulle plantedelar lettare brotne ned enn frø.

Grigg (1974) meiner at primitivt jordbruk der vegetativt øksla plantar vart domestiserte, har vakse fram i tropane på grensa mellom skog og grasland. Ei slik utvikling skal ha skjedd i Sørøst-Asia, Afrika og Sør-Amerika. Etter kvart som frøkulturane vart spreidde, kom dei vegetative kulturane meir i bakgrunnen.

Den mest kjende av dei vegetative kulturane tok til i Sørøst-Asia der ein domestiserte taro, kinesisk yam, brødfrukt, sagopalme, bambus, (kokosnøtt) og bananer. Også gris og fjørfe vart domestiserte i dette området, uavhengig av andre kulturar. Slikt jordbruk skal ha funnest 9000 - 11000 år tilbake, dvs. før frøkulturen. I vest-Afrika er det mogleg at ein tidleg vegetativ kultur vart utvikla på grensa mellom skog og savanne, og med grunnlag i vest-afrikansk yam og oljepalme. I Sør-Amerika var det to typar av vegetative kulturar. Den eine låg i tropisk lågland aust for Andesfjella ved Amazonas, der manioc, søtpotet og pilrot (og jordnøtt) vart domestiserte for 5000 til 9000 år sidan. Den andre låg på høgslettene i Andesfjella kring Titicacasjøen der potet, oca (*Oxalis tuberosa*), ulluco (*Ullucus tuberosus*) og anu (*Tropaeolum tuberosum*) vart tekne i bruk, saman med frøgrøda quinoa (*Chenopodium quinoa*). Det er mogleg at dette høglandsjordbruket vart utvikla etter påverknad frå det tropiske låglandsjordbruket.

Endå om ein ikkje kan sjå bort frå at slike rot- og knollvokstrar vart dyrka først, er det klart at det var dyrkinga av frøgrøder som førte til dei største endringane for menneska. Såleis hadde alle dei tidlege og høgt utvikla sivilisasjonane kveite, mais, hirse eller ris til matgrunnlag, og med tilskot av bønner. I somme av kulturane vart plantedyrkinga følgd av husdyrhald.

Det neste store framsteget i jordbruket kom med innføring av vatning. I Midt-Austen vart vatningsteknikken oppfunnen for 7000 år sidan, medan han i Mexico er tidfesta kring 3000 år tilbake. Vatninga hadde til følgje at mykje meir mat kunne produserast utan nemnande auke i arbeidsinnsats. Det vart såleis føde for fleire menneske, og alle trong ikkje vera opptekne med matproduksjon. Eit viktig steg framover var det òg at dyr vart tekne i bruk til å dra reiskapar. Dèt skjedde ikkje i Amerika i førhistorisk tid.

Domestiseringa av plantar og dyr, og det jordbruket som følgde, greip etter kvart mykje inn i menneska sine levekår. Vatninga som i byrjinga ga meir mat, øydela i mange høve dei mest produktive areala av di det vart saltopphoping. Det er påvist slik skade i førhistorisk tid i Midt-Austen. Bruk av dyr til å dra reiskapane førte til at større areal vart dyrka opp, og dermed fekk ein meir erosjon. Og saman med auken i areala av dyrka plantar og i talet på husdyr følgde sjukdomar, skadedyr og ugras. I mange område der det før har vore høgt utvikla sivilisasjonar, er det i dag ørken, av di menneska har misbrukt jord og vatn.

Det overskotet på mat og andre verdier som jordbruket skapte, la også grunnlaget for planlagt og organisert tjuveri (krig). For 10 000 år sidan var Jeriko eit bondesamfunn med eit sterkt forsvar (vollar og dike), og det var denne leiren israelarne under Josva i si tid måtte nedkjempa for å få del i velstanden.

b. Domestisering og genetisk tilmåting.

Dei gamle jordbrukskulturane skapte på ymis vis grunnlag for genetiske endringar hos nytteplantene. I frøgrødene var endring av utvalsleia ei automatisk følgje av dyrkingsteknikken. Mange eigenskapar som har høg utvalsverdi i naturmiljø, har negativ utvalsverdi i kulturmiljø. Det klassiske dømet er her frøspredingsmekanismane. Villplantane vil sjølsagt ha føremon av aktiv frøspreding. Men ved innhausting av ei frøavling vert det automatisk berga mest frø av dei plantane som har den dårlegaste frøspredingsevna. Dyrkingsteknikken favoriserer såleis typar som vert eliminerte i naturen. Dette førte til at det tidleg kom fram kvalitets-eigenskapar som skilde frøgrødene klart ut frå deira ville slektningar.

Men i dei vegetative kulturane har det ikkje vore ein tilsvarande automatikk i endringa av utvalsleia. Plantane vart sette ut ein og ein som stiklingar. Dei vart også hausta ein og ein. Rotvokstrane vart gravne opp einskils etter kvart som det var trong for dei. Det skapte små krav til jordarbeiding og andre kulturtekniske inngrep, og veksevilkåra vart stort sett dei same som i naturen.

Men om det ikkje var vilkår for automatiske endringar i utvalsleia, så var det i dei vegetative kulturane gode vilkår for det kunstige utvalet. Når dyrkingsteknikken gjer det turvande med individuell handsaming av plantane, er ei viss utplukking av gode individ nesten ikkje til å unngå. Vi må difor kunne rekna med at i dei vegetative kulturane har kunstig utval vore drivkrafta i evolusjonen. Såleis er det to slag utvalsmekanismar som har gjort kulturplanteevolusjonen mogleg. Ved sida av det spesielle utvalet som i frøgrødene er ei automatisk følgje av at plantane vert dyrka, har vi det medvitne utvalet som først og fremst har gjort seg gjeldande i vegetativt

øksla vokstrar. Men også nokre av frøgrødene har frå gammalt av vore utsette for kunstig utval. Eit døme på dette er mais. I dei gamle indianarkulturane dyrka dei mais ved å så eitt og eitt frø. Ein må såleis tru at dei har drive ei medeviten maisforedling frå eldgamle tider.

Den genetiske tilmåtinga til menneskeleg trong vart ikkje unnagjord i samband med den første domestiseringa. Kulturane har vore i stendig utvikling, og det var heile tida turvande med ny tilmåting. I førstninga var jordbrukskulturane svært enkle og skilde seg lite ut frå den urørde naturen. Kulturtekniske nyvinningar kom litt etter litt. Den sørvestasiatiske jordbrukskulturen var til dømes om lag 3 000 år gamal då vatningskunsten var oppfunnen. Det førte til at jordbruket spreidde seg frå fjellområda ned til slettelandet ved Eufkrat og Tigris. Der utvikla dei et intensivt jordbruk av ein heilt annan karakter enn det opphavelege jordbruket i dei kringliggjande fjell-landskapa. Såleis var det alt i dei dagane ei tydeleg utvikling fram mot ein betre kulturteknikk. Den genetiske tilmåtinga til menneskelege behov må ha vore ein samanhangande prosess så lenge jordbrukskulturane har vore i utvikling.

Også den geografiske utbreiinga har vore med på å endra veksevilkåra til kulturplantane. Så tidleg som 6 000 år tilbake hadde den sørvestasiatiske jordbrukskulturen nådd fram til kysten av Nordsjøen, og 4 500 år tilbake hadde bygg- og kveitedyrkinga kome til vårt land. Austover spreidde denne jordbrukskulturen seg langs to vegar: ein sørleg til India og ein nordleg gjennom Sentral-Asia til Kina. Såleis vart det trong for genetisk tilmåting ikkje berre til stendig betre kulturteknikk, men òg til aukande variasjon i klima og jord.

3. Den genetiske variasjonen.

Det seleksjonspresset som nytteplantane vart usette for i jordbruket, kunne berre føra til genetiske endringar så langt som den genetiske variasjonen tillét det. Dei variasjonskjeldene som har vore grunnlaget for evolusjonen hos kulturplantane, er spontane mutasjonar (genmutasjonar), genetisk variasjon og kryssing innan artar, kryssing mellom artar og polyploidi. Det vanlege er nok at meir enn ei av desse kjeldene har stått til rådvelde ved den endelege utforminga av arten.

a. Genmutasjonar.

Mutasjonar kan vanskeleg tenkjast å gjera eit gen betre. Genet er ei funksjonell eining, og ei endring vil vera anten nøytral eller øydeleggjande for genet. Eventuelle batelege mutasjonar vil berre kunna skje i overflødig genetisk materiale, som til dømes dupliserte gen (Ohno 1970). Om slike mutasjonar kan ha spela ei rolle i evolusjonen til dei dyrka plantane, er heller tvilsamt. Dei øydeleggjande mutasjonane har derimot vore av avgjerande verdi. Det er dei mutasjonane som har gjort det mogeleg å bli kvitt villplantekarakterar som er skadelege for kulturplantane.

Også her kan vi bruka frøspredingsmekanismane som døme. I villveksande bygg og kveite vert frøspreiinga tryggja ved at aksstilkane brotnar ved mogning, slik at dei einskilde småaksa lett kan spreidast med dyr og med vind. Erter og bønner har i naturen skolmar som opnar seg og kastar ut frøa ved mogning. Ved dyrking er slike karakterar blitt borte. Dyrka korn har seige aksstilkar som ikkje brotnar, og dyrka erter og bønner har skolmar som ikkje opnar seg. Genetisk analyse har synt at kulturtypekarakterane her er recessive (Harland & Zohary 1966, Helbaek 1959, Burkart & Brücher 1953, Kapland 1965). Dette er som ein skullevanta dersom det ikkje har skjedd anna enn at dei gena som tryggjar villtypekarakterane, er sette ut av funksjon.

Eit anna døme på ein slik recessiv karakter har vi frå raud pepar, som er ein indiansk kulturplante i nær slekt med paprika. Kulturformene feller ikkje frukta, medan villformene har frukter som fell av ved mogning. Også her har kulturplantekarakteren praktiske føremoner i samband med innhausting, medan villtypekarakteren tener frøspreiinga (Pickergill 1969).

Det er normalt at mutasjonar har skadeleg verknad i naturen, og det er ikkje uvanleg at mutasjonar på ein eller annan måte kan vera ei føremon for ein kulturplante. Stebbins (1974) nemner at kjende mutasjonar som har innverknad på tal fruktknutar, alltid fører til auke i talet. Dette ser ein t.d. i dyrka artar som jordbær, tomat og sesam der seleksjonen går i retning av fleire fruktknutar slik at mutasjonane vert favoriserte. I den naturlege evolusjonen går derimot tal fruktknutar ned.

Russaren Vavilov (1951) samla i mellomkrigstida inn om lag 150 000 sortar av meir enn 600 planteartar. Ved gransking av dette materialet kom han

fram til at kjennemerka hos kulturplantane alltid var recessive i høve til karakterane hos villplantane.

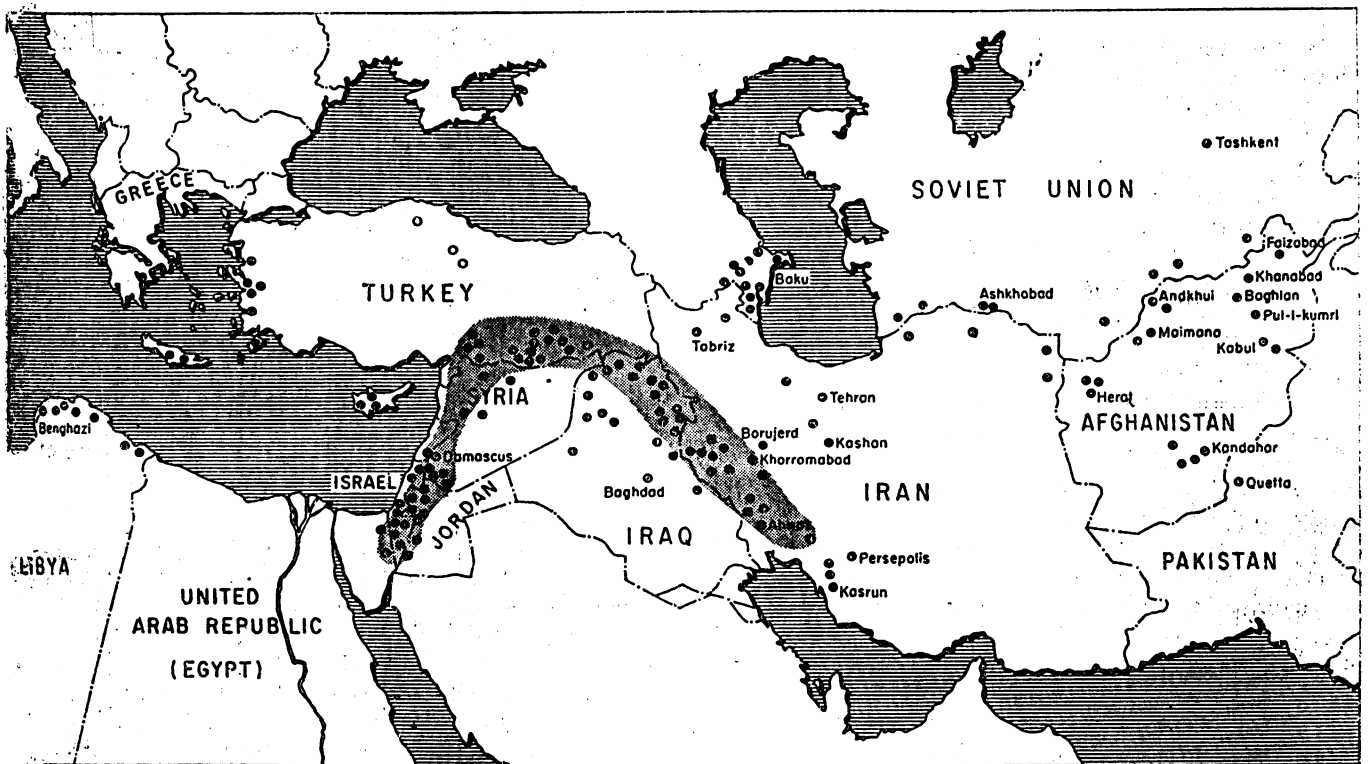
Det er såleis mykje som tyder på at dei kvalitative skilnadene mellom villplantar og kulturplantar for ein stor del er komme fram ved at recessive utspaltingar, som er blitt eliminerte i naturen, har teke overhand ved dyrking.

Verknaden av genmutasjonar som ein lekk i utviklinga av kulturplantane opp gjennom tidene kan sjølvstg ikkje følgjast i detalj. Men det finst eit døme i blomsterert (*Lathyrus odoratus*) der ein i alle fall får ei meining om kor viktige slike mutasjonar er når det er spørsmål om å skapa variasjon. Vill blomsterert, som har fiolette blomstar, vart innført frå Sicilia til England i 1699. Etter den tida og fram til 1912 har gartnarar notert når det kom fram nye blomsterfargar både i villforma og i nye sortar som var laga ved kryssing av mutantar. Alt i 1718 fann ein kvite blomstar i villert, og seinare har ein notert 17 andre mutasjonar i ymse sortar (Crane & Lawrence 1947).

Allard (1960) som har studert utviklinga til limabønne (*Phaseolus lunatus*), fann at ei rad viktige kulturkarakterar, t.d. frøstorleik, frøform og farge, teikningar på frøet og veksemåte, hadde opphavet sitt i genmutasjonar. Ved kryssing mellom slike mutantar vart det utspalting av ei rad nye genotypar som høvde for ymse føremål, og som var tilmåta ymse veksevilkår.

I bygg, *Hordeum vulgare*, har utviklinga venteleg skjedd på same måten. Alle dei dyrka formene av bygg høyrer til same arten. Dei kan kryssast utan vanskar, og avkommet er fertilt. Det er difor ikkje noko grunnlag for å skilje ut toradsbygg (*H. distichum*) og seksradsbygg (*H. hexastichum*) som eigne artar, som det vart gjort tidlegare. Skilnaden mellom desse formene ligg i eit enskilt locus, med seksradsbygg som den recessive forma. Ved kunstige mutasjonar har ein fått fram seksradsbygg frå toradsbygg, og i eitt høve også det motsette.

Bygg er truleg den kornarten som var domestisert først, og han har vore dyrka i minst 10 000 år. Dyrka bygg ættar frå det torada ville bygget, *Hordeum spontaneum*, som er mykje utbreidd i Midt-Austen (figur 3).



Figur 3. Utbreiing av vill bygg, *Hordeum spontaneum*. Hovedområdet i skugga (Harland & Zohary 1966).

Tidlegare meinte ein at kulturbygg hadde opphav i *H. agriocrithon*, som er seksrada og veks vill i Aust-Asia. Nyare granskingar tyder på at det ikkje er rett (Zeven & Zhukovsky 1975).

Korleis genmutasjonar kan endra villforma til kulturform, har ein gode døme på i lupin, der ein òg har nytta kunstig påverknad med kjemiske middel og radioaktiv stråling. Ved slik handsaming er det av sortar med høgt innhald av alkaloid, hardt skal og håra skolm, kome fram typar med lågt alkaloidinnhald, mjukt skal og glatt skolm. Desse eigenskapane er alle recessive.

Den variasjonen som har opphavet sitt i genmutasjonar, og som kjem fram ved rekombinasjon etter kryssing mellom mutantar, kallar ein ofte for mendelsk. Han er grunnsteinen i evolusjonen av kulturplantane. I tillegg til dei døma som er nemnde ovanfor, gjeld dette mønsteret for utvikling også artar som ris, mais, lin, hagebønne og tomat. Men i fleire høve har også andre evolusjonsskapande hendingar vore verksame, t.d. introgresjon (sjå seinare).

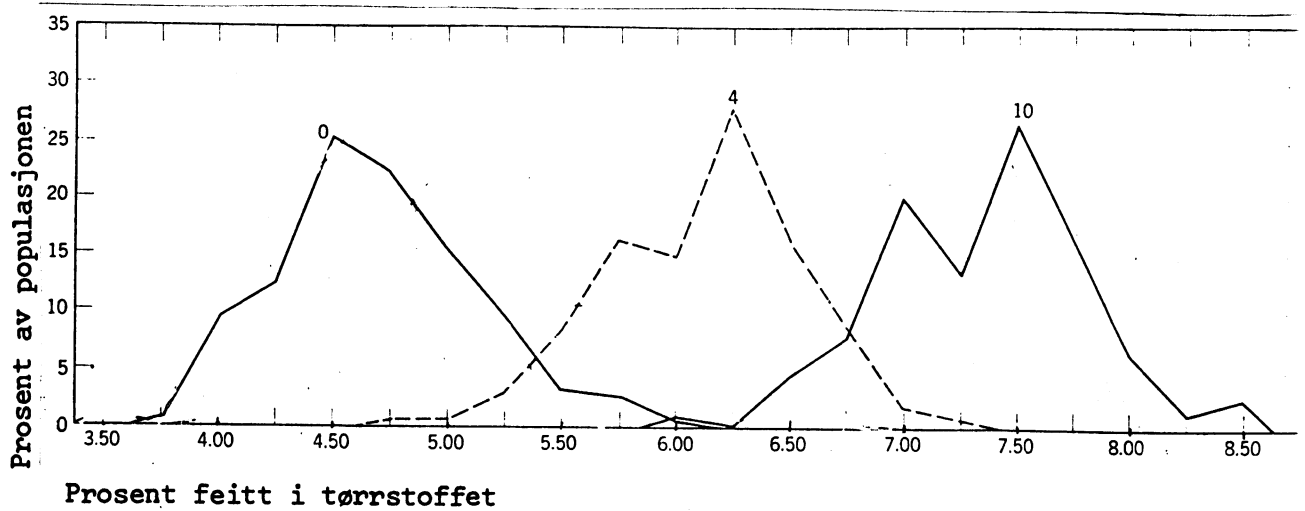
b. Variasjon, kryssing og utval innanfor ein art.

Vavilov (1951) oppdaga at kulturplantane var meir variable enn dei villveksande slektningane deira. Det same var også påvist av Darwin (1859) som òg hadde lagt merke til at variasjonsrikdomen hos kulturplantane først og fremst var samla om dei nyttelege organa. Prydplantar er til dømes variable i blomstrar, medan kål er variabel i blad, o.s.b. Desse skilnadene i variasjonsrikdom har samheng med at seleksjon i kulturplantar oftast favoriserer ekstreme avvikarar, medan det i naturen er gjennomsnittstypen som vert favorisert (stabiliserande seleksjon).

Stabiliserande utval fører ikkje utan vidare til eliminering av gen som aukar variasjonen. Det er vist i studier av bananfluger at ein stor genetisk variasjon kan lagrast i balanserte kombinasjonar som ikkje er til hinder for at alle eller mest alle individ får ein gjennomsnittleg fenotype (Mather 1941, 1942). Dette er vanleg i plantepopulasjonar òg, som det går fram av eit døme frå arten *Linanthus androsaceus*. Huether (1967) fann at 98% av plantane hadde normalt tal kronblad(8), medan 2% var avvikarar med 4, 6 eller 7 kronblad. Ved utval i låg og høg lei fekk han i denne populasjonen ein variasjon frå 1 til 16 kronblad.

Det er difor klart at den naturlege variasjonen i populasjoner syner berre lite av den genetiske variabiliteten som ligg gøymd i genmassen (potensiell variasjon). I naturpopulasjonar er det normale at berre ein liten del av den potensielle variasjonen vert realisert. Det som hender når villplantar vert tekne i kultur, er at den stabiliserande verknaden av naturleg seleksjon fell bort. Den potensielle variasjonen vert då litt etter litt til reell variasjon, og vert såleis tilgjengeleg for kunstig utval. Denne frigjeringa av løynd variasjon har vore ein viktig faktor i kulturplantane sin evolusjon, og då først og fremst i utvikling av dei kvantitative karakterane. Kor stor denne løynde, genetiske variabiliteten hos populasjonar er, får ein ei meining om i figur 4 og 5. Døma der gjeld dei kvantitative karakterane oljeinnhald i mais og rotlengd hos forbete.

Dyrkinga førte tidleg til at kulturplantane vart tekne ut av den naturen der dei høyrde heime, og flytta frå stad til stad. Så lenge dei heldt seg innanfor det naturlege utbreiingsområdet til arten, førte dette til kontakt med villveksande økotypar av same art. Kulturplantane vart på denne



Figur 4. Utslag for utval i fettinnhold hos mais. Fordelingskurver for utgangspopulasjonen (0) og fjerde(0) og tiande(10) utvalsgenerasjon. Modifisert etter Allard(1960).



Figur 5. Røter av fôrbete etter 13 generasjoner utval for stutt rot(øverst) og lang rot(nedst) (Josefsson 1963).

måten utsette for innkryssing frå villplantane, noko som framleis går føre seg ved dyrking innanfor det naturlege utbreidingsområdet. Dét er årsake til at det brukar å vera ein særleg stor variasjonsrikdom i dei gamle lokal-sortane som frå gamalt av har vore dyrka innanfor eit slikt opphavssenter.

Kor mykje variasjon som kan verta skapt på den måten, er sjølvsagt avhengig av den naturlege økotypevariasjon til arten. For fleire av dei viktigaste artane som er oppstått i tempererte høgfjellsområde, må ein rekna med at denne økotypevariasjonen har vore særleg stor. Og frå slike stader kjem dei fleste jordbruksvokstrane. Særleg rike er høgfjellsområda frå det austlege Middelhavet til Sentral-Asia og frå Mexico og Andesfjella. Her er landskapet oppdelt av fjell, og dét gir grunnlag for reproduktiv isolasjon av lokale plantesamfunn. Også store klimavariasjonar som følgje av høgdeskilnadene gir grunnlag for eit større tilfang av økotypar enn i låglandet der det oftast er meir jamnt klima og lite høve til reproduktiv isolasjon over store avstandar.

Den naturlege økotypevariasjonen har såleis vore ei kjelde som kulturplantane til alle tider har fått genetisk materiale frå. Også sjølvfrøande artar er blitt differensierte på denne måten. Dei har alltid noko framandfrøing, og som regel mest innanfor det naturlege utbreidingsområdet til arten. Bygg og kveite er til dømes sterkt utsette for innkryssing frå villbygg og villkveite ved dyrking i Sørvest-Asia.

Når det har skjedd kryssing mellom villplantar og kulturplantar, kjem det ikkje berre av pollendrift frå nærliggjande naturleg vegetasjon. Villplantane har òg kome inn på åkrane og vakse som ugras i nær kontakt med kulturplantane. I mange artar har det utvikla seg spesialiserte ugrasrasar med særleg tilmåting som ugras i ein åker. Desse ugrasrasane har følgd kulturplantane frå land til land. På våre breiddegradar kjenner vi floghavren som ein representant for vill havre. Kjem vi nærare opphavssenteret til artane, skal det vera ugrasrasar av dei fleste artane (Harlan 1965, 1970). Kulturplantar og ugrasrasar av same art er som regel skilde ved ein eller annan kryssingsbarriére. Men stundom blir det likevel spontane kryssingar, og då blir genetisk variasjon frigjord innanfor bondens åker. Også dét må reknast med som ein del av den kryssingsvariasjonen som har gjort evolusjonen til kulturplantane mogleg.

c. Kryssing mellom artar.

Innkryssing frå ville eller dyrka plantar har ikkje vore avgrensa til økotypar av same art. I fleire høve har det òg skjedd kryssing med framande, men etter måten nærståande artar. Der det lukkast å få avkom etter slik kryssing, er dette som regel sterilt. For vokstrar som kan haldast ved vegetativ øksling, kan ein likevel gjera seg nytte av F_1 -hybridane. Desse syner ofte mykje heterosis og kan dermed vera meir tenlege som kulturvokstrar enn foreldreartane. Døme på slik utvikling har ein mellom anna hos pære, plommer, kirsebær og vindrue.

Hagejordbær er eit døme på at ein kan få fertilt avkom etter slik kryssing, og også det einaste på at det i nyare tid er utvikla ein kulturplante som er monaleg betre enn villplantane (figur 6). Hagejordbær attar frå ein nordamerikansk villart, *Fragaria virginiana*, og ein søramerikansk kulturtype av *F. chiloensis*. Den første vart innført til Europa og teken i kultur i 1620-åra, og i 1712 kom det fem plantar av *F. chiloensis*, som alle synte seg å vera ho-plantar. Dei vart difor sette i lag med *F. virginiana* som pollengjevar. Dei to artane har ei blanding av ho-plantar og hermafrodittar, der hermafrodittane har lita evne til fruktsetjing, slik at dei helst verkar som hann-plantar. I kryssingsavkommet etter dei to artane vart det drive utval for rein hermafrodittisme, og etter godt og vel 100 år fekk dei fram den typen av hagejordbær som vi nå kjenner, *F. ananassa* (Staudt 1961). Både utgangsformene og *F. ananassa* er oktoploidar ($8x=56$).

Artshybridar innanfor ei slekt vil jammast gi frø ved tilbakekryssing. Ved fleire tilbakekryssingar er overføring av gen frå ein art til ein annan mogleg. Dette vert kalla introgresjon. Det finst mange døme på at gen er overførte frå villart til kulturart på den måten. Mest studert er dette i mais. Dei reknar det no for å vera visst at mais har utvikla seg frå teosint (*Euchlaena mexicana*), ein grov grasart som veks vill i Mexico. Teosint og mais har identiske karyotyper, og dei kan kryssast med normal kromosomparing og normal fertilitet i hybridane. Funn av 80000 år gammalt pollen i Mexico City er identifisert som maispollen, men det er venteleg pollen av teosint. Dette saman med funn av 6000 - 7000 år gamle maiskolbar, mindre enn 2 cm lange, i Tehnacan (Mexico) har ført til at ein no helst meiner at teosint er den opphavslege maisen, og at dei skal ha same artsnamnet, *Zea mays* (figur 7) (Heiser 1973).

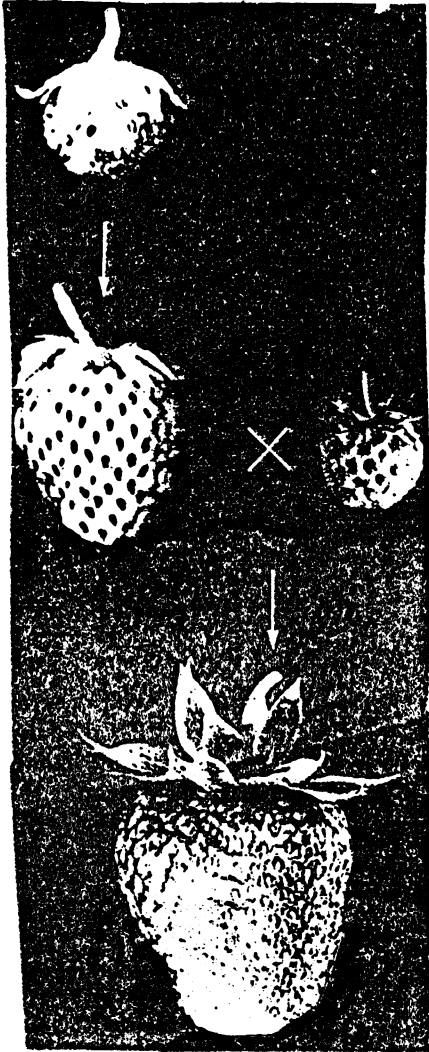


Fig. 6. Utvikling av hagejordbær.

Øvst: villform av *Fragaria chiloensis*.

I midten til venstre: kulturform av same art .

I midten til høgre: *F. virginiana*.

Nedst: *F. ananassa*.

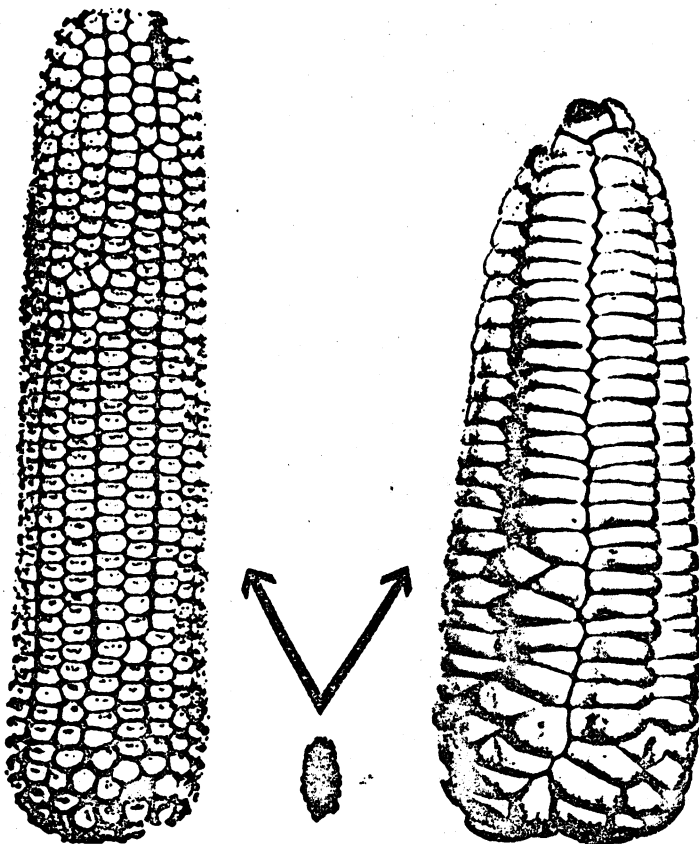


Fig. 7. Stilken av ein maiskolbe

frå eit 5 - 6000 år gammalt

arkeologisk funn i Mexico

samanlikna med maiskolbe

av to sortar av i dag.

Ein annan slektning, *Tripsacum* (gamagrass) har kromosom som ikkje parar seg med maiskromosoma, og han gir heller ikke fruktbart avkom etter kryssing med mais. Men dei har funne kromosomsegment i mais og *Tripsacum*, som ser ut til å vera homologe, og dei har òg funne identiske gen hos dei to artane. Det er såleis god grunn til å rekna med at introgresjon frå *Tripsacum* har spela ei rolle i evolusjonen hos mais (Galinat 1971).

Andre døme på introgresjon finn ein hos potet, kveite og solvendel. Dyrka potet ættar frå Andes-fjella i Peru og Bolivia. Det er eit område med over 90 knolldannande *Solanum*-artar (Ugent 1970). Der kveiten høyrer heime, veks det 22 vilde artar innan slektene *Triticum* og *Aegilops*. Spontane artskryssingar og tilbakekryssingar skal her vera vanlege (Zohary 1965). Solvendel (*Helianthus annuus*) er ein gamal kulturplante som har vore dyrka i nord-Amerika sidan lenge før Colombus. Som eit resultat av den kvite manns jordbruksrevolusjon på det nordamerikanske kontinentet, kom dyrka solvendel i samband med andre nærstående ^{vilde} artar. Kulturarten tok då opp i seg genetisk variasjon frå fleire av dei andre *Helianthus*-artane og fekk på den måten betre tilmåtingsevne. Resultatet vart ei kraftig utviding av dyrkingsområdet for solvendel (Zohary 1970).

d. Polyploidi

Polyploidar er eit sams namn for plantar som har minst tre genom (= eit kromosomsett med eitt kromosom av kvart par hos ein diploid, og ingen av dei er homologe). Det vert skilt mellom to typar av polyploidar. Hos ein autopolyploid er alle genom homologe (=strukturelt like) av di dei kjem frå same art. Hos ein allopolyploid (= amphidiploid) er alle genom ikkje homologe, og genoma kjem frå to eller fleire artar. Polyploidar er vanlege i planteriket, og det finst fleire av dei i grasfamilien enn i andre familiar. Muntzing (1953) har gjeve desse tala:

Grasfamilien	70%	polyploidar
Krossblomstfamilien	42%	"
Skolmvokstrane	23%	"

Endå om mange viktige kulturplantar er polyploide, kan ein ikkje seia at polyploidi har vore ein særskild mekanisme i utviklinga av nyttevokstrane.

Dei polyploide kulturvokstrane har såleis for det meste utvikla seg frå ville former med same kromosomtall, og dei var laga i naturen lenge før dei vart tekne i bruk. Dêtt gjeld likevel ikkje hexaploid kveite som ikkje finst vill. Men polyploidid skapar større tilmåtingsevne hos plantane, og difor finn ein at innom slekter med diploide og polyploide former, er det oftast polyploidane som har fått praktisk verdi. Døme på dêtt har ein hos kveite, havre og fleire dyrka fôrgras. Eit unntak er bygg der det er den diploide forma som vert dyrka, medan tetra- og hexaploide *Hordeum*-artar er utan dyrkingsverdi.

Det er ofte vanskeleg å avgjera om ein art er auto- eller allopolyploid. Dette gjeld særleg der ein ikkje kjenner opphavet. Dessutan kan strukturelle endringar i kromosoma hos ein opphaveleg autopolyploid gjera at homologien mellom genoma vert mindre etter kvart som tida går. Autopolyploidar har oftast meir eller mindre uregelbunden meiose som gjev t.d. lita frøsetjing og andre avvik. Difor vil utval favorisera typar med regelbunden meiose, og dêtt vil gjerne vera slike der strukturelle endringar har ført til at berre to og to kromosom er homologe. Dei har meiose som ein diploid og vert ved cytologiske og genetiske granskingar dømde som allopolyploidar.

I omtala som følgjer, ser ein bort frå polyploidar som er laga kunstig, t.d. ved handsaming av frø eller frøplantar med colchicin. Ein nemner òg at ved utviklinga av polyploide kulturvokstrar har dei same variasjonskjeldene som er omtala tidlegare, vore aktive (genmutasjonar, kryssing innom og mellom artar). Hagejordbær, som er nemnd tidlegare, er eitt døme på dêtt.

Den best kjende allopolyploide kulturarten er venteleg brødkveite, *Triticum aestivum* ssp. vulgare, som er hexaploid. Evolusjonen femnar om ei rad med naturlege artskryssingar og følgjande kromosomdobling i førhistorisk tid. Tidleg i vårt hundreår oppdaga botanikarar at det var tre grupper av kveiteartar, og ikkje lenge etter vart det påvist at dei tre gruppene hadde ymist kromosomtall, $2n = 14, 28$ og 42 kromosom. Ein kom seinare fram til at det var ein polyploid serie med grunntalet 7. Nedanfor er vist ei inndeling av kveite og nærståande gras (Sears 1956).

Slekt			Diploid (n=7)	Tetraploid (n=14)	Hexaploid (n=21)
Triticum	Villform	korn med inneragne på	T.boeticum T.aegilopoides (Genom A)	T.dicocoides (Genom AB) T. timopheevi	
	Kulturform	korn med inneragne på	T.monococcum (Genom A)	T.dicoccum (Genom AB)	T.aestivum ssp. spelta ssp. macha ssp. vavilovi (Genom ABD)
		nakne korn			T.durum T.turgidum T.polonicum T.turanicum T.carthlicum (Genom AB)
Aegilops	Villform	korn med inneragne på	Ae. speltoides (Genom B) Ae. squarrosa (Genom D)		

Artane med 14 kromosom er "vill einkorn" T.boeticum (T.aegilopoides) som framleis veks vill i Sørvest-Asia, og dyrka einkorn, T. monococcum som skil seg lite frå den villveksande arten, men har noko større korn og seigare aksstilk. Dyrka einkorn gjev lita avling, men det finst framleis litt dyrking av han i Sørvest-Asia og Sørøst-Europa (figur 8).

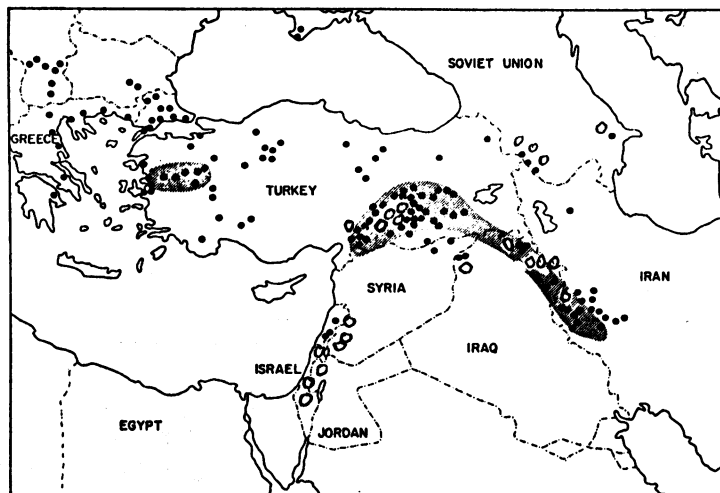


Fig. 8. Utbreiing av vill diploid kveite (fylte rundingar) og ville tetraploid kveite (opne rundingar) (Harland & Zohary 1966).

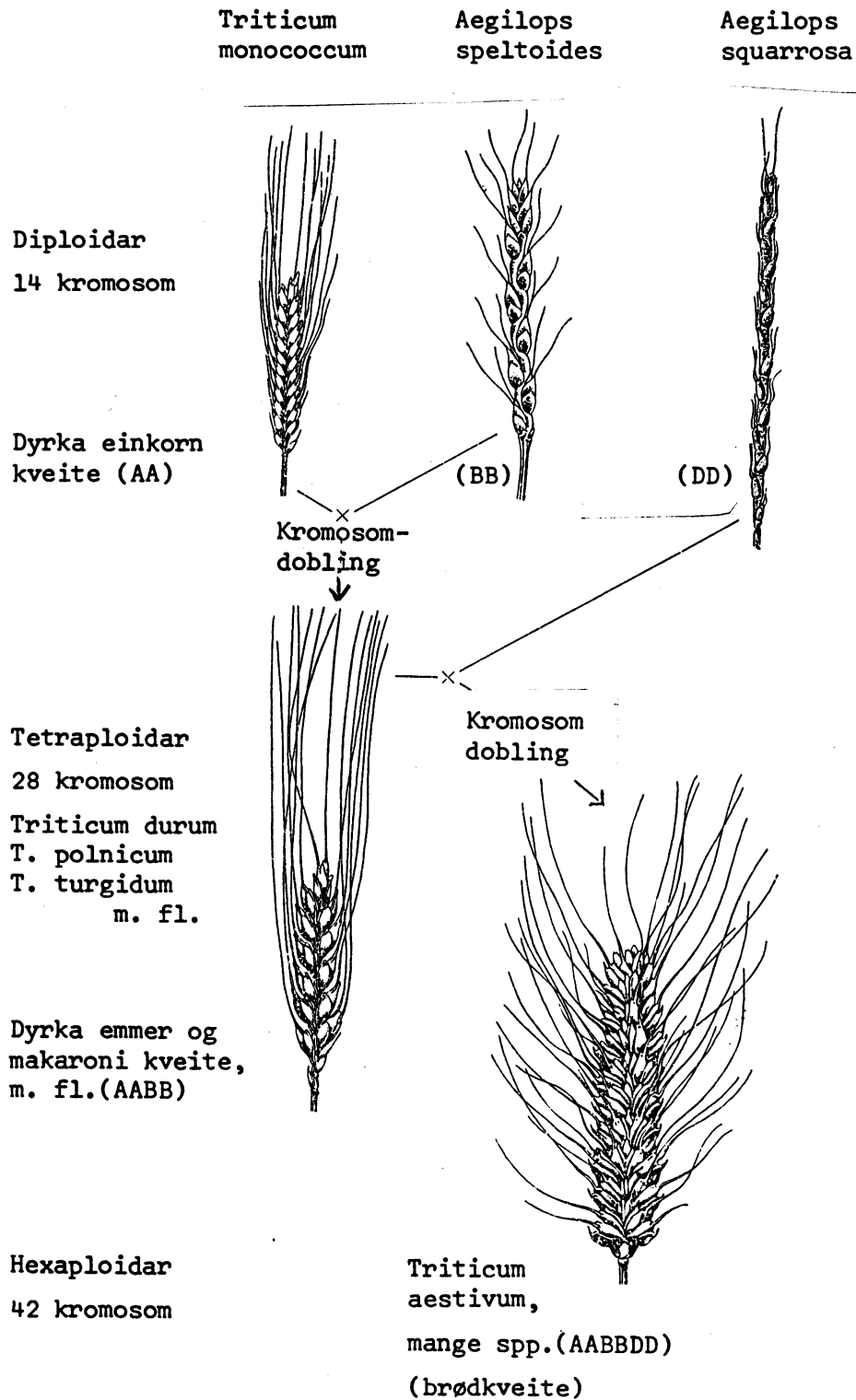
Det finst 8 tetraploide kveiteartar, og ein av desse er "vill emmer", *T. dicoccoides*, som veks vill i Sørvest-Asia. Dyrka emmer, *T. dicoccum*, vert brukt i Asia og Middelhavsområdet, tidlegare til brød og mørdeig, men no mest til fôr. Både den ville og den dyrka emmerkveiten har korn med fastsitjande inneragne. Dette er ein primitiv eigenskap, og føremålet er å verne kornet. Dei andre tetraploide artane har nakne korn etter tresking, og mellom desse er *T. durum*, makaronikveite, ein etter måten viktig art.

Nokre av dei hexaploide kveiteformene har korn med fastsitjande inneragner. Dette gjeld m.a. spelt som eingong var det viktigaste kronslaget i Europa. Brødkveiten, *T. aestivum* ssp. *vulgare*, har nakne korn, og han dominerer no totalt kveitedyrkinga i verda.

Diploid og tetraploid kveite høyrer til dei eldste kulturplantane, og dei har vore dyrka i om lag 10 000 år. Hexaploid kveite er derimot ikkje påvist i arkeologiske funn som er eldre enn kring 8 000 år.

Korleis utviklinga av tetraploid og hexaploid kveite har skjedd, er synt i figur 9 (Heiser 1973).

I polyploide seriar er den eldste arten den som har det lågaste kromosomtalet. Difor er einkorn, med genomet A, utgangspunktet for oppbygginga av alle dei andre kveiteartane. Alle dei andre kveiteslaga i tabell 10 har



Figur 9. Evolusjonen hos dyrka kveite(modifisert etter Heiser 1973)

også eit B genom som venteleg har kome fra kryssing med *Aegilops speltoides* (geitgras, bukkehorn), eit ugras i søraust Tyrkia. Dei hexaploide kveiteformer har også eit D genom. Dèt har dei truleg fått fra *Aegilops squarrosa*, eit ugras som finst frå Tyrkia til Pakistan (figur 10) og som har kome inn som ugras i åkrar med tetraploid kveite.

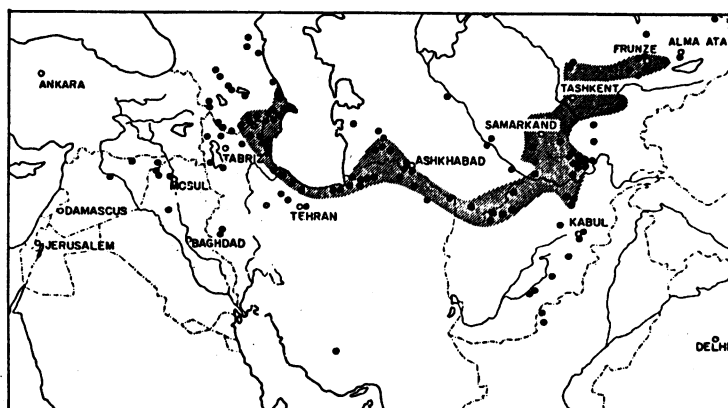


Fig. 10. Utbreiding av *Aegilops squarrosa*
(Zohary et.al. 1969).

Spontan kryssing mellom tetraploid kveite og *Aegilops squarrosa* er vanleg over alt der dei to artane kjem i kontakt med kvarandre. Ein må difor tru at hexaploid kveite har blitt til mange gonger. Når han likevel ikkje har kunna få noka utbreiing i naturen, må det koma av han har for låg seleksjonsverdi i naturmiljø til å kunne greia seg utanom kultur. Den hexaploide kveiten blir såleis eit reint kulturprodukt utan nokon tilsvarande villplante.

I figur 9 vil ein særleg peika på kromosomdoblingane som har gått føre seg spontant hos hybridane, og som var turvande for utviklinga av både tetraploid og hexaploid kveite. I tillegg må ein ta med at det har skjedd ein mutasjon som verkar inn på kromosomparinga i meiosen hos dei polyploide plantane, og som tryggjar høg fertilitet (Riley 1960). Det genet er lokalisert.

Hos havre er det på same måten som hos kveite, ein polyploid serie med $2n=14$, 28 og 42 kromosom. I alle tre gruppene kjenner ein ville og dyrka artar, og også artar med laus inneragn på kornet (naken havre). Nedanfor er vist eit utval av artar av vill og dyrka havre i dei tre kromosomtalgruppene:

	2n = 14	2n = 28	2n = 42
Vill havre	A. pilosa A. clauda	A. barbata	A. fatua A. sterilis
Dyrka havre	A. strigosa A. brevis	A. abyssinica	A. sativa A. byzantina A. nuda

I likskap med kveitefår artane i den diploide gruppa genomet AA, i den tetraploide AABB, og i den hexaploide AABBDD. Men til skilnad frå kveite kjenner ein hos havre ikkje til kor genoma A,B og D kjem frå, og difor kan ein heller ikkje seia korleis den polyploide serien er bygd opp. Ymse granskingar tyder på at den hexaploide villarten *Avena sterilis* har gjeve opphav til *A. byzantina* og *A. fatua*, og frå den siste av desse (floghavre) skal vanleg havre (*A. sativa*) ha utvikla seg (Coffman & McKey 1959). Midt-Austen er rekna som opphavsområdet til hexaploid havre, og der veks *A. sterilis* og *A. fatua* side om side.

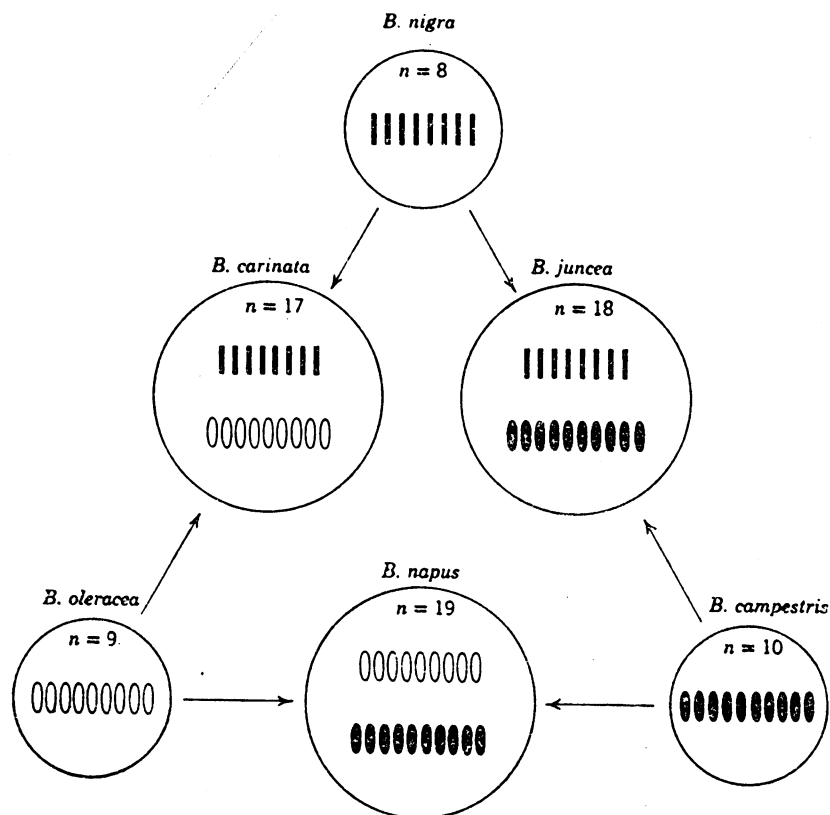
Eit anna døme på allopolyploide kulturvokstrar har ein i Brassica-slekta (krossblomstra). Morinaga (1928, 1934) studerte ymse Brassicaformer cytogenetisk, og han sette fram hypotesen om at Brassica juncea (sarepta-sennep), *B. napus* (raps, kålrot) og *B. carinata* (abyssinsk sennep) var framkomne ved kryssing mellom artar med lågare kromosomtall, og følgjande kromosomdobling. Tilhøvet er vist i tabellen nedanfor.

Gruppe	Kromosom- tal (n)	Genomkon- stitusjon	Art		
I	10	a	<i>B. campestris</i>	Primærart	I
II	8	b	<i>B. nigra</i>	"	II
III	9	c	<i>B. oleracea</i>	"	III
IV	18	a+b	<i>B. juncea</i>	Amphidiploid	I+II
V	19	a+c	<i>B. napus</i>	"	I+III
VI	17	b+c	<i>B. carinata</i>	"	II+III

Dei tre primærartane, *Brassica campestris* (åkerkål, rybs, nepe), *B. nigra* (svartsennep) og *B. oleracea* (kål) har alle si eiga utviklingssoge. Røbbelen (19) som har studert deira kromosomstruktur i pachytenstadiet og paringstilhøva hos haploidar og artshybridane, meiner at dei tre artane er utvikla frå ein art med kromosomtalet $n=6$. Dersom dei seks kromosoma vert nemnde med A til F, skal primærartane vera bygde opp slik (Olsson 1964):

<i>Brassica nigra</i>	A	B	C	DD	E	FF	8
<i>Brassica oleracea</i>	A	BB	CC	D	EE	F	9
<i>Brassica campestris</i>	AA	B	C	DD	E	FFF	10

Provet for at hypotesen til Morinaga (l.c.) var rett, fekk ein alt i 1935 då japanaren U publiserte resultat av syntetisk framstilling av allopolyploidane (figur 11). Seinare er det same gjort fleire gonger, m.a. som ein lekk i foredlingsarbeid med kålrot og raps (Frandsen 1943, 1947, Olsson 1947, 1954, 1960a, 1960 b, 1964).



Figur 11. Skjematisk framstilling av korleis dei tre allopolyploidane, *B. carinata*, *B. juncea* og *B. napus*, har kome fram.

Villforma av *Brassica campestris* spp. *sylvestris* veks som ugras i Europa, Asia og Nord-Afrika, og frå ho er det utvikla ymse kulturformer, m.a. *B. campestris* spp. *oleifera* (oljerybs) og spp. *rapifera* (nepe).

Dyrka kål, *B. oleracea*, reknar ein ættar frå vill kål, spp. *sylvestris*, som finst på vestkysten av England og i strandområde i Frankrike og kring Middelhavet. Av dyrka kål er det særst mange typar, t.d. kvitkål, raudkål, savoykål, blomkål, brokkoli, rosenkål, knutekål, grønnskål, kinakål, formargkål, og ymse andre førkål. Alle desse er utvikla frå den ville kålen ved introgresjon med ei rad nærståande ville varietetar og utval av menneske.

Svartsennep, *B. nigra*, veks vill særleg i Sentral- og Sør-Europa. Han har vore dyrka langt tilbake for utvinning av olje frå frøa.

Av dei polyploide *Brassica*-artane finst ville former av *B. napus* og *B. juncea*, men ikkje av *B. carinata*. Alle vart tekne i bruk for utvinning av olje frå frøa. Rotvokstrane av *B. napus* er utvikla seinare. Av andre allopolyploide kulturartar nemmer ein:

	Allopolyploid art	2n	Opphav	2n
Virginia tobakk	<i>Nicotiana tabacum</i>	48	<i>N. sylvestris</i> <i>N. tomentosa</i>	24 24
Bonde-tobakk	<i>Nicotiana rustica</i>	48	<i>N. undulata</i> <i>N. paniculata</i>	24 24
Hage-plomme	<i>Prunus domestica</i>	48	<i>P. spinosa</i> <i>P. cerasifera</i>	32 16
Amerikansk bomull	<i>Gossypium hirsutum</i>	52	<i>G. thurberi</i> <i>G. arboreum</i>	26 26

Allopolyploide artar finn ein også hos kulturbanan (*Musa acuminata* x *M. balbisiana*), kvitkløver (*Trifolium repens*), jordnøtt (*Arachis hypogea*), sukkerroer (autoallopolyploid), lupin (*Lupinus luteus*, 2n=52, *L. angustifolius*, 2n=40, *L. albus*, 2n=50), jordskokk (*Helianthus tuberosus*, 2n=102), purre (*Allium porrum*, 2n=32), m.fl. Hos mange viktige kulturartar er det tvil om dei er allo- eller autopolyploide. Potet (*Solanum tuberosum*, 2n=48) har kromosomparing som ein autopolyploid

og tetrasomisk nedarving. Ho er likevel framkomen ved kryssing mellom artar, men dei står kvarandre nær i kromosomstruktur.

Timotei (*Phleum pratense*, $2n=42$) er sett opp som ein allopolyploid av Zeven & Shukovsky (1975), og opphavsformene skal vera ein tetraploid alpetimotei, *P. alpinum*, med $2n=28$, og den diploide *P. nodosum* (beite-timotei, $2n=14$). Men ymse cytogenetiske granskingar tyder på at vanleg timotei er ein autohexaploid som er framkomen ved tredobling av kromosomtalet hos den diploide *P. nodosum* eller ein nærstående art (Nordenskiöld 1945, 1960). Resultat av seinare cytologiske granskingar står opp under det siste synet (Opsahl 1964, Simonsen 1973).

Hundegras (*Dactylis glomerata*, $2n=28$) er truleg òg ei overgangsform. Det er etter alt å døma framkome ved kryssing mellom to diploide artar (*D. aschersoniana*, $2n=14$ og *D. smithii* ($2n=14$)) (Stebbins 1956). Dei to diploidane har venteleg same opphav, og dei er så like i kromosomstruktur at det tetraploide hundegraset har kromosomparing og spalting mykje som ein autopolyploid.

D. Særmerkte skilnader mellom villartar og kulturartar i ymse eigenskapar.

Hos ville artar vil det naturlege utvalet fremja eigenskapar som tilmåtar plantane til dei veksetilhøva der dei høyrer heime, og som gjer dei tevføre i lag med andre artar i plantesamfunnet. Overgangen til kulturart fører med seg endringar i fleire eigenskapar, av di den naturlege seleksjone kjem i bakgrunnen. Medvete eller umedvete vert det dessutan gjort utval for karakterar som høver for menneskå.

Endå om kulturplantane er mykje omskapa gjennom ei lang dyrkingssoge, kan de som regel reknast til same art som det villveksande opphavet.

Kulturplantane og villformene deira er såleis fullt kryssingsføre og gjøv fruktbart avkom. Likevel er dei morfologiske skilnadene så klare at plantesystematikanerane oftast har sett egne artsnamn på kulturformene. Det finst også døme på at ymse kulturformer av same art har fått sine egne artsnamn.

Dei typiske kultureigenskapane som skil dei dyrka plantane frå villplantane, er ofte særdrag som går att frå art til art. Det har såleis vore ein parallell evolusjon i kulturartane. Årsaka til dette er sjølvstekt at hos artar som vert dyrka for det same føremålet, er det dei same verdieigenskapane som vert framdregne. Grunnlaget er parallell genetisk variasjon som Vavilov (1922) viste døme på hos mange artar. Han meinte at dét var så vanleg at når ein type var funnen i ein art, så kunne ein vera viss på å finna ein liknande type også i andre nærstående artar. Ettersøking etter visse aksformer i rug, av di det var funne slike typar i kveite, ga positivt resultat. Like eins då det i USA var funne ein høglysinmutant i mais, leita svenske forskarar seg fram til den same mutanten i bygg etter å ha analysert tusen sortar (Hagberg & Carlsson 1969).

Med ein slik tendens til parallell genetisk variasjon er det ikkje så rart at det er mykje likskap mellom dei kulturtypane som er blitt utvikla i dei ymse artane. Ein skal nedanfor gi eit oversyn over nokre av dei eigenskapane som særleg karakteriserer kulturplantane.

1. Frøspreiing.

Det er nemnt tidlegare at i villveksande bygg og kveite vert frøspreiinga fremja ved at aksstilkane brotnar ved mogning. Dette finn ein t.d. hos *Hordeum spontaneum*, ein torads villart som mange meiner er opphavet til dyrka bygg. Kulturbygg og andre dyrka kornartar har seige aksstilkar som ikkje brotnar, og dét er ein særmerkt kulturkarakter som er framkomen ved umedvete utval tidleg i utviklinga av dyrka bygg. Somme kulturartar av korn syner framleis tendens til at aksstilkane brotnar, til dømes einkornkveite (*Triticum monococcum*). Også mellom foredla kornsortar er det stor skilnad i evne til å halda frukta fast i akset. Ved skurtresking er det viktig at kornet ikkje drys, og difor er denne karakteren viktig i foredlingsarbeidet.

Skolmvokstrane har tilsvarande eigenskapar. Hos mange ville artar opnar skolmane seg ved mogning, og frøa vert kasta ut. Dyrka erter og bønner har derimot skolmar som ikkje opnar seg. Men nokre kulturartar har framleis mykje av villforma i seg, og for dei er det eit viktig foredlingsmål å laga sortar med skolmar som held på frøa. Døme på dette har ein hos gul lupin (*Lupinus luteus*) og kvit lupin (*L. albus*), der foredlingsarbeidet har gjeve positive resultat for den eigenskapen.

Utvikling av kulturformer med fastsittjande frukt eller frø er eit særdrag hos alle frøgrøder. Mest utvikla er denne karakteren i mais. Mais har ikkje berre kolbar med frø som sit fast, men óg kolbar som er innhylla i ei utvida bladslire, slik at både frødryss og fugleskadar er fullstendig umogleg.

2. Gigasvekst.

Dette ordet tyder helst det same som kjempevekst. Hos kulturplantane er det ofte ein auke i storleik av heile planten eller av visse planteorgan, jamford med villforma. Det kan gi seg utslag i utvida bladareal, tjukkare blad, grovare stengel, større røter, frukter og frø. Det er særleg dei nyttbare organa som er blitt større. Eit ekstremt døme er kulturformer av raud pepar som har fire gonger så store blad, men 500 gonger så store frukter som villformene (Schwanitz 1966). Eit anna døme er mais. Eit einaste frø av nokre av dei vanleg dyrka sortane inneheld meir mat enn heile kolben på den 5-6000 år gamle maisen som arkeologar har grave fram restar av i Mexico (Mangelsdorf et al. 1964). Moderne hexaploid kveite kjem opp i 20 gonger så store frø som nokre av dei diploide utgangsformene (Evans & Dunstone 1970). Likevel produserer villformene like mykje organisk materiale som den moderne kulturkveiten. Det som er skipla, er ikkje den primære produksjonsevna, men evna til å overføra dei produserte organiske emna til akset, og til oppbygging av store frø.

Kål er eit interessant døme på gigasvekst. Her har det innanfor ein og same art utvikla seg ei lang rad med kulturrasar ved oppsvulming av ymse organ. Hodekål, rosenkål, blomkål, brokkoli, knutekål, formargkål og grønnkål er såleis alle rasar av same art, *Brassica oleracea*.

Typiske døme på slik vekst finn ein óg hos dyrka betar (*Beta vulgaris*). Frå den primitive strandbeta er det kome fram varietetar med sær store røter, sukkerbetar og fórbetar. Innan dei krossblomstra vokstrane der ein alt har nemnt kål, er nepe og rybs utvikla frå den villveksande åkerkålen, den første med store røter og den andre med mykje oljerikt frø.

Allard (1964) nemner som døme frå skolmvokstrane at frø av limabønne (*Phaseolus lunatus*) som er funne i nær 3000 år gamle graver i Peru, er 10-100 gonger større enn frø av nære slektningar til limabønne som veks ville i

Sør-Amerika. Dei frøa som vart funne i gravene, liknar mykje på frø av sortar som er dyrka idag.

Det har synt seg at det er auke i celletalet meir enn auke i cellestorleik som er årsak til gigasvekst. Nedenfor er attgjevne nokre tal frå ei gransking av Schwanitz & Person (1955).

	Relative tal, villforma lik 1	
	Bladareal	Cellestorleik
<i>Triticum dicoccoides</i>	1	1
<i>Triticum dicoccum</i>	1,9	1,13
<i>Avena fatua</i>	1	1
<i>Avena sativa</i>	1,8	1,0
<i>Beta maritima</i>	1	1
<i>Beta vulgaris</i>	4,1	0,9
<i>Daucus carrota</i> (villform)	1	1
<i>Daucus carrota</i> (kulturform)	3,9	1,56

Ser ein bort frå polyploidi, er det klart at auke i cellestorleik har spela lita eller inga rolle i utviklinga av gigaskaraternane.

3. Groing og mogning.

I naturen ville det øydeleggja arten om alt frø skulle gro ved første høvet. Ville artar har difor mekaniske og fysiologiske rådgjerder som tryggjar frøkvile ei viss tid etter mogning. Ofte er det stor variasjon i dén eigenskapen, slik at noko frø gror snøgt etter mogning, medan noko vert liggjande ugrodd i stuttare eller lengre tid. Hos mange ville skolmvokstrar har frøet hardt skal som hindrar vassopptak, og frøet kan liggja i jorda i lang tid utan å gro. Jamm groing og mogning er særmerkt for kulturplantar, av di desse eigenskapane er batelege for menneska. Likevel finst det ofte frø med hardt skal hos dyrka artar som kløver, luserne, lupin og ert. Ert med slikt

skal er vanskeleg å koka. Hos lupin har ein i foredlingsarbeidet gjort utval for mjukt skal og laga sortar som gror snøgt.

Ved innhaugsting av dyrka frøgrøder vil ein helst få med seg frø av dei plantane som gror snøgt og som mognast til rett tid. Frøkvile er difor ein eigenskap som i stor mon er borte hos dyrka sortar. Men der ein brukar skurtreskar og helst vil ha kornet nær daudmogning ved hausting, er snøgg groing etter mogning ikkje bateleg, av di dårleg bergingsvær kan gi groing i akset. Det er difor heldig at det hos kornartane framleis er etter måten stor variasjon i denne eigenskapen, slik at foredlarane kan gjera utval for grotrege sortar.

4. Kjemisk innhald.

Villformene av mange kulturartar inneheld gift eller bitre emne som eit naturleg vern mot beitedyr og fugl. Bruk av slike plantar til mat har sjølvstekt ført til utval for giftfrie typar. Den villveksande beten (*Beta maritima*) har t.d. røter som inneheld saponin og betain som gir ein vond smak. Dèt spela inga rolle så lenge bete vart nytta berre som salatplante. Men då dei tok til å bruka røtene til mat og fôr, vart det utval for smakelege røter. Raudbetar og fôrbetar er no mest heilt frie for saponin og betain. Sukkerbete som helst er selektert for sukkeravling, har enno mykje av desse emne i røtene sine.

Eit forvitneleg døme på korleis det meir eller mindre medvetne utvalet har verka, finn ein hos tobakk. Villplanten, *Nicotiana sylvestris*, produserer nikotin i røtene. Frå røtene vert nikotinet transportert til blada og der omlaga til heilt uskadelege emne. Ved dyrking av tobakk har dei valt ut plantar som vantar evna til omlaging av nikotin. To recessive gen syter for at kulturformene hopar opp nikotin i blada (Schwanitz 1967).

Mange gras og skolmvokstrar inneheld giftige alkaloid, t.d. strandrøyr, sudangras, lupin, kvitkløver m.fl. Dette gjeld ikkje berre villveksande former, men òg slike som vert dyrka. Desse artane er etter måteⁿ nye kulturvokstrar, og det har venteleg vore for veikt og stuttvarig utval til at alkaloidfrie typar har kome fram. Hos lupin fann ein tysk forskar nokre få recessive mutantar av søtlupin, dvs. former med berre lite innhald av

lupinin og lupinidin. Desse mutantane er grunnlaget for nye dyrka sorter av lupin.

Av andre døme på skilnader i innhald av giftige emne mellom ville og dyrka former, nemmer ein cassava (manioc) og yams. Hos bitre sortar av manioc finst det så mykje av glykosidet linamarin under skalet på knollen at det kan drepa menneske og dyr. Det same gjeld for glykosidet dioscorin hos yams-knollen. Hos begge desse artane finst det såkalla søte sortar som vert dyrka, og der knollane er meir eller mindre frie for glykosidet.

Særmerkt for kulturplantane er elles eit stort innhald av høgverdige emne som stive i potet, cassava og yams, sukker hos sukkerbete og sukkerrøyr, protein i skolmvokstrar og brødkorn, vitamin i frukt og grønsaker, etc.

5. Blomsterbiologiske tilhøve.

I nokre artar her domestiseringsprosessen ført til endringar i blomsterbiologiske tilhøve. Ein opphaveleg særkjønna art som vindrue har t.d. utvikla hermafrodite kulturformer. Noko tilsvarande har ein òg hos hagejordbær og slangeagurk. Elles er det særleg hos prydplantane at det har utvikla seg kulturtypar med avvikande blomsterkarakterar. Erteblomstrar har dei dyrka i England sidan 1699. I 1718 fann dei der ein kvit mutant, i 1731 ein raud, o.s.b. Desse fargemutantane vart tekne vare på slik at det etter kvart er blitt sortar med den fargevariasjonen som vi no kjenner. Villtypen, som kom frå Sicilia, hadde berre fiolette blomstrar. I tillegg til ein aukande fargevariasjon, har det også i mange prydplantar kome fram ein kraftig auke i tal kronblad. Hos *Dahlia variabilis* har til dømes ekstreme kulturformer opp i 160 - 170 kronblad medan villforma har 8. Ved kryssing mellom slike typar kjem det fram ei kontinuerleg rekkje av alle mellomformene (Crane & Lawrence 1947).

E. Sekundære kulturplantar.

Villformene kan mange gonger ha så primitive verdieigenskapar at ein kan grunna på kvifor dei i det heile tatt vart tekne i kultur. Det kan til dømes verka gåtefullt kvifor indianarane tok graskar i bruk når vill-

plantane har små og uspiselege frukter. Forklaringa er truleg at slike artar opphaveleg vart domestiserte for andre føremål enn bruksmåten no. Dei kan ha vore nytta som medisinplantar, til ymse slag reidskap og andre ting som vi ikkje kjenner til. Når dei så vart planta i hagane for å stå til rådvelde for slik bruk, er det etter kvart utspalta matnyttige avvikarar som har vorte utgangspunkt for utvikling av dei kulturtypane ein har no.

Nokre av kulturplantane starta som ugras. Rugen kom inn i kveiteåkrane i Sørvest-Asia. Det utvikla seg ein spesialisert ugrasrase av rug, med kulturplanteegenskapar som snøgg spiring, jamm mogning, fastsitjande frø og auka frøstorleik. På den måten kom rugkornet med ved innhaustinga og i utsæden, slik at det var uråd for dyrkarane å bli kvitt eit slikt ugras. Då kveitedyrkinga spreidde seg nordover i Europa, vart klimavilkåra etter kvart mindre gode for kveiten, og rugen tok heilt over. Havre er truleg framkomen som ugras i bygg. Også erter, linser og vikkebonner har etter alt å døma byrja som ugras i kornåkrane, medan rybs truleg har opphavet sitt som ugras i lin.

Kva veksevilkåra har å seia for tilhøvet mellom kveite og rug i avlinga, går fram av figur 12(Darlington 1973).

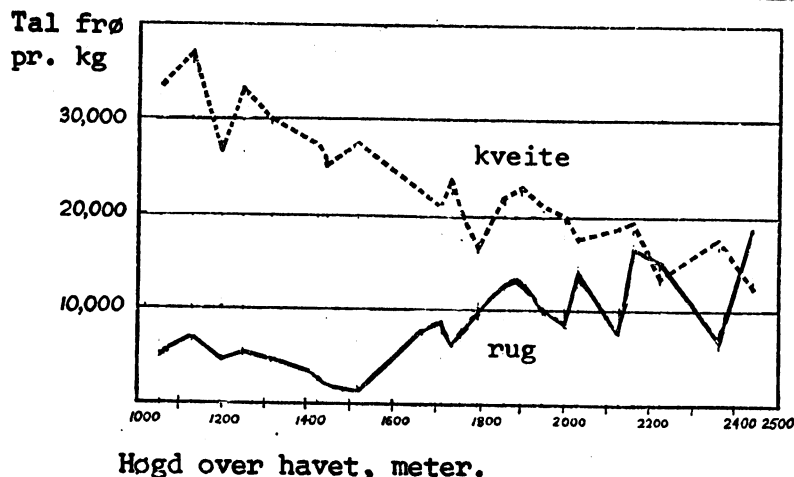


Fig. 12. Proporsjonar av rug og kveite i eit kg korn hausta i ulike høgder i sørlege delar av asiatick Sovjetsamveldet.

F. Opphavsområde til kulturplantane

Endå Darwin var klar over at kulturvokstrane måtte ha opphavet sitt i nokre få område, og at dei såleis ikkje var komme fram tilfeldig og spreidd på kontinenta. Men det var Vavilov (1928, 1932, 1949/50) som analyserte dei aktuelle områda nøyare, og som ga dei namnet gensentra. Han fann på slike stader eit uvanleg mangfelde av former av kulturplantar, og for kvar art var det særst stort genetisk variasjon. Etter kvart som ein kom lenger bort frå midten av gensentret, minka variasjonen. Vavilov viste òg at dei fleste gensentra var å finna i etter måten høgtliggjande fjell-landskap i subtropiske og tropiske område. Teorien hans gjekk ut på at det var berre 8 slike senter (figur 13).

1. Fjellområde i Kina, Nepal.
- 2a. India.
- 2b. Indo-Malaya.
3. Sentral-Asia.
4. Sørvest-Asia.
5. Middelhavsområdet.
6. Etiopia.
7. Mexico.
- 8a. Peru - Bolivia - Ecuador.
- 8b. Chile.
- 8c. Brasil, Paraguay.



Fig.13. Vavilovs gensenter.

Det vert seinare sett opp kva artar som høyrer heime i kvart senter. Det går der fram at fleire kulturvokstrar finst på meir enn ein stad. Dét kan tyda på at sume kulturartar har kome fram uavhengig på fleire stader. Men det kan og skuldast ei innvandring frå eit primært senter, der arten er utvikla frå villform, til eit sekundært. Slik utvikling av sekundære senter kjenner ein til fra noko nyare tid. Harlan (1951) har t.d. synt at ymse kulturplantar som vart innførde frå Amerika i det 17. hundreåret, har kome fram med eit mangfelde av former i Sørvest-Asia på etter måten stutt tid. Eit døme på dét er graskar (*Curcubita pepo*). Også av mais og hagebønne (*Phaseolus vulgaris*) er det sær mange variantar i Midt-Austen, medan tomat, paprika, tobakk og solvendel, som vart innførde seinare, syner mindre variasjon i dét området.

Variasjonen innan eit primært gensenter var mykje prega av villtypekarakterar som var genetisk dominante i høve til dei recessive kulturtypekarakterane. Såleis kunne ein prova at Midt-Austen var det primære gensentret for bygg og kveite, og at dei same artane hadde eit sekundært senter i Etiopia.

Gensentra fell geografisk mykje saman med områda for dei eldste jordbrukskulturane, og dét gjeld både den gamle og den nye verda. Jordbruket vart drive på eit primitivt vis utan nemmande medvete utval, men med ei viss avgrensing av det naturlege utvalet. Til saman førte dét til ei opphoping av alleler for ymse eigenskapar i plantetilfanget. I tillegg kjem at det eldste jordbruket tok til på heller avstengde lokalitetar, og det vart difor berre lita byting av allelar mellom slike stader. Innanfor eit gensenter vart det difor utvikla kulturformer i ymis lei, avhengig av veksevilkåra.

Det er nemnt ovanfor at det var lite av medvete utval i det eldste jordbruket. Det same finn ein under primitive tilhøve i vår tid óg. Harlan (1951) registrerte såleis i ein kveiteåker i tyrkisk Thrasia ei rad med kveiteartar som *T. aestivum*, *T. monococcum*, *T. spelta*, *T. turgidum* og andre. I utkanten av åkeren voks dessutan vill kveite, vill rug og *Aegilops*-artar. Utanom denne mekaniske blandinga var det hos dei fleste artane ein uvanleg stor variasjon i former, og det vart synt at det på slike stader framleis skjer ein naturleg evolusjon ved kryssing innan og mellom artar.

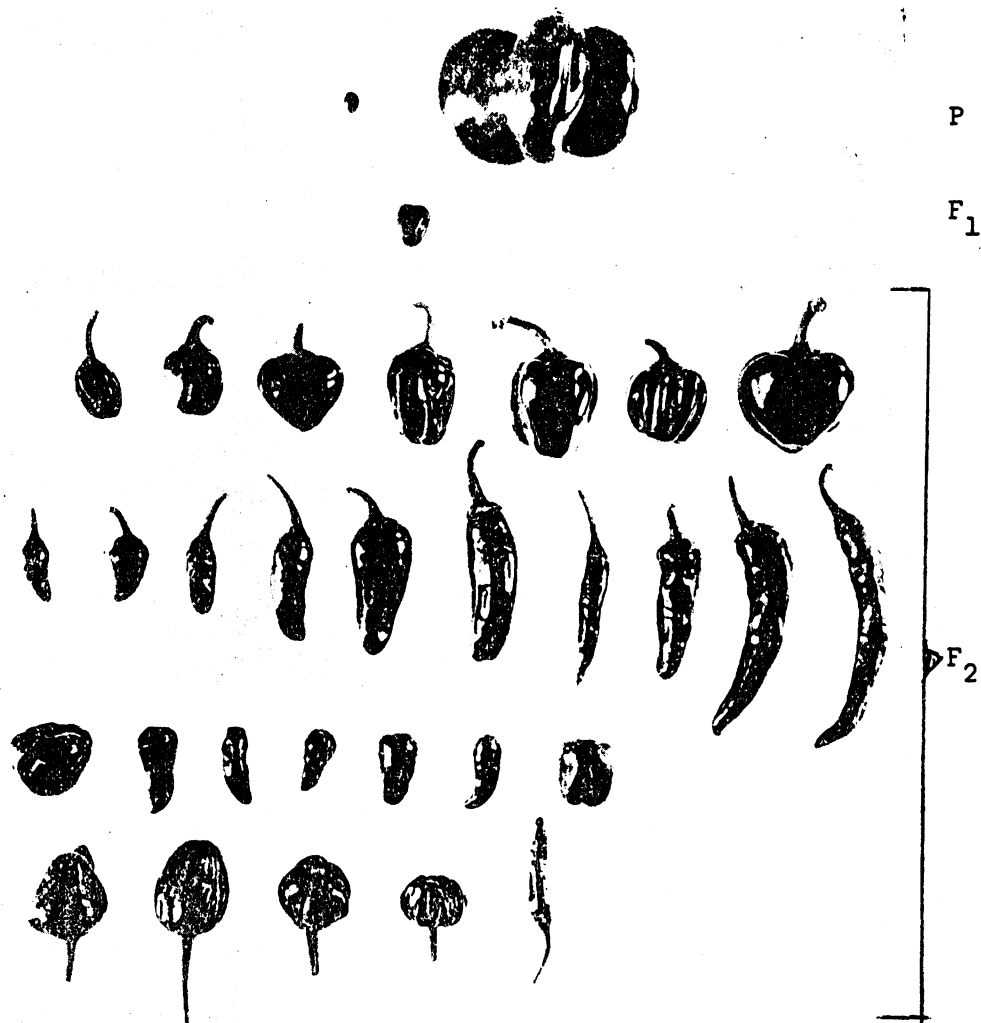
I gensentra finst både villformer og kulturformer av nytteplantane, og i mange høve skjer det spontan kryssing mellom dei. Kva det kan føra til, går fram av figur 14. Figuren syner resultatet av ei kryssing mellom ein vill paprika frå gensentret i Mellom-Amerika og ei kulturform fra Israel. I F_2 vert det ei utspalting som på ein måte speglar av mykje av utviklings-soga frå villform til kulturform. Såleis finn ein i F_2 -avkommet mest alle dei fruktformene som er kjende i gensentret.

Det har kome mange innvendingar mot gensenterteorien. Såleis meiner t.d. Harlan (1975) at gensenterteorien held for dei artane som har sitt opphav i Sørvest-Asia, Nord-Kina og Mexico. Derimot avviser han gensentertanken for dei artane som kjem frå dei tropiske områda i det sørlege Asia, i Afrika sør for Sahara og i Sør-Amerika. Brücher (1969) er meir radikal og går inn for ei total avvising av gensenterteorien.

G. Fórgras

Gras har vore utnytta av beitande dyr mykje lenger tilbake i soga enn det har vore menneske på jorda. Alt for 20 millionar år sidan hjalp såleis dyr til med frøspreiinga hos sume grasartar, og grasplanten hadde fått den strukturen og veksemåten som gjer han tenleg til beiting. Dei viktigaste draga er her rotsystemet, stengelutlauparar, utvikling av sideskot, og vekst av blad frå særst stutte stenglar med veksepunkt som er verna mot trakk og avbiting, før stengelen strekkjer seg i blomstringsfasen. I den lange tidbolken som følgde, var det ei utvikling av dyr og gras ved gjensidig påverknad.

Menneska kom såleis til jorda lenge etter at den grunnleggjande evolusjonen hos grasa var unnagjort. Og etter at dei kom, har dei hjelpt til med å auka utbreiinga av grasartane på ymse vis. Endå nomade- og jaktfolka har t.d. ved uhell sett eld på skog og buskvegetasjon. Grasa er meir motstandsføre mot brann enn tre og buskar, og dei har større regenerasjonsevne. Etter kvart som dei eldste jordbrukskulturane voks fram for 8000 - 15000 år sidan med domestisering av dyr og korn, har dét òg fremja auken i grasareal. Eld vart nytta til rydding av land, skogen vart brend, og det som ikkje vart nytta til korn,



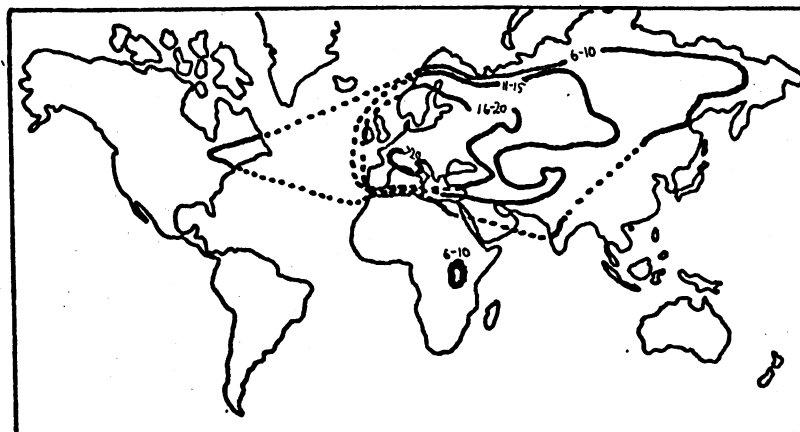
Figur 14. Variasjon i F_2 etter kryssing mellom villform frå Mellom-Amerika (øvt til venstre) og kulturform frå Israel (øvt til høgre). I andre rekkje under foreldra er frukt av F_1 plante, og i dei fire nedste rekkjene er frukter av F_2 plantar. Frukter som fell av ved mogning, har ikkje fruktstilk (nest nedste rekkje). Oppståande frukter med stilk (nedste rekkje) er ein rekombinasjon i genoma hos foreldra (Schwanitz 1967).

låg til beite. Og om ikkje jordbrukaren oppdaga det, så fann nok dyra ut at etter brenning voks graset betre enn elles.

Det er naturleg at grasartar som var tilmåta beiting, var dei første som vart tekne i bruk meir medvete. Hartley & Williams(1956) nemner at av dei om lag 10 000 kjende grasartane i verda, er berre ca. 40 nytta i nokon større mon i vår tid ved tilsåing av beiter. Desse dyrka grasartane har opphav i den naturlege vegetasjonen på berre få område i verda:

a. Europa og Nord-Asia	24 av 40 artar
b. Aust-Afrika	8 " " "
c. Subtropisk Sør-Amerika	4 " " "

Andre delar av verda har ikkje gjeve noko større tilskot, og områda ovanfor kan difor seiast å vera gensentra for kulturgrasa. Dei dyrka grasa i områda ved Middelhavet syner nært slekskap med artane i den meir nordlege hovudregionen. Figur 15 syner kor dei viktige dyrka artane høyrer heime.



Figur 15. Opphavsområda til dyrka gras. Tal artar er sett på grenselinene.

Høyproduksjon frå naturleg grasmark vart praktisert av romerane for om lag 2500 år sidan. Tilsåing med grasfrø for produksjon av eng og beite vart venteleg ikkje gjort før i det 16. hundreåret av bønder i Europa. Vanleg raigras (*Lolium perenne*) var truleg den første grasarten som vart nytta på denne måten i England.

Ein kjenner lite til opphavet til engskolmvokstrane. Luserne vart teken til Europa frå Iran av romerane. Dei dyrka òg kløver og betar, dei siste berre som bladgrønsak. Rotvokstrane av betar og kålrot vart tekne i bruk i det 16. hundreåret, og sukkerbete med høgt sukkerinnhald kom i det 18. hundreåret.

H. Oversyn over opphavstad til viktige artar.

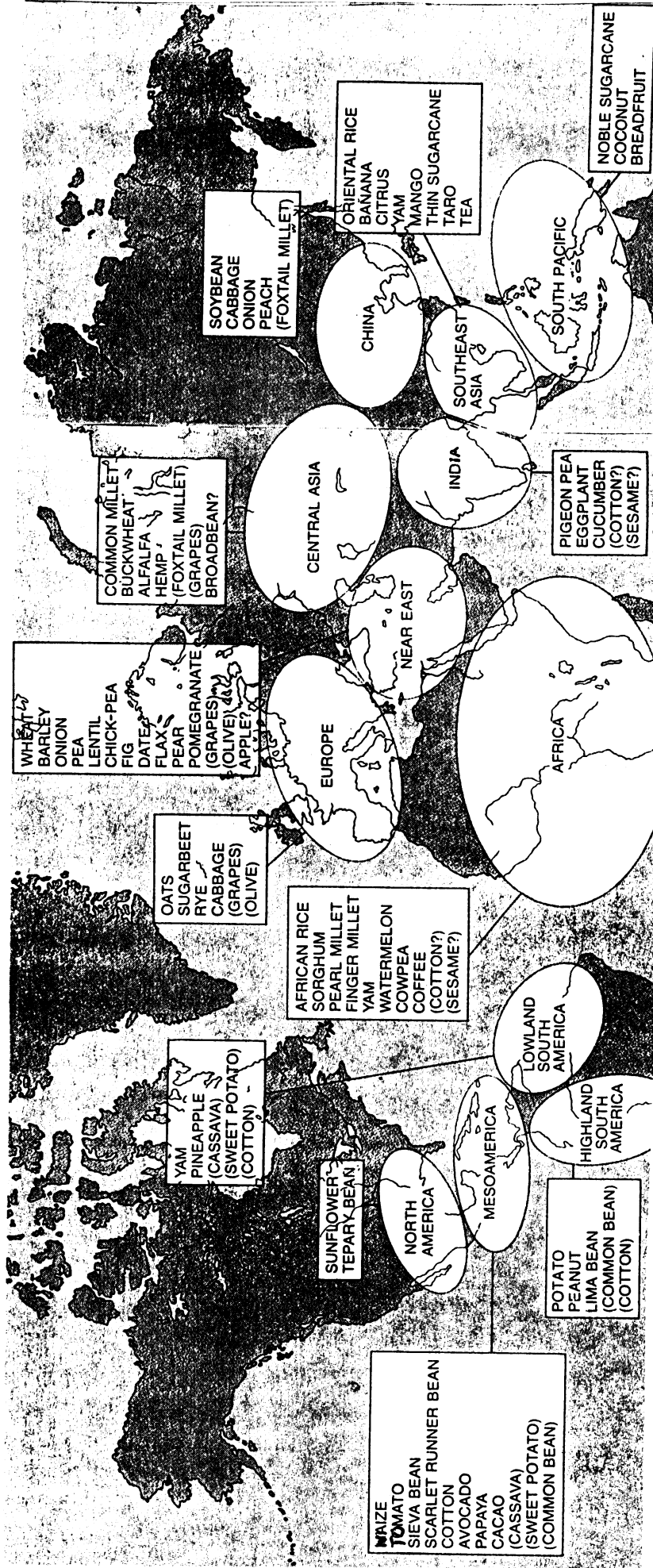
I tabellen på neste side er dei viktigaste kulturvokstrane grupperte etter opphavsstad. Lista byggjer på Vavilovs gensenterteori med revisjonar av Darlington (1973). Det er mogleg at det burde vore gjort fleire revisjonar. Bønner (Phaseolus vulgaris) som er heimførde til Mexico, skal etter Brücher (1968) vera heimehøyrande i Sør-Amerika. Havre og rug kjem i røynda frå Sørvest-Asia, men der gjorde dei seg berre gjeldande som ugras i kveite. Etter kvart som kveitedyrkinga spreidde seg nord gjennom Europa, kom rug og havre somme stader til å ta over som kulturplantar fordi dei tålte klimaet betre enn kveiten. Det kan såleis vera tvil om det er rett å seia at Europa er opphavsstaden for rug og havre.

Skulle havre og rug bli flytta over til det sørvestasiatiske gensentret, blir Europa sitjande att med bærslag innan slektene Ribes og Rubus som einaste tilskot til det totale kulturplantetilfanget. Men då har vi altså sett bort frå eng- og beitevokstrar. Tek vi med dei, kjem Europa inn som ein svært viktig verdsdel. Hartley & Williams (1956) oppgir at 40 grasartar dekkjer om lag 99% av all tilsådd grasmark i verda. Dei fleste av dei artane høyrer heime i den tempererte sona, og først og fremst i Europa (figur 15). Av dei 40 artene er berre 9 tropiske. Også kløveren har europeisk opphav (Wexelsen 1937).

Dei 40 grasartane som dominerer eng- og beitebruket i verda, er sette opp på side 40. Av dei høyrer nr. 8, 10, 29 og 30 heime i Sør-Amerika, medan nr. 9, 13, 14, 15, 26, 28, 31 og 32 ættar frå den austafrikanske regionen. Med unntak av nr. 12 som er heimehøyrande i USA, nr. 18 i Transvaal og nr. 39 i Sudan, kjem alle dei andre artane fra den europeiske og nordasiatiske regionen.

Viktige kulturplanter gruppert etter opphavsstad

<u>1. Midtausten</u>		
Triticum dicoccum	Emmerkveite	
Triticum aestivum	Brødkveite	
Hordeum vulgare	Bygg	
Linum usitatissimum	Lin	
Lens esculenta	Linse	
Pisum sativum	Ert	
Brassica campestris	Nepe, Rybs	
Papaver somniferum	Opiumsvalmue	
Cucumis melo	Melon	
Daucus carota	Gulrot	
Ficus carica	Fiken	
Prunus avium	Kirsebær	
Prunus amygdalus	Mandel	
Vitis vinifera	Vindrue	
Phoenix dactylifera	Daddelpalme	
<u>2. Middelhavsområdet</u>		
Vicia faba	Vikkebønner	
Brassica oleracea	Kål	
Brassica napus	Kålrot	
Olea europaea	Oliven	
Allium sativum	Kvitløk	
Lactuca sativa	Salat	
Beta maritima	Bete	
Asparagus officinalis	Asparges	
Pastinaca sativa	Pastinakk	
Rheum officinale	Rabarbra	
Humulus lupulus	Humle	
<u>3. Europa</u>		
Avena sativa	Havre	
Secale cereale	Rug	
Ribes spp.	Rips	
Rubus spp.	Bringebær	
<u>4. Etiopia</u>		
Coffea arabica	Kaffe	
<u>5. Sentralafrika</u>		
Sorghum vulgare	Sorgum	
Sesamum indicum	Sesam	
<u>6. Vestafrika</u>		
Elaeis guineensis	Oljepalme	
<u>7. Sentralasia</u>		
Panicum italicum	Millet	
Fagopyrum esculentum	Bukkveite	
Cannabis indica	Hamp	
Phaseolus aureus	Mungobønne	
Brassica juncea	Sareptasennep	
Spinacea oleracea	Spinat	
Pyrus communis	Pære	
Pyrus malus	Eple	
Allium cepa	Løk	
Juglans regia	Valnøtt	
<u>8. Austindia - Burma</u>		
Oryza sativa		Ris
Cucumis sativus		Agurk
Gossypium arboreum		Bomull
Corchorus olitorius		Jute
Piper nigrum		Pepper
Acacia arabica		Gummitre
Saccharum officinarum		Sukkerrøyr
<u>9. Sørøstasia</u>		
Dioscorea spp.		Jan
Citrus maxima		Grapefrukt
Musa spp.		Banan
Cocus nucifera		Kokosnøtt
Elettaria cardamomum		Kardemomme
<u>10. Kina</u>		
Avena nuda		Naken havre
Glycine max		Soyabønne
Raphanus sativus		Reddik
Prunus armenica		Aprikos
Prunus persica		Fersken
Citrus nobilis		Appelsin
Morus alba		Morbærtre
Camellia sinensis		Te
<u>11. Mexico</u>		
Zea mays		Mais
Ipomoea batatas		Søtpotet
Phaseolus vulgaris		Bønner
Capsicum spp.		Raud pepar
Gossypium hirsutum		Bomull
Agave sisalana		Sisalhamp
<u>12. USA</u>		
Helianthus annuus		Solsikke
<u>13. Mellomamerika</u>		
Cucurbita spp.		Squash, Grask
<u>14. Peru</u>		
Solanum tuberosum		Potet
Phaseolus lunatus		Limabønne
Lycopersicon esculentum		Tomat
Nicotiana tabacum		Tobakk
<u>15. Chile</u>		
Fragaria chiloensis		(Ein jordbær)
<u>16. Brasil - Paraguay</u>		
Arachis hypogaea		Jordnøtt
Theobroma cacao		Kakao
Ananas comosus		Ananas



Figur 16. Domestiseringsområde for ymse kulturvokstrar (runde felt). Der same art er domestisert uavhengig i meir enn eitt område, står artsnamnet i parantes. Der domestiseringsområdet er uvisst, er det sett spørsmålsteikn.

Dei 40 grasartane som dekkjer 99% av all tilsådd grasmark i verda.

1.	<i>Agropyron cristatum</i>	Kamkveke
2.	<i>A. desertorum</i>	"
3.	<i>Agrostis gigantea</i>	Storkvein
4.	<i>A. stolonifera</i>	Krypkvein
5.	<i>A. tenuis</i>	Engkvein
6.	<i>Alopecurus pratensis</i>	Engrevehale
7.	<i>Arrhenatherum elatius</i>	Høyhavre
x	8. <i>Axonopus affinis</i>	(Carpet grass)
o	9. <i>Brachiaria mutica</i>	Para gras
x	10. <i>Bromus catharticus</i>	Byfaks
	11. <i>B. inermis</i>	Bladfaks
z	12. <i>B. marginatus</i>	
o	13. <i>Cenchrus ciliaris</i>	Bøffel gras
o	14. <i>Chloris gayana</i>	Rhodes gras
o	15. <i>Cynodon dactylon</i>	Bermuda gras
	16. <i>Cynosurus cristatus</i>	Kamgras
	17. <i>Dactylis glomerata</i>	Hundegras
	18. <i>Digitaria decumbens</i>	Pangolagras
	19. <i>Festuca arundinacea</i>	Strandsvingel
	20. <i>F. ovina</i>	Sauesvingel
	21. <i>F. pratensis</i>	Engsvingel
	22. <i>F. rubra</i>	Rødsvingel
	23. <i>Lolium multiflorum</i>	Italiensk raigras
	24. <i>L. perenne</i>	Vanleg raigras
	25. <i>L. rigidum</i>	Stivt raigras
o	26. <i>Melinis minutiflora</i>	(Molasses grass)
	27. <i>Panicum antidotale</i>	(Giant el. blue panic)
o	28. <i>P. maximum</i>	Guinea gras
x	29. <i>Paspalum dilatatum</i>	<i>Paspalum</i> el. Dallis gras
x	30. <i>P. notatum</i>	Bahia gras
o	31. <i>Pennisetum clandestinum</i>	Kikuyu gras
o	32. <i>P. purpureum</i>	Elefant og Napier gras
	33. <i>Phalaris arundinacea</i>	Strandrøyr
	34. <i>P. tuberosa</i>	Phalaris
	35. <i>Phleum pratense</i>	Timotei
	36. <i>Poa compressa</i>	Flatrapp
	37. <i>P. pratensis</i>	Engrapp
	38. <i>P. trivialis</i>	Markrapp
	39. <i>Sorghum sudanense</i>	Sudan gras
	40. <i>Trisetum flavescens</i>	Gullhavre

x Sør-Amerika

o Aust-Afrika

z USA

J. Litteratur.

- Berg, T. 1976. Kulturplantenes evolusjon. Forelesning for den landbruksvitenskapelige licensiatgrad. Norges landbrukshøgskole. Stensiltrykk. 27 s.
- Bragdø-Aas, M. 1971. Forelesninger i planteforedling. V. Autopolyploidi. Norges landbrukshøgskole. Stensiltrykk, 23 s.
- " 1971. Forelesninger i planteforedling. VI. Artskryssninger og allopolyploidi. Norges landbrukshøgskole. Stensiltrykk, 26 s.
- Braidwood, R.J., Cambel, H. and Watson, P.J. 1969. Prehistoric investigations in southeastern Turkey. Science 164, 1275-1276.
- Brucher, H. 1968. Die Evolution der Gartenbohne. Angewandte Botanik 42, 119 - 128.
- " 1969. Gibt es Genzentren ? Naturwissenschaften 56, 77 - 84.
- Burkart, A. und Brucher, H. 1953. Phaseolus aborigineus, die mutmassige andine Stammform der Kulturbohne. Der Züchter 23, 65 - 72.
- Coffman, F.A. and MacKey, J. 1959. Hafer (*Avena sativa* L.). In: Roemer - Rudolf, Handbuch der Pflanzenzüchtung, Bd. II, Berlin 427 s.
- Craao, M.B. and Lawrence, N.J.C. 1947. The genetics of garden plants. MacMillan & Co. Ltd. 229 s.
- Darlington, C.D. 1973. Chromosome botany and the origin of cultivated plants. George Allen & Unwin, London. 231 s.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species.
- Evans, L.T. and Dunstone, R.L. 1970. Some physiological aspects of evolution in wheat. Aust. J. Biol. Sci. 23, 725 - 41.

- Frandsen, K.J. 1943. The experimental formation of *Brassica juncea* CZERN et COSS. *Dansk Bot. Ark.* 11 (4), 1-17.
- " 1947. The experimental formation of *Brassica napus* L. var. *oleifera* DC. and *Brassica carinata* BRAUN. *Dansk Bot. Ark.* 12 (7), 1-16.
- Galinat, W.C. 1971. The origin of maize. *Ann. Rev. Gen.* 5, 447 - 478.
- Grigg, D.B. 1974. The agricultural systems of the world; an evolutionary approach. *Cambridge Geographical Studies*, 5.
- Hagberg, A.E. and Carlsson, K.E. 1969. Breeding for high protein content and quality in barley. In IAEA/FAO, STI/PUB 212, Vienna, 23 - 28.
- Harlan, J.R. 1965. The possible role of weed races in the evolution of cultivated plants. *Euphytica* 14, 173 - 176.
- " and Zohary, D. 1966. Distribution of wild wheats and barley. *Science* 153, 1074 - 1080.
- " 1970. Evolution of cultivated plants. In: *Genetic Resources in plants*, IBP-handbook No 11. Ed.: O.H. Frankel and E. Bennet, 19 - 32.
- " 1971. Agricultural origins: Centres and non-centers. *Science* 174, 468 - 474.
- " 1975. Geographic patterns of variation in some cultivated plants. *J. Heredity* 66, 184 - 191.
- " 1976. The plant and animals that nourish man. *Scientific American* 235 (3), 89 - 97.
- Hartley, W. and Williams, J.R. 1956. Centers of distribution of cultivated pasture grasses and their significance for plant introduction. *Proceedings of the seventh int. grassland Congr.* 190 - 199.

- Heiser, C. B. Jr. 1973. Seed to civilization. The story of mans food.
W.H. Freeman & Co. San Francisco, 243 s.
- Helbaek, H. 1959. Domestication of food plants in the old world. Science
130, 365 - 372.
- " 1966. Commentary on the phylogenesis of Triticum and Hordeum.
Econ. Bot. 20, 350 - 360.
- Hulther, C.A. 1968. Exposure of natural genetic variability underlying
the pentamerous corolla constancy in *Linanthus andrósaceus*.
Genetics 60, 123 - 146.
- Josefsson, A. 1963. Effects of selection in fodder beets. I: Recent
Plant Breeding Research Svalöf 1946 - 61. Stockholm.
- Kaplan, L. 1965. Archeology and domestication in American Phaseolus.
Econ. Bot. 19, 358 - 368.
- " , Lunch, T.F. and Smith, C.E.Jr. 1973. Early cultivated beans
(*Phaseolus vulgaris*) from and intermontane Peruvian valley.
Science 179, 76 - 77.
- Mangelsdorf, P.C., McNeish, R.S. and Galinat, W.C. 1964. Domestication of
corn. Science 143, 538 - 545.
- Mather, K. 1941. Variation and selection of polygenic characters. J. Genet.
41. 159 - 193.
- " 1942. The balance of polygenic combination. J. Genet. 43,
309 - 336.
- Medvedev, Z.A. 1969. The rise and fall of T.D. Lysenko. Columbia university
press.
- Morinaga, T. 1928. Preliminary note on interspecific hybridization in
Brassica. Proc. Imp. Acad. 4, 620 - 622.
- " 1934. Interspecific hybridization in Brassica VI. The cytology
of F₁ hybrids of *B. Juncea* and *B. nigra*. Cytologia 6, 62-67

- Müntzing, A. 1953. Polyploidernas ekologi. Kung.LantbrAkad. Tidskr. 92, 119 - 130.
- Ohno, S. 1970. Evolution by gene duplication. Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg-New York. 160 s.
- Olsson, G. 1947. De nyare förädlingsmetodernas betydelse vid oljeväxt-förädlingen. Sv. Utsädesf. Tidskr. 57, 81 - 91.
- " 1960 a. Species crosses within the genus Brassica I. Artificial Brassica juncea COSS. Hereditas 46, 171-222.
- " 1960 b. Species crosses within the genus Brassica II. Artificial Brassica napus L. Hereditas 46, 351-386.
- " 1964. Auto- och allopoloidi inom släktet Brassica. N.J.F. suppl. 8 168-171.
- Opsahl, B. 1964. Contribution to the breeding methods of timothy. Meld. Norg. Landbr.Høgsk. 43 (12), 86 s.
- Pickergill, B. 1969. The domestication of chili peppers. In: Domestication and explorations of plants and animals. 443 - 450. Ed.: P.J. UCKO and G.W. Dimbley.
- Riley, R. 1960. The diploidization of polyploid wheat. Heredity 15, 407 - 429.
- Schwanitz, F. und Pirson, H. 1955. Chromosomengröße, Zellgröße und Zellenzahl bei einigen diploiden Gigaspflanzen. Der Züchter 25, 221 - 229.
- " 1966. The origin of cultivated plants. Harvard University press, 175 s.
- " 1967. Die Evolution der Kulturpflanzen. Bayerischer Landwirtschaftsverlag, München, 463 s.

- Sears, P.B. 1956. The processes of environmental change by man. In: Man's role in changing the face of the earth. Ed. by W.L. Thomas jr. Chicago. 471 s.
- Simonsen, Ø. 1968. Undersøkelser over cytologi og variasjon av kvantitative karakterer i populasjoner av timotei (*Phleum pratense* L.). Lisensiatavhandling ved Norges landbrukshøgskole. STensiltrykk, 77 s.
- " 1972. Meiotic properties in populations of hexaploid *Phleum pratense*. *Hereditas* 71, 301 - 312.
- Staudt, G. 1961. Die Entstehung und Geschichte der grossfrüchtigen Gartenerdbeeren *Fragaria x ananassa* Duch. *Der Züchter* 31, 212 - 18.
- Stebbins, G.L. 1974. Flowering plants. Evolution above the species level. 399 s.
- Ugent, D. 1970. The potato, What is the origin of this important crop plant. *Science* 170, 1161 - 1166.
- Vavilov, N.I. 1922. The law of homologous series in variation. *J. Genet.* 12, 46 - 89.
- " 1951. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Selected writings. *Chron. Bot.* 13, 1 - 366. (Sjå også 1949/50).
- Wexelsen, H. 1937. Undersøkelser over norsk rødkløver. *Tidsskrift for det norske landbruk* 44, 41 - 67.
- Zeven, A.C. and Zhukovsky, 1975. Dictionary of cultivated plants and their centres of diversity. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen, 219 s.
- Zohary, D. 1965. Colonizer species in the wheat group. In: The genetics of colonizing species. Ed.: H.G. Baker and G.L. Stebbins s. 403 - 419.

Zohary, D., Harlan, J.R. and Vardi, A. 1969. The wild diploid progenitors of wheat and their breeding value. *Euphytica* 18, 58 - 65.

" 1970. Centers of diversity and centers of origin. In: *Genetic Resources in plants*. IBP-handbook No.11. Ed.: O.H. Frankel and E. Bennet, s. 33 - 42.

Aastveit, K. 1973. *Forelesninger i planteforedling*. Norges landbruks-
høgskole. Stensiltrykk, 47 s.