

FORELESING I PLANTEFØREDLING

KULTURPLANTENES EVOLUSJON

Trygve Berg

---

Norges landbrukshøgskole 1976

## KULTURPLANTENES EVOLUSJON

### 1. Innleiing

Med kulturplantenes evolusjon forstår vi dei genetiske endringar som har gått føre seg i nytteplantene våre etter at menneska tok til å dyrke dei. Før det første jordbruket byrja, vart artene forma av den naturlege evolusjon. Drivkrafta i den evolusjonen er den genetiske tilpassing til naturlege vokstervilkår. Ein sær eigen kulturplante-evolusjon kom som eit produkt av dei gryande jordbrukskulturar. Tilpassing til naturens krav vart erstatta av tilpassing til dei menneskelege behov.

Føresetnadene for kulturplantenes evolusjon er for det første at seleksjonen i jordbruksplantene tek ein annan retning enn seleksjonen i naturen. Kulturplantenes seleksjonsretning vil dels vera bestemt av dyrkingsteknikken, og dels av menneskelege inngrep i form av kunstig utval. Dette er dei kulturelle føresetnader for kulturplantenes evolusjon.

Det biologiske grunnlag for evolusjon er den genetiske variasjon. Men evolusjon tek tid. Difor må vi også rekne med tidsfaktoren som ein viktig føresetnad for kulturplantenes evolusjon.

### 2. Dei kulturelle føresetnader for kulturplantenes evolusjon

I den eldste jordbrukshistorie reknar vi med to slags jordbrukskulturar. Den eine er frøkulturane, med frøgrøder som korn og kjerne-skolmvokstrar som dei viktigaste matplantene. Den andre kulturtypen, der vegetativt øksla planter er eksistensgrunnlaget, vert kalla vegekulturar.

Den eldste frøkulturen oppsto i fjellområder i Sørvestasia for om lag 10 000 år sidan (fig. 1, 2 og 3). Kulturplantene var i byrjinga bygg, einkorn-kveite og emmer-kveite. Seinare kom det til fleire frøgrøder som til dømes brødkveite, oljelin, erter, linser og vikkebønner.

Andre frøkulturar som har oppstått utan impulsar utanfrå, er truleg berre den kinesiske, med opphavssenter i Nordkina, og den amerikanske med opphavssenter i Mexico (HARLAN 1971).

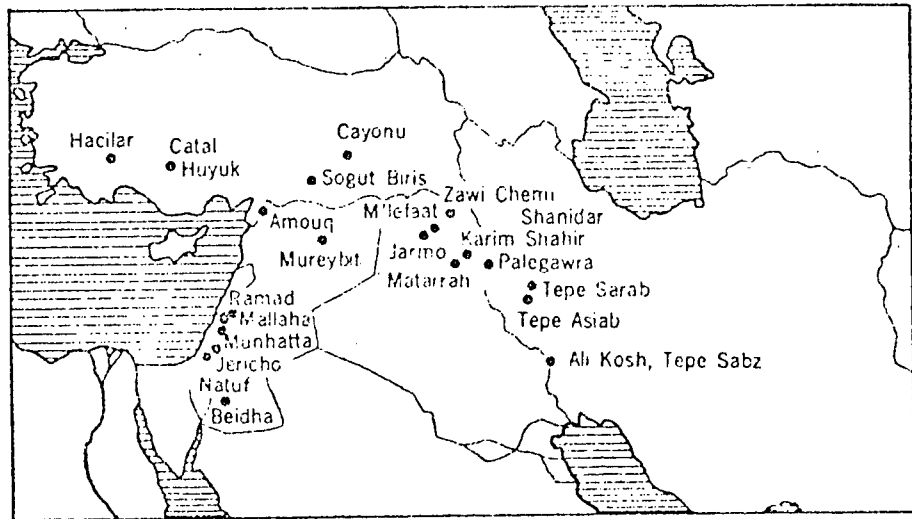


Fig. 1. Stader der arkeologar har funne restar etter jordbrukslandsbyar som er meir enn 8 500 år gamle. (Etter HARLAN 1971)

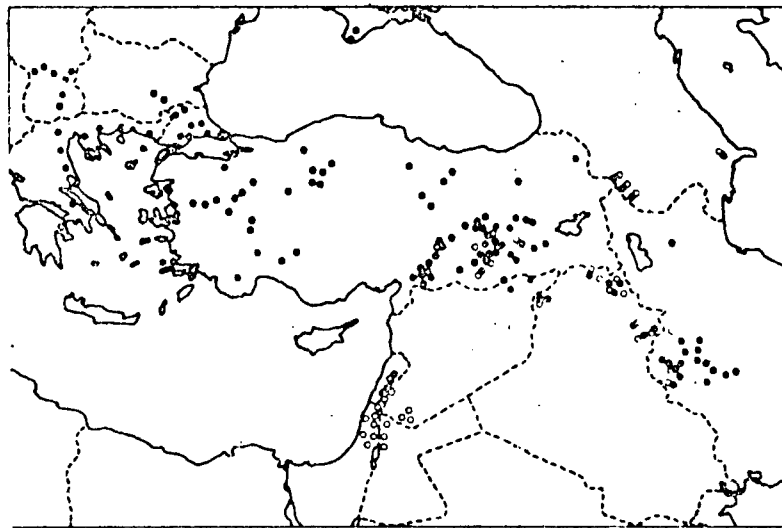


Fig. 2. Utbreiding av vill diploid kveite (fylte rundingar) og vill tetraploid kveite (opne rundingar). (Etter HARLAN & ZOHARY 1966)

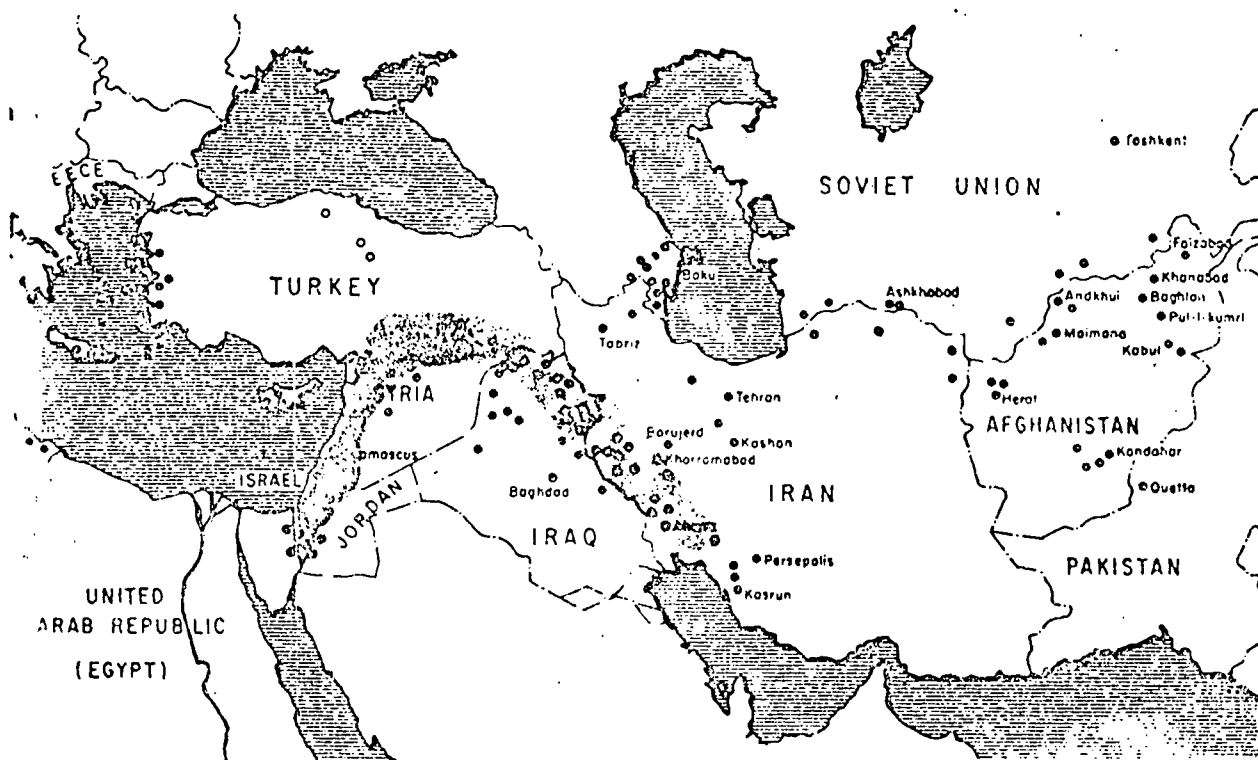


Fig. 3. Utbreiding av villbygg. Hovudområdet er skygga (Etter HARLAN og ZOHARY, 1966)

Dei eldste kornartene i Kina var lokale typar av millets. Desse vart seinare erstatta av bygg og kveite i nord, og av ris som vandra inn frå Sørøstasia i sør. Soyabønner vart tekne i kultur i Nordkina i det andre årtusen f. Kr.

Også i Amerika kombinerte dei korn- og bønnyrking. Kornarten var mais, og bønnene var diverse arter av slekta Phaseolus, med vanlege hagebønner (Phaseolus vulgare) som den viktigaste.

Opphavet til dei gamle vegekulturane er meir uvisst både med omsyn til alder og geografi. Det som er kjent er at slike jordbrukskulturar har eksistert i grenseland mellom grasmark og tropisk regnskog i store delar av Sørøstasia, i Vestafrika og i Sørøstamerika sidan langt tilbake i forhistorisk tid. Dei viktigaste kulturplantene var banan, taro, og kokosnøtt i Sørøstasia, oljepalme og lokale yam-typar i Vestafrika og manioc og søtpotet i Sørøstamerika.

Desse gamle jordbrukskulturane skapte på ulikt vis grunnlag for genetiske endringar i nytteplantene. I frøgrødene var endring av

seleksjonsretningen ein automatisk konsekvens av dyrkingsteknikken. Mange eigenskapar som har høg seleksjonsverdi i naturmiljø, vil ha negativ seleksjonsverdi i kulturmiljø. Det klassiske dømet er her frøspreidingsmekanismane. Villplantene vil naturlegvis ha fordel av aktiv frøspreiding. Men ved innhausting av ei frøavling vil det anten bonden er klar over det eller ikkje, automatisk bli berga mest frø av dei plantene som har den dårlegaste frøspreidingsevna.

Dyrkingsteknikken fører altså i slike tilfelle til favorisering av typar som blir eliminert i naturen. Dette førte til at det tidleg oppsto kvalitetsegenskapar som skilde frøgrødene klårt ut ifrå sine ville slektingar.

Men i vegekulturane har det ikkje vore ein tilsvarande automatikk i endringa av seleksjonsretningen. Plantene vart sette ut ein og ein med stiklingar. Dei vart også hausta ein og ein. Rotvokstrane vart grevne opp einskildsvis etterkvart som det var trong for dei. Dette skapte små krav til jordarbeiding og andre kulturtekniske inngrep, og vokstervilkåra vart stort sett dei same som i naturen. Dette var i endå sterkare grad tilfelle med tregrødene.

Men om det ikkje var vilkår for automatiske endringar i seleksjonsretningen, så var det i vegekulturane gode vilkår for den kunstige seleksjon. Når dyrkingsteknikken gjer det naudsynt med individuell handsaming av plantene, er ei viss utplukking av gode individ nesten ikkje til å unngå.

Vi må altså kunne rekne med at det i vegekulturane er kunstig utval som har vore evolusjonens drivkraft. Såleis er det to slag seleksjonsmekanismar som har gjort kulturplanteevolusjonen mogeleg. Ved sida av den spesielle seleksjon som i frøgrødene er ein automatisk konsekvens av at plantene vert dyrka, så har vi det medvetne utval, som først og fremst har gjort seg gjeldande i vegetativt øksla vokstrar. Men også nokre av frøgrødene har i frå gammalt av vore utsett for kunstig utval. Eit døme på dette er mais. I dei gamle indianarkulturane dyrka dei mais ved å så eitt og eitt frø. Det er grunn til å tru at dei har dreve ei medeveten maisforedling sidan eldgamle tider.

Den genetiske tilpassing til menneskelege behov vart ikkje unnagjort i samband med den første domestisering. Kulturane har vore i stendig

utvikling, og har heile tida skapt trong for ny tilpassing. I førstninga var jordbrukskulturane svært enkle og skilde seg lite ut ifrå den urørte natur. Kulturtekniske nyvinningar kom litt etter litt. Den sørvestasiatiske jordbrukskulturen var til dømes om lag 3 000 år gamal då vatningskunsten vart oppfunnen. Det førte til at jordbruket spreidde seg frå fjellområda ned til slettelandet ved Eufrat og Tigris. Der utvikla dei eit intensivt jordbruk av ein heilt annan karakter enn det opphavelege jordbruk i dei kringliggjande fjell-landskap. Såleis var det alt i dei dagar ei markert utvikling i retning av meir avansert kulturteknikk. Den genetiske tilpassing til menneskelege behov må ha vore ein kontinuerleg prosess så lenge jordbrukskulturane har vore i utvikling.

Også den geografiske utbreiding har vore med på å påføre kulturplantene endra vokstervilkår. Så tidleg som 4 000 år f. Kr. hadde den sørvestasiatiske jordbrukskulturen nådd fram til kysten av Nordsjøen, og 2 500 år f. Kr. hadde bygg og kveitedyrkinga kome til vårt land. Austover spreidde denne jordbrukskulturen seg langs to vegar. Ein sørleg til India og ein nordleg gjennom Sentralasia til Kina. Også i desse landa har sørvestasiatiske jordbruksplanter vore kjende sidan lenge før Kr. f. Såleis vart det trong for genetisk tilpassing ikkje berre til stendig meir avansert kulturteknikk, men også til aukande variasjonar i klima og jordsmonn.

### 3. Den genetiske variasjon

Jordbruket har altså påført nytteplantene eit seleksjonspress som er ulikt den naturlege seleksjon. Men dette vil berre føre til genetiske endringar i den mon det er dekning for det i form av genetisk variasjon. Dei variasjonskjelder som har vore grunnlag for kulturplantenes evolusjon er spontane mutasjonar, artenes ibuande variasjon og kryssingsvariasjonen.

Mutasjonar kan vanskeleg tenkjast å gjera eit gen betre. Genet er ei funksjonell eining, og ei endring vil anten vera nøytral eller øydeleggjande for genet. Eventuelle progressive mutasjonar vil berre kunne oppstå i overflødig genetisk materiale, som til dømes dupliserte gen (OHNO 1970). Om slike mutasjonar kan ha spela ei rolle i kulturplantenes evolusjon er heller tvilsamt. Dei øydeleggjande mutasjonane

derimot, har vore av avgjerande verdi. Det er dei mutasjonane som har gjort det mogeleg for kulturplantene å bli kvitt villplante-karakterar som er skadelege for kulturplantene.

Også her kan vi bruke frøspreidingsmekanismane som døme. I villtveksande bygg og kveite blir frøspreidingasikra ved at aksstilkane brotnar ved mogning, slik at dei einskilde småaks 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 har slike karakterar blitt borte. Kulturkorn 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 (HARLAN & ZOHARY 1966, HELBAEK 1959, BURKART & BRÜCHER 1953, KAPLAN 1965), noko som ein skulle vente dersom det ikkje har skjedd anna enn at dei gen som sikrar villtypekarakterane er sette ut av funksjon.

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

Dette som her er nemnt er ikkje sjeldne spesialtilfelle. 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 ei kulturplante. STEBBINS (1974) nemner at kjende mutasjonar som har innverknad på tal fruktknutar alltid fører til auke i talet. Dette er imot tendensen i naturleg evolusjon som går i retning av reduksjon i tal fruktknutar. Men i dyrka arter som til dømes jordbær (Fragaria), tomat (Lycopersicon) og sesam (Sesamum) går seleksjonspresset i retning av auke i tal fruktknutar slik at mutasjonane blir favorisert.

Russaren VAVILOV gjennomførte i mellomkrigstida innsamling av ei enorm mengd sortar av så og seia alt som fanst av kulturplanter (med unntak av prydplanter). Plantesamlinga hans kom opp i om lag 150 000 sortar av meir enn 600 ulike arter. Ved gransking av dette materiale kom VAVILOV (1951) fram til at kulturplantenes kjenneteikn alltid var recessive i høve til villplantenes karakterar.

Det er såleis mykje som tyder på at dei kvalitative skilnader mellom villplanter og kulturplanter for ein stor del er oppstått ved at recessive utspaltingar som er blitt eliminert i naturen, har teke overhand ved dyrking.

VAVILOV (l.c.) oppdaga også at kulturplantene var vesentleg meir variable enn sine viltveksande slektningar. Det same var også påvist av DARWIN (1859). Og han hadde lagt merke til at kulturplantenes variasjonsrikkdom først og fremst var konsentrert til dei nyttbare organ. Prydplanter er til dømes variable i blomstrar men ikkje i blad. Kål er variabel i blad, men ikkje i blomster, o.s.b.

Desse skilnader i variasjonsrikkdom har samanheng med at seleksjon i kulturplanter oftast favoriserer ekstreme avvikarar, medan det i naturen er gjennomsnittstypen som blir favorisert.

Seleksjon for gjennomsnittstypen kallar vi stabiliserande seleksjon. Det fører ikkje utan vidare til eliminasjon av gen som aukar variasjonen. Frå bananfluegenetikken er det kjent 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). Det er all grunn til å tru at dette er det vanlege også i plantepopulasjonar. Vi skal her ta for oss eit døme frå arten Linanthus androsaceus. Det er ein art som normalt har 5 kronblad. HUETHER (1967) fann at i naturlege populasjonar hadde om lag 98 % av plantene eit normalt tal kronblad. Dei resterande 2 % var avvikarar med 4, 6 eller 7 kronblad. Men ved seleksjon i 5 generasjonar lukkast det å få fram ein variasjon frå 1 til 16 kronblad.

Eksperiment av denne typen syner klårt at den naturlege variasjon ofte berre er toppen av eit isfjell av genetisk variabilitet. Den variasjonsrikkdom som ligg gøymt i ein populasjons genmasse er blitt kalla potensiell variasjon. I naturpopulasjonar er det normale at berre ein liten del av den potensielle variasjon blir realisert. Det som hender når villplanter vert tekne i kultur, er at den stabiliserande verknad av naturleg seleksjon fell bort. Den potensielle variasjon vert då litt etter litt til reell variasjon, og vert såleis tilgjengeleg for kunstig seleksjon. Denne frigjering



av potensiell variasjon har vore ein vesentleg faktor i kulturplantenes evolusjon, og då først og fremst i utvikling av dei kvantitative karakterar.

Den tredje av dei genetiske variasjonskjelder er kryssingsvariasjonen. Både kryssing innan og mellom arter har her spela ei viktig rolle.

Dyrkinga førte tidleg til at kulturplantene vart tekne ut av den natur der dei høyrde heime, og flytta frå stad til stad. Så lenge dei heldt seg innanfor artens naturlege utbreidingsområde, førte dette til kontakt med viltveksande økotypar av same art. Kulturplantene vart på denne måten utsette for innkryssing frå villplantene, noko som også framleis går føre seg ved dyrking innanfor ein arts naturlege utbreidingsområde. Dette er årsaken til at det brukar å vera ein særleg stor variasjonsrikdom i dei gamle lokalsortane som frå gammalt av har vore dyrka innanfor eit slikt opphavssenter.

Kor mykje variasjon som kan bli skapt på den måten er sjølvstøtt avhengig av artens naturlege økotypevariasjon. For fleire av dei viktigaste artene er det grunn til å rekne med at denne økotypevariasjonen har vore særleg stor. Det gjeld dei artene som har oppstått i tempererte høg fjellsområder. Og frå slike stader kjem dei fleste jordbruksvokstrar. Særleg rike er høg fjellsområda frå det austlege Middelhav til Sentralasia, og Mexico og Andesfjella. Her er landskapet oppdelt av fjell, noko som gir grunnlag for reproduktiv isolasjon av lokale plantesamfunn. Det er også store klimavariasjonar på grunn av høgdeskilnadene. Dette gir grunnlag for eit større tilfang av økotypar enn i låglandet der det oftast er jamnt klima og lite høve til reproduktiv isolasjon over store fråstandar.

Den naturlege økotypevariasjon har såleis vore eit reservoar som kulturplantene til alle tider har fått genetiske innsprøytingar i frå. Også sjølvfrøande arter er blitt differensiert på denne måten. Dei har alltid ein viss frekvens av framandfrøing, og den frekvensen er som regel høgast innanfor artens naturlege utbreidingsområde. Bygg og kveite er til dømes sterkt utsette for innkryssing frå villbygg og villkveite ved dyrking i Sørvestasia.

Når det har oppstått kryssing mellom villplanter og kulturplanter så skuldast det ikkje berre pollendrift i frå nærliggjande naturleg

vegetasjon. Villplantene har også invadert åkrane og etablert seg som ugras i nær kontakt med kulturplantene. I mange arter har det utvikla seg spesialiserte ugrasraser med spesiell tilpassing til eit tilvære som ugras i ein åker. Desse ugrasrasene har følgd kulturplantene frå land til land. På våre breiddegrader kjenner vi floghavren som ein representant for vill havre. Kjem vi nærmare artenes opphavssenter skal det vera ugrasraser av dei fleste artene (HARLAN 1965, 1970). Kulturplanter og ugrasraser av same art er som regel skilt ved ein eller annan kryssingsbarriere. Men stundom blir det likevel spontane kryssingar, og då blir genetisk variasjon frigjort innanfor bondens åker. Også det må reknast med som ein del av den kryssingsvariasjon som har gjort kulturplantenes evolusjon mogeleg.

Innkryssinga frå villplantene har ikkje vore avgrensa til økotypar av same art. Også nærstående arter har gitt sine bidrag.

Artshybridar innanfor ei slekt vil vanlegvis gi frø ved tilbakekryssing. Ved fleire tilbakekryssingar er overføring av gen frå ein art til ein annan mogeleg. Dette vert kalla introgresjon. Det finst mange døme på at gen på den måten er overført frå villart til kulturart.

Mest studert er dette i mais. Dei reknar det no for å vera klart at maisen har utvikla seg frå Teosinte, ein art som veks vilt i Mexico. Teosinte og mais har identiske kariotypar, og dei er kryssbare med normal kromosomparing og normal fertilitet i hybridane. Ein annan slektning, Tripsacum, har kromosom som ikkje parar seg med maiskromosoma, og som heller ikkje er fertil i kryssing med mais. Men dei har funne kromosomregiment i mais og Tripsacum, som ser ut til å vera homologe, og dei har funne identiske gen i mais og Tripsacum. Det er såleis god grunn til å rekne med at introgresjon frå Tripsacum har spela ei rolle i maisens evolusjon (GALINAT 1971).

Eit anna døme er dyrka potet. Den har oppstått i Andes-fjella i Peru og Bolivia. Det er eit område med over 90 knolldanande solanumarter (UGENT 1970). Der kveiten er heimehøyrande veks det 22 ville arter innanslektene Triticum og Aegilops. Spontane artskryssingar og tilbakekryssingar skal her vera vanleg (ZOHARY 1965). Solsikke (Helianthus annuus) er ei gamal kulturplante som har vore dyrka i

Nordamerika sidan lenge før Colombus. Som eit resultat av den kvite manns jordbruksrevolusjon på det nordamerikanske kontinent kom dyrka solsikke i samband med andre nærstående arter. Kulturarten absorberte då genetisk variasjon frå fleire av dei andre Helianthus-artene, og fekk på den måten betre tilpassingsevne. Resultatet vart ei kraftig utviding av dyrkingsområdet for solsikke (ZOHARY 1970).

Denne kryssingsvariasjonen saman med utspalting av potensiell variasjon innan arten og det som til ei kvar tid blir produsert av spontane mutasjonar, er den variasjon som i det alt vesentlege har gjort kulturplantenes evolusjon mogeleg.

I naturleg evolusjon innan planteriket må vi også rekne med spontane kromosomtalsvariasjonar i form av aneuploidi og polyploidi. Dei mange polyploide kulturplanteartene har med få unntak utvikla sine polyploide former lenge før dei vart tekne i kultur. Polyploide kulturplanter har som regel utvikla seg frå villplanter med same kromosomtall. Polyploidia kan såleis ikkje reknast med til dei mekanismar som har lege til grunn for kulturplantenes evolusjon, slik som kulturplanteevolusjonen vart definert i innleiinga. Men det er klart at polyploidi skapar ei tilpassingsevne som ofte gjer polyploidane meir fleksible enn sine diploide slektningar. Innanfor slekter med både diploide og polyploide arter er det oftast dei polyploide som har fått praktisk verdi. Døme på dette er kveite, havre og dei fleste dyrka grasarter. Eit unntak er bygg der det er den diploide som dyrkast, medan tetraploide og hexaploide Hordeum-arter er utan dyrkingsverdi. Alt i alt er det høgare frekvens av polyploidi i kulturplantene enn i dei ville artene.

Brødkveiten som er hexaploid, er eit viktig unntak når det gjeld dei polyploide kulturplanteartenes opphav. Det finst ikkje vill hexaploid kveite. Derimot finst det både ville og dyrka former av diploid og tetraploid kveite. Den tetraploide kveiten høyrer til dei eldste kulturplantene og har vore dyrka sidan 7-8 000 år f. Kr. Men hexaploid kveite er ikkje påvist i arkeologiske funn som er eldre enn frå det 6. årtusen før Kristus. Denne kveitetypen oppsto som ein allopolyploid ved kryssing mellom tetraploid kveite (fig. 2) og den viltveksande Aegilops squarrosa.<sup>(Fig. 4)</sup> Dette har truleg skjedd ved at Aegilops squarrosa har kome inn som ugras i åkrar med tetraploid kveite.

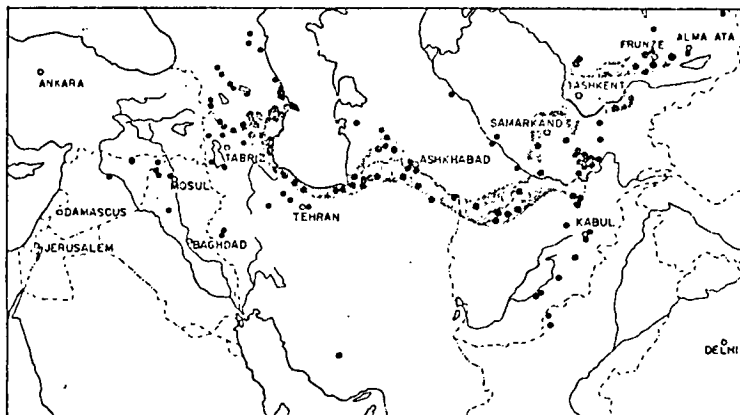


Fig. 4. Utbreiding av Aegilops squarrosa  
(Etter ZOHARY et. al. 1969)

Etter at brødkveiten hadde oppstått på den måten fortrengete han den tetraploide kveiten og kom etter kvart til å ta over som den viktigaste kornart dei fleste stader i Midtausten.

Spontane kryssingar mellom tetraploid kveite og Aegilops squarrosa er vanleg over alt der dei to artene kjem i kontakt med kvarandre. Det er såleis grunn til å tru at hexaploid kveite må ha oppstått mange gonger. Når han likevel ikkje har kunna etablere seg i naturen, må det vera grunn til å tru at den kveitetypen har for låg seleksjonsverdi i naturmiljø til å kunne greie seg utanom kultur. Den hexaploide kveiten blir såleis eit reint kulturprodukt utan nokon tilsvarande villplante.

Eit anna døme på ein polyploid som berre har overlevd som kulturplante er den triploide banan. Banan er ei eldgamal kulturplante frå Sørøstasien. I byrjinga dyrka dei diploide former. Men då dei fann ut at triploide hybridar som sette frukt ved partenocarpi gav større og betre avling, kom desse til å overta som kulturplanter. Dei triploide bananhybridane var sjølvstærke sterile, og dei vart difor avhengig av at menneska tok vare på dei og øksla dei vegetativt.

Kromosomal variasjon i form av translokasjonar og inversjonar blir ofte nemnt i samband med naturleg evolusjon. Det finst mange døme på translokasjons- og inversjons-heterozygoti i hybridar mellom kulturplanter og villformene deira. Det finst også mange døme på

tilsvarande heterozygoti ved kryssing mellom sortar av ei kulturplante. Men om dette har hatt noko å seia for utvikling av kulturtypen er heller tvilsamt. Det er mogleg at det kan ha hatt sin verdi ved å redusere kryssing med villplanter. Kulturplantene vil ikkje kunne halde sin integritet ved lag, dersom dei alt for lett kryssar seg med villplanter frå vegetasjonen rundt åkeren.

#### 4. Tidsfaktoren

Men ikkje berre genetisk variasjon og seleksjon er naudsynt for at det skal oppstå kulturplanter til skilnad frå villplantene. Vi må også rekne med ganske mykje tid. Og den tida blir ikkje rekna i år, men i generasjonar.

Dei fleste kulturplantene vart tekne i kultur i forhistorisk tid. Yngre enn 4 - 5000 år er det få som er. Og dei eldste er så mykje som 10 000 år. For eittårige frøgrøder blir det om lag like mange generasjonar som år. For fleirårige arter og arter med vegetativ øksling kan generasjonstalet bli berre ein brøkdel av tal år. Det mest ekstreme er her oliventrær. Olivenhagane kan vera hundrevis av år gamle, og kan koma opp i ein alder av 1 000 år. Då blir det ikkje så mange generasjonar endå dette er ein art som har vore i dyrking sidan om lag 3 000 år f. Kr.

Det er såleis klårt at ikkje alle artene har vore i stand til å utnytte tida på ein måte som gir like sterk genetisk framgang. Vi ser då også at det kan vera store skilnader i artenes foredlingsgrad, jamvel om dei har hatt like mykje tid på seg, rekna i år.

Dei få arter som er tekne i kultur i nyare tid har stort sett ikkje fått tid til å utvikle eigne kulturtypar. På engvokstrane er det til dømes ikkje synlege skilnader mellom ville og dyrka planter av same art. Det finst eigentleg berre eitt døme på at det i nyare tid er blitt utvikla ei kulturplante med vesentleg betre eigenskapar enn villplantene, og som også i utsjånad skil seg klårt frå det viltveksande opphavet. Den arten er hagejordber.

Hagejordber ættar frå ein nordamerikansk villart, Fragaria virginiana, og ein søramerikansk kulturtype av Fragaria chiloensis. F. virginiana vart innført til Europa og teken i kultur her i 1620-åra. I 1712 kom

ein fransk offiser med 5 eksemplar av F. chilensis. Alle dei 5 plantene synte seg å vera ho-planter. Dei vart difor planta i lag med F. virginiana som pollengjevar. Dei to artene har b e ei blanding av ho-planter og hermafrodittar, der hermafrodittane har liten fruktsetjingsevne, slik at dei stort sett funksjonerer som hann-planter. I kryssingsavkommet etter dei to artene vart det dreve utval for rein hermafrodittisme. Etter at dette utvalet hadde p g tt i godt og vel 100  r, hadde dei f tt fram den typen av hagejordb r som vi no kjenner, F. ananassa (STAUDT 1961).

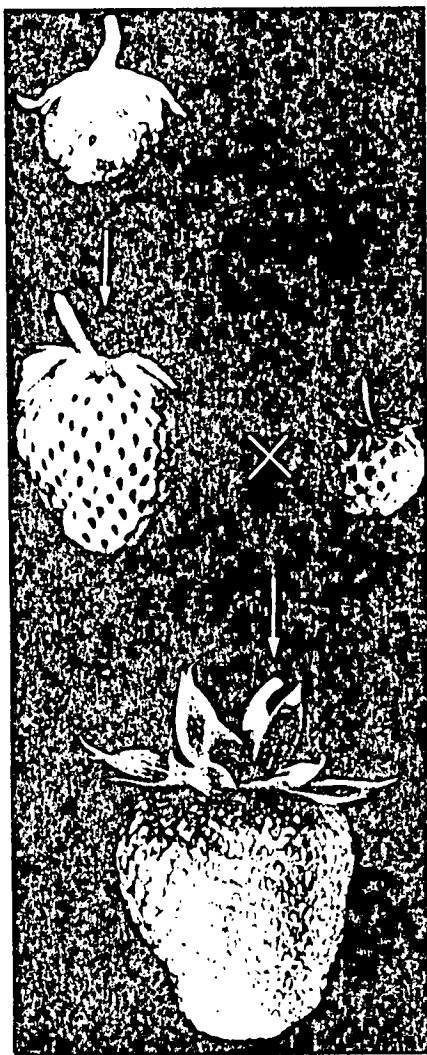


Fig. 5. Utvikling av hagejordb r.  
 vst, villform av Fragaria chiloensis.  
I midten til venstre kulturform av  
s me art. I midten til h gre F. virginiana  
og nederst F. ananassa. Fr  STAUDT (1961)

### 5. Typiske kulturplanteegenskapar

Endå om kulturplantene er blitt kraftig omforma gjennom ei lang dyrkingssoge, så er dei ikkje blitt meir ulike sitt viltvekslande opphav enn at dei som regel må reknast til same art. Utanom den allopolyploide brødkveiten, kjenner eg ikkje til eit einaste døme på at kulturplantene og villformene deira ikkje er fullt kryssingsføre og gir normalt fruktbart avkom. Likevel er dei morfologiske skilnadene så markerte at plantesystematikarane oftast har sett eigne artsnamn på kulturformene. Det finst også døme på at fleire ulike kulturformer av same art har fått sine eigne artsnamn.

Dei typiske kultureigenskapar som skil dei dyrka plantene frå villplantene er ofte særdrag som går att ifrå art til art. Det har soleis vore ein parallell evolusjon i kulturplantene. Årsaken til dette er sjølvstekt at dei verdieigenskapar som er blitt framelska i ein art, tilsvarar dei verdieigenskapane som er blitt framelska i andre arter som blir dyrka for det same føremål. Det kan såleis seiast at årsaken til parallell evolusjon er parallell seleksjon, men grunnlaget er parallell variasjon. Parallell variasjon tyder at varianter av same type kan finnast i fleire arter. VAVILOV (1922) påviste døme på slik parallell variasjon i mange arter. Han meinte at dette var så vanleg at når ein type var funnen i ein art, så kunne ein vera sikker på å finna ein liknande type også i andre nærstående arter, dersom ein berre leita lenge nok. VAVILOV nemner til dømes at han sette i gang ettersøking etter visse aksformer i rug, avdi han hadde funne slike typar i kveite. Og han fann også det han leita etter. Mange moderne planteforedlarar arbeider også etter ein slik filosofi. Då amerikanarane hadde funne ein høglysinnmutant i mais, sette dei i Sverige i gang gjennomføring av verdssortementet for å finna den same mutanten i bygg. Dei fann han etter å ha analysert tusen sortar (HAGBERG & CARLSSON 1969).

Med ein slik tendens til parallell variasjon er det ikkje så rart om det er mykje likskap mellom dei kulturtypar som er blitt utvikla i dei ymse artene. Vi skal her gi eit oversyn over nokre av dei eigenskapar som særleg karakteriserer kulturplantene.

Frøspredingsmekanismane er alt nemnt. Utvikling av kulturtypar med fastsittjande frø er generelt for alle frøgrøder. Mest avansert er

denne karakteren i mais. Maisen har ikkje berre kolbar med frø som sit fast, men også kolbar som er innhylla i ei utvida bladslire, slik at både frødryss og fulgleskader er fullstendig umogeleg (fig. 6).

Jamn spiring og jamn mogning er også typisk for kulturplantene. I naturen ville det ha katastrofale konsekvensar om alt frø skulle spire ved første høve. I naturen vil artene difor vera utstyrt med fysiologiske eller mekaniske mekanismar som sikrar frøkvile ei viss tid etter mogning. Ofte er det stor variasjon i frøkvile, slik at noko frø spirer straks etter mogning medan noko blir liggjande i kortare eller lengre tid. Ved innhausting av dyrka frøgrøder vil ein berre få med seg frø av dei plantene som spirer raskt og som mognast til rett tid. Frøkvile er difor ein karakter som er blitt heilt eller delvis borte i kulturplantene.

Gigasvekst tyder at det har blitt ein auke i storleik av heile planta eller i visse planteorgan. Det kan gi seg utslag i utvida bladareal, tjukkare blad, grovare stengel, større røtter og større frukter og frø. Det er særleg dei nyttbare organ som er blitt større. Eit ekstremt døme er kulturformer av raud pepper 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 moderne sortane inneheld meire 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 utgangformene (EVANS & DUNSTONE 1970). Likevel produserer villformene like mykje organisk materiale som den moderne kulturkveiten. Det som har forandra seg er ikkje den primære produksjonsevna, men evna til å overføre dei produserte organiske emne til akset, og oppbygging av store frø.

Kål er også eit interessant døme på gigasvekst. Her har det innanfor ein og same art utvikla seg ei lang rad med kulturraser basert på oppsvulming av ulike organ. Både hodekål, rosenkål, blomkål, brokkoli, knutekål, formargkål og grønnskål er alle raser av same art, Brassica oleracea.

Det har synt seg at det er auke i celletalet meir enn auke i cellestorleik som er årsak til gigasvekst. I tabell 1 er attgjeve nokre tal frå ei gransking av SCHWANITZ og PIRSON (1955).



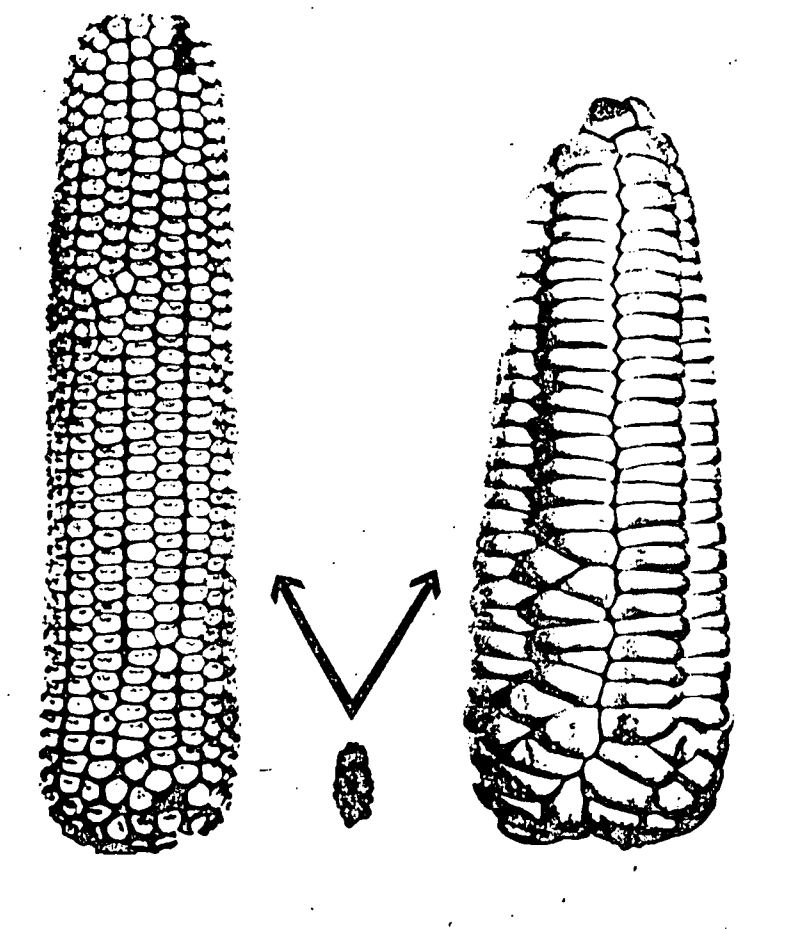


Fig. 6. Stilken av ein maiskolbe frå eit 5 - 6000 år gammalt arkeologisk funn i Mexico, samanlikna med maiskolbar av to ulike sortar av vår tids mais. (Etter MANGELSDORF 1958)

Tabell 1. Bladareal og cellestorleik i villformer og kulturformer av emmer-kveite, havre, bete og gulrot. Relative tal med villformen lik 1

	Bladareal (rel.)	Cellestorleik (rel.)
<i>Triticum dicoccoides</i>	1	1
<i>Triticum dococcum</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 carota</i> (villform)	1	1
<i>Daucus carota</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 utvikling av gigaskarakterane.

Mange av kulturplantenes villformer inneheld gift eller bitre smaksstoff som eit naturleg vern mot beiting. Bruk av slike planter til mat har sjølvsgatt ført til utval for giftfrie typar. Den viltveksande bete (*Beta maritima*) har t.d. røter som inneheld saponin og betain som gir ein vond smak. Dette spela inga rolle så lenge dei berre brukte betar som salatplante. Men då dei tok til å bruke røtene til mat, vart det utval for smakelege røter. Raudbeter og forbeter er no mest heilt frie for saponin og betain. Sukkerbete som berre er selektert for sukkerinnhald har enno mykje av desse stoffa i røtene sine.

Men det finst diverre også døme på at menneska har teke vare på dei mest vonde og skadelege variantar dei berre kunne finne. Eg tenkjer sjølvsgatt på tobakk. Villplanta, *Nicotiane sylvestris*, produserer sitt nikotin i røtene. Frå røtene blir nikotinet transportert til lauvet, og der omdana til heilt uskadelege stoff. Ved dyrking av tobakk har dei valt ut planter som vantar evna til omdaning av nikotin. To recessive gen syter for at kulturformene hopar opp nikotin i blada (SCHWANITZ 1967).

Domestiseringsprosessen har i nokre arter ført til blomsterbiologiske

endringar. Ein opphaveleg særkjønna art som vindruer, har utvikla hermafroditte kulturformer. Ein tilsvarande utvikling har det som nemnt også vore i hagejordber.

Elles er det særleg i prydplantene det har utvikla seg kulturtypar med avvikande blomsterkarakterar. Erteblomst har dei dyrka i England sidan 1699. I 1718 fann dei ein kvit mutant, i 1731 ein raud o.s.b. Desse fargemutantane vart tekne vare på slik at dei etter kvart har fått sortar med den fargevariasjon som vi no kjenner. Villtypen, som kom frå Sicilia, hadde berre fiolette blomstrar. I tillegg til ein aukande fargevariasjon, har det også i mange prydplanter blitt ein kraftig auke i tal kronblad. Her kan vi bruke Dahlia variabilis som eksempel. Ekstreme kulturformer kan ha opp i 160 - 170 kronblad medan villformen har 8. Ved kryssing mellom slike typar kjem det fram ei kontinuerleg rekkje av alle mellomformer (CRANE & LAWRENCE 1947).

#### 6. Sekundære kulturplanter

Skilnadene mellom kulturplantene og villformene deira er altså store. Villformene kan mange gonger ha så primitive verdieigenskapar at ein kan lure på kvifor dei i det heile tatt vart tekne i kultur. Dette kan for ein del arter virke gåtefullt. Kvifor domestiserte indianarane squash og graskar når villplantene har små og uspiselege frukter? Forklaringa er sannsynlegvis den at slike arter opphaveleg vart domestisert for andre føremål enn dagens bruksmåtar. Dei kan ha vore brukt som medisiplanter, til ymse slag reidskap og andre ting som vi ikkje har kjennskap til. Når dei så er blitt planta inn i hagane for å stå til rådvelde for slik bruk, har det etter kvart blitt utspalta matnyttige avvikarar som har blitt utgangspunkt for utvikling av dagens kulturtypar.

Nokre av kulturplantene starta sin karriere som ugras. Rugen invaderte kveiteåkrane i Sørvestasia. Det utvikla seg ein spesialisert ugrasrase av rug, med kulturplantteeigenskapar som rask spireevne, jamn mogning, fastsitjande frø og også auka frøstorleik. På den måten ville rugfrøet koma med ved innhaustinga, og det ville koma med i utsæden, slik at det var umogeleg for dyrkarane å bli kvitt eit slikt ugras. Då kveitedyrkinga spreidde seg nordover i Europa vart klimavilkåra etter kvart ugunstige for kveiten, og rugen tok heilt

over. Havre har oppstått på liknande vis. Også erter, linser og vikebønner har truleg byrja som ugras i kornåkrane.

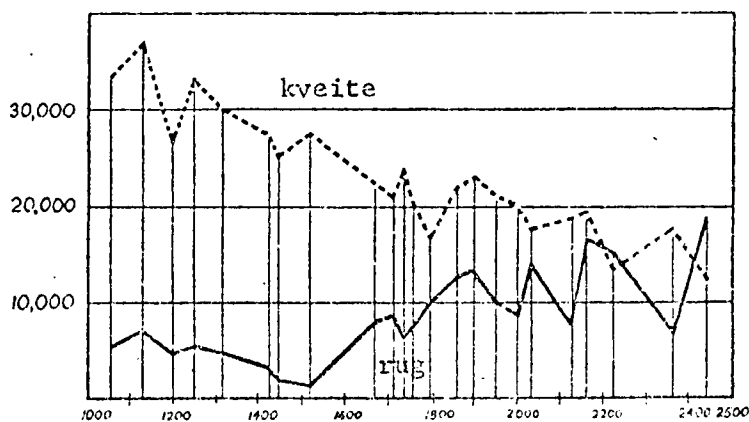


Fig. 7. Proporsjonar av rug og kveite i eit kg korn hausta i ulike høgder i sørlege delar av asiatick Sovjetsamveldet. Den loddeleine aksen syner tal frø og den vassbeire aksen syner høgd over havet i meter. (Etter DARLINGTON 1973)

## 7. Konklusjon

Men uansett korleis det no har seg at artene vart tekne i kultur, så reknar eg med at det som eit hovudmønster i omformingsprosessen må reknast med rask utvikling av kvalitative karakterar, og langsam utvikling av kvantitative karakterar. Som nemnt ligg det nesten alltid berre eitt eller nokre få recessive gen til grunn for dei kvalitative kulturplantekaraktarar. Endå om slike recessive gen har negativ seleksjonsverdi, vil det vera nesten umogeleg å eliminere dei fullstendig frå ein naturpopulasjon dersom dei oppstår ved spontane mutasjonar i ein viss frekvens. Det er difor grunn til å tru at mange av desse gena har vore til stades i dei naturpopulasjonar som var utgangspunkt for domestiseringa. Når dyrkinga har snudd seleksjonsretningen vil slike recessive gen kunne ta overhand på få generasjonar. Såleis har kulturplantene alt i frå starten fått fortrinn som har skilt dei klårt ut ifrå villplantene. Men oppbygging av dei kvantitative karakterar har gått for seg gjennom heile dyrkingssoga.

Populasjonsgenetikken seier oss at evolusjon av kvantitative karakterar, som har eit polygent grunnlag, umogeleg kan gå fort. Ved kryssing mellom villplanter og kulturplanter har dei fått fram ein kontinuerleg serie av mellomformer, som klårt syner det polygene grunnlag for dei kvantitative kulturplanteegenskapar (fig. 8).



Fig. 8. Variasjon i avkom etter kryssing mellom villform (øvt til venstre) og kulturform (øvt til høgre) av paprika. I andre rekkja ovanfrå er frukt av  $F_1$ . Nedanfor  $F_2$ -variasjonen. (Etter SCHWANITZ 1967)

Dette er også demonstrert arkeologisk. Ved utgravingar i Mexico har dei til dømes funne suksessivt smærre maiskolbar etter kvart som dei har kome ned til eldre og eldre lag.

Kulturplantenes evolusjon er ei fantastisk historie. Den formue som ligg gøymt i kulturplantenes arveanlegg, er ein arv som har bygd seg opp, gen for gen, gjennom ei eldgamal bondesoge. Det er dei største verdiar som er skapt ved menneskeleg verksemd på denne jord.

### TILLEGG

#### Gensenterteorien

Den teori at kulturplantenes opphav er lokalisert til nokre få stader i verda, vart framsett av ein russar ved navn Nikolai Ivanovitsch Vavilov (1887 - 1943). Han var professor i botanikk, genetikk og jordbruk, og sette seg føre å utforske den genetiske variasjon innanfor dei ymse arter av dyrka planter. Han sende ut ekspedisjonar til dei gamle kultursentra kring om i verda og samla saman tusenvis av sortar av dei viktigaste kulturplantene. Då Vavilov vart avsett i 1940 i samband med den såkalte Lysenko-saka (MEDVEDEV 1969), så hadde han ei samling på 26 000 kveitesortar. Alt i alt var samlinga på 150 000 sortar av ei mengd ulike slag nyttevokstrar. Til å utforske dette veldige materiale fekk Vavilov oppretta meir enn 400 forskningsinstitutt og forskningsgardar med til saman 20 000 tilsette.

Vavilov (1951) konstaterte at kulturplantenes variasjon var ulikt fordelt i verda. For kvar einskild art var det ein eller fleire stader med særleg stor genetisk variasjon. Slike variasjonssentra kalte Vavilov for gensenter, og han sette fram den hypotese at variasjonssenteret var opphavsstaden for arten.

Vavilov fann også at dei fleste arters variasjonssentra var konsentrert til nokre få stader, for det meste høgtliggjande fjellandskap i tropiske eller subtropiske strøk. Vavilovs teori gjekk ut på at det berre var 8 gensenter i verda. Dei 8 vavilovske gensenter var: 1 Nord-Kina, 2 India, 2a Indo-Malaya, 3 Sentralasia, 4 Sørvestasia, 5 Middelhavsområdet, 6 Etiopia, 7 Mexico, 8 Peru-Bolivia-Ecuador, 8 a Chile og 8 b Brasil og Paraguay (fig. 9).

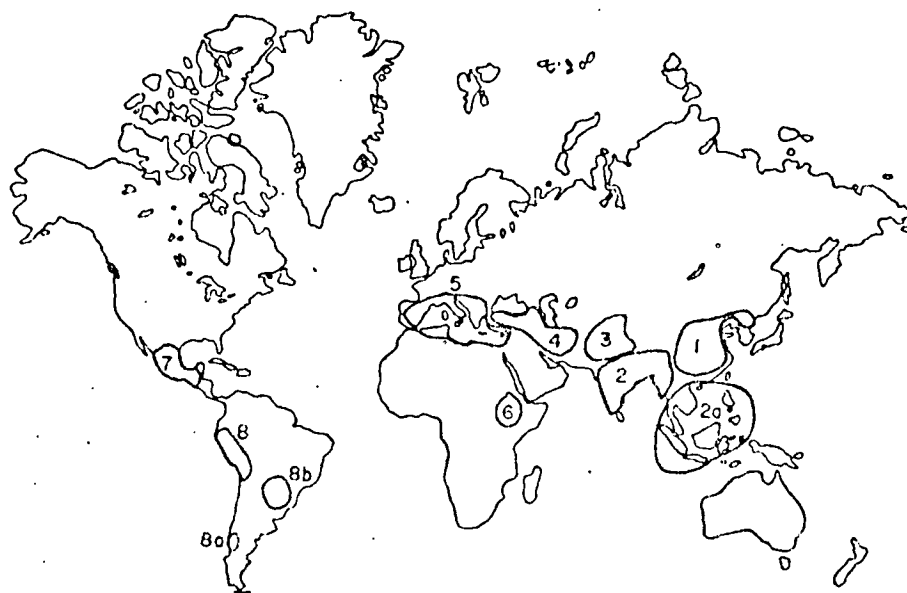


Fig. 9. Dei vavilovske gensenter

Etter Vavilovs opphavslege system gjekk nokre av artene att i fleire gensenter. Han innførte difor eit skilje mellom primære og sekundære gensenter. Det primære gensenter var sjølve opphavsstaden, medan det sekundære gensenter var oppstått etter at kulturplantene var innført frå det primære gensenter.

Variasjonen i eit primært gensenter var sterkt prega av villtypekarakterar som var genetisk dominante i høve til kulturtypekarakterane som var recessive. Såleis kunne det provast at Midtausten var primært gensenter for bygg og kveite, og at dei same artene hadde eit sekundært gensenter i Etiopia.

Vavilovs innsats vart eit avgjerande gjennombrot for arbeidet med å kartleggje kulturplantenes opphavsstader og utbreiding. Vavilov var ein pioner på området innsamling og oppbevaring av genetiske ressursar. Plantesamlinga hans vart halden ved lag ved Vavilov-instituttet i Leningrad. Og det er framleis den største genbanken i verda.

Vavilov har teke plass, og vil bli ståande mellom dei store i vitenskapssoga. Men mot hans gensenterteoriar har det no teke til

å koma innvendingar. Det finst arter som har så stor naturleg utbreiding, og som har hatt så vidt dyrkingsområde sidan dei eldste tider, at det er aldeles meningslaust å tale om noko opphavssenter.

HARLAN (1975) meiner at gensenterteorien held for dei artene som har sitt opphav i det sørvestasiatiske gensenter, i Nord-Kina og i Mexico. Derimot avviser han gensenterideen for dei artene som kjem frå dei tropiske områder i det sørlege Asia, i Afrika sør for Sahara og i Søramerika. BRÜCHER (1969) er meir radikal og går inn for ei total avvising av gensenterteorien.

I tabell 2 er dei viktigaste kulturplantene lista opp og gruppert etter opphavsstad. Lista byggjer på Vavilovs gensenterteori med revisjonar av DARLINGTON (1973). Det er mogeleg at det burde vore gjort fleire revisjonar. Bønner (Phaseolus vulgaris) som er heimført til Mexico, skal etter BRÜCHER (1968) vera heimehøyrande i Søramerika. Havre og rug kjem eigentleg ifrå Sørvestasia, men der gjorde dei seg berre gjeldande som ugras i kveite. Etter kvart som kveitedyrkinga spreidde seg nord gjennom Europa, kom rug og havre nokre stader til å ta over som kulturplante fordi dei tålte klimaet betre enn kveiten. Det kan såleis diskuterast om det er rett å seia at Europa er opphavstaden for rug og havre.

Skulle havre og rug bli flytta over til det sørvestasiatiske gensenter, så blir Europa sitjande att med berslag innan slektene Ribes og Rubus som einaste bidrag til vårt totale kulturplantetilfang. Men då har vi altså sett bort ifrå eng og beitevokstrar. Tek vi med dei, kjem Europa inn som ein svært viktig verdsdel. HARTLEY & WILLIAMS (1956) oppgir at 40 grasarter dekkjer om lag 99 % av all tilsådd grasmark i verda. Dei fleste av desse artene høyrer heime i den tempererte sone, og først og fremst i Europa (figur 10). Av dei 40 artene er berre 9 tropiske. Også kløveren har europeisk opphav (WEXELSEN 1937).



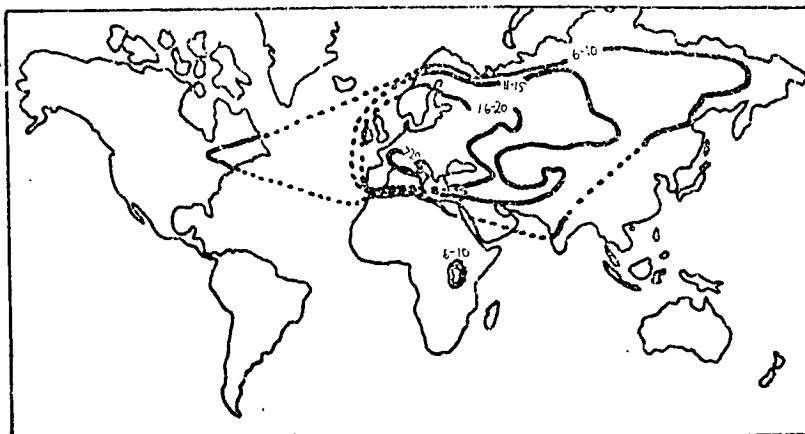


Fig. 10. Tal viktige dyrka grasmarksplanter heimehøyrande i dei ymse regionar.  
(Etter HARTLEY & WILLIAMS 1956)

Tabell 2. Viktige kulturplanter gruppert etter opphavsstad

1. Midtausten

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

2. Middelhavsområdet

Vicia faba	Vikkebønner
Brassica oleracea	Kål
Brassica napus	Kålrot
Olea europaea	Oliven
Allium sativum	Kvitløk
Lactuca sativa	Salat
Beta maritima	Bete
Asparagus officinalis	Asperges
Pastinaca sativa	Pastinakk
Rheum officinale	Rabarbra
Humulus lupulus	Humle

3. Europa

Avena sativa	Havre
Secale cereale	Rug
Ribes spp.	Rips
Rubus spp.	Bringebær

4. Etiopia

Coffea arabica	Kaffe
----------------	-------

5. Sentralafrika

Sorghum vulgare	Sorgum
Sesamum indicum	Sesam

6. Vestafrika

Elaeis guineensis	Oljepalme
-------------------	-----------

7. Sentralasia

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

8. Austindia - Burma

Oryza sativa
Cucumis sativus
Gossypium arboreum
Corchorus olitorius
Piper nigrum
Acacia arabica
Saccharum officinarum

Ris
Agurk
Bomull
Jute
Pepper
Gummitre
Sukkerrøyr

9. Sørøstasia

Dioscorea spp.
Citrus maxima
Musa spp.
Cocos nucifera
Elettaria cardamomum

Jam
Grapefrukt
Banan
Kokosnøtt
Kardemomme

10. Kina

Avena nuda
Glycine max
Raphanus sativus
Prunus armenica
Prunus persica
Citrus nobilis
Morus alba
Camellia sinensis

Naken havre
Soyabønne
Reddik
Aprikos
Fersken
Appelsin
Morbærtre
Te

11. Mexico

Zea mays
Ipomoea batatas
Phaseolus vulgaris
Capsicum spp.
Gossypium hirsutum
Agave sisalana

Mais
Søtpotet
Bønner
Raud pepper, Paprika
Bomull
Sisalhamp

12. USA

Helianthus annuus
-------------------

Solsikke
----------

13. Mellomamerika

Cucurbita spp.
----------------

Squash, Graskar
-----------------

14. Peru

Solanum tuberosum
Phaseolus lunatus
Lycopersicum esculentum
Nicotiana tabacum

Potet
Limabønne
Tomat
Tobakk

15. Chile

Fragaria chiloensis
---------------------

(Ein jordberart)
------------------

16. Brasil - Paraguay

Arachis hypogaea
Theobroma cacao
Ananas comosus

Jordnøtt
Kakao
Ananas

SITERT LITTERATUR

- BRUCHER, H. 1968. Die Evolution der Gartenbohne. *Angewandte Botanik*, 42, 119 - 128.
- BRUCHER, H. 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.
- CRANE, M.B. and LAWRENCE, N.J.C. 1947. The genetics of garden plants. MacMILLAN & Co. Ltd. pp 299.
- DARLINGTON, C.D. 1973. Chromosome botany and the origin of cultivated plants. George Allen & Unwin, London. pp. 231.
- DARWIN, G. 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.
- GALINAT, W.C. 1971. The origin of maize. *Ann. Rev. Gen.* 5, 447 - 478.
- HAGBERG, A.E. and CARLSSON, K.E. 1969. Breeding for high protein content and quality in barley. In IAEA/FAO, STI/PUB 212, Vienna, p 23 - 28.
- HARLAN, J. 1965. The possible role of weed races in the evolution of cultivated plants. *Euphytica*, 14, 173 - 176.
- HARLAN, J. and ZOHARY, D. 1966. Distribution of wild wheats and barley. *Science*, 153, 1074 - 1080.
- HARLAN, J. 1970. Evolution of cultivated plants. In: Genetic Resources in plants, IBP-handbook No 11. Ed.: O.H. FRANKEL and E. BENNETT. pp. 19 - 32.
- HARLAN, J. 1971. Agricultural origins: Centres and non-centers. *Science* 174, 468 - 474.
- HARLAN, J. 1975. Geographic patterns of variation in some cultivated plants. *J. Heredity*, 66, 184 - 191.
- 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. pp. 190 - 199.
- HELBÆK, H. 1959. Domestication of food plants in the old world. *Science*, 130, 365 - 372.
- HUETHER, C.A. 1968. Exposure of natural genetic variability underlying the pentamerous corolla constancy in *Linanthus androsaceus*. *Genetics*, 60, 123 - 146.
- KAPLAN, L. 1965. Archeology and domestication in american *Phaseolus*. *Econ. Bot.* 19, 358 - 368.
- 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.
- MATHER, K. 1942. The balance of polygenic combinations.  
J. Genet. 43, 309 - 336.
- MEDVEDEV, Z.A. 1969. The rise and fall of T.D. Lysenko.  
Colombia university press.
- OHNO, S. 1970. Evolution by gene duplication.  
Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg-New York. pp. 160.
- PICKERGILL, B. 1969. The domestication of chili peppers.  
In : Domestication and explorations of plants and animals. p 443  
- 450. Ed.: P.J. UCKO and G.W. Dimbley.
- SCHWANITZ, F. und PIRSON, H. 1955. Chromosomengrösse, Zellgrösse und  
Zellenzahl bei einigen diploiden Gigaspflanzen.  
Der Züchter, 25, 221 - 229.
- SCHWANITZ, F. 1966. The origin of cultivated plants.  
Harvard University press, pp. 175.
- SCHWANITZ, F. 1967. Die Evolution der Kulturpflanzen.  
Bayerischer Landwirtschaftsverlag, München, Basel, Wien, pp. 463.
- 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. pp. 399.
- 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.
- VAVILOV, N.I. 1951. The origin, variation, immunity and breeding  
of cultivated plants. Selected writings.  
Chron. Bot. 13, 1 - 366.
- WEXELSEN, H. 1937. Undersøkelser over norsk rødkløver.  
Tidsskrift for det norske landbruk, 44, 41 - 67.
- ZOHARY, D. 1965. Colonizer species in the wheat group. In : The  
genetics of colonizing species. Ed.: H.G. BAKER and G.L. STEBBINS  
pp. 403 - 419.
- ZOHARY, D., HARLAN, J.R. and VARDI, A. 1969. The wild diploid pro-  
genitors of wheat and their breeding value.  
Euphytica, 18, 58 - 65.
- ZOHARY, D. 1970. Centers of diversity and centers of origin.  
In : Genetic Resources in plants. IBF- handbook No 11.  
Ed.: O.H. FRANKEL and E. BENNETT, pp. 33 - 42.