

KLASIKOAK, S.A. lukro-asmorik gabeko elkarteak argitaratu du
obra hau, elkartearen sustatzaile eta partaideak honako erakunde hauek izanik:

Fundación BBVA



Bilbao Bizkaia Kutxa — BBK



Gipuzkoa Donostia Kutxa — KUTXA



Caja VITAL Kutxa



Euskal Herriko Unibertsitatea — UPV/EHU



Deustuko Unibertsitatea



Plan de Fomento
de la Lectura



Jatorrizko izenburua:

Genetics and the Origin of Species

Euskaratzailea: *Aiora Odrizola - Elhuyar Fundazioa*

Lehen argitalpena: 2008ko uztailean

© Columbia University Press

© Itzulpenarena: *Aiora Odrizola*

© Klasikoak, S.A. 2008

Begoñako Andra Mari, 16

48006 Bilbo

Tel.: 944 161 489

Fax: 944 166 348

Erabat debekaturik dago, Copyright-titularren idatzizko baimenik gabe, legeek ezarritako zigorraren pean, zatika edo osorik obra hau birsortzea edozein bitartekoz edo prozeduraz, erreprografia eta trataera informatikoa barne direla, baita beronen aleak alokapen edo mailegutza publikoaren bidez banatzea ere.

ISBN: 978-84-96455-26-9

Lege gordailua: Bl.-2288-08

Diseinua Azala: Área Gráfica

Roberto Turégara

San Lorenzo, 5. 28004 Madrid

Diseinua Maketa: LA Diseinua

Begoñako Andra Mari, 10. 48006 Bilbo

Inprimaketa: Gestingraf L. B. A.

Ibarsusi Bidea, 3. 48004 Bilbo

GENETIKA ETA ESPEZIEEN JATORRIA

Itzultzailea: Aiora Odriozola - Elhuyar Fundazioa

Theodosius Dobzhansky

GENETIKA ETA
ESPEZIEEN JATORRIA



HITZAURREA

GENETISTAK ETA NATURALISTAK

Descent of man (Gizakiaren ondorengoak) lanaren bigarren argitalpenean, Darwinek esan zuen, nahaste etengabeen aurrean maiz egin ohi zuen eran, bi helburu izan zituela buruan *Espezieen jatorria* idatzi zuenean: lehenengoa, eboluzioaren izaera bera aipatzea; eta bigarrena, hautespen naturalaren teoria eboluzio-aldaketaren mekanismotzat proposatzea.

«Bi xede ezberdin nituen buruan: lehena, espezie bakoitza bere aldetik sortu ez zela erakustea; eta bigarrena, aldaketaren eragile nagusia hautespen naturala izan zela frogatzea . . . Eboluzioaren printzipioa onartu baina hautespen naturala baztertzeko duen zenbait jendek, nire liburua kritikatzeko duenean, ahaztu egiten du nonbait goiko bi helburu horiek nituela buruan; horrenbestez, hutsegiterik egin badut hautespen naturalaren indarra gutxietsita —ez dut hori inola ere onartzen— edo puztuta —litekeena da, izatez—, gutxienez esan dezaket laguntza egokia eskaini dudala sorrera bereiziaren dogma bazterrean uzteko. Hala espero dut behintzat».

Darwinek behin eta berriro eman zituen argibide horiek, arrazoi soil batengatik: uste zuen lehenengo helburuarekin arrakasta izan zuela, pertsona ikasi ia guztiek onartzen baitzuten jada eboluzioaren egitatea; baina bazekien bigarren helburua lortzetik urrun zebilela, eta ez zuen ikusten bere bizitzan arrakasta izateko aukerarik. Darwin beldur zen jendeak egitatea eta mekanismoa nahasiko ote zituen, eta adierazi zuen hautespen naturalaren eztabaida argitugabeak oihartzuna kendu ziola eboluzioaren egitatea finkatzeko egin zuen lorpen handiari.

(Gaur egun, «kreaionismo zientifiko» delakoaren literaturari begiratuz gero, ikusiko dugu Darwinen beldurra zentzuzkoa zela, eta ez paranoikoa. Izan ere, azkenaldian pentsamolde zaharkituko jende berria propaganda egiten ari da eboluzio-mekanismoei buruz gaur egun ditugun eztabaida osasungarriak apropos desitxuratuz eta alda-

rrikapen faltsu bihurtuz; horren ondorioz, zientzialariak berak ere hasi dira eboluzioaren egitatea zalantzan jartzen).

Mekanismoen inguruan egon zen adostasun falta izan da eboluzio-teoriaren frustraziorik handiena Darwinen garaitik gure mendean ongi sartu arte. Zientzialari askok herentziaren gaineko ezjakintasuna jo zuten frustrazio horren oinarritzat, eta, beraz, ironikoa da Mendelen legeekin gaia berriro azaltzean ezer konpondu beharrean gaia are gehiago nahasi izana (hala ere, biologo gehienek ez zuten onartzen, natura-historialariek askotan berresten bazuten ere). Hemeretzigarren mendearen amaierako gatazkek bi lehiakide nagusi jarri zituzten aurrez aurre: 1) Darwinen hautespen naturala, batetik, ausazko bariazioa lehengaitzat eta hautespena sortze-indartzat baititu; eta, bestetik, 2) zenbait aukeraren multzoa —neolamarckismoa, hainbat motatako ortogenesiak eta bitalismoa, barne— zeinen arabera aldakuntza bera baita indar sortzailea eta hautespen naturala bigarren mailan geratzen baita, egokitzen ez dena ezabatzeko beste eginkizunik ez duenez.

Vries-en ideiatik abiatuz (espezieen jauzikako jatorria makromutazioa da) Mendelek lehenengo aldiz eboluzio-teorian eragin nahi izan zuenean, kaosa areagotu besterik ez zuen lortu, beste aukera bat, hirugarrena, gehitu baitzuen, Darwinen aurkakoa hori ere. Teoria harren arabera, bat-bateko eta ustekabeko mutazioa da eboluzioaren sortze-indarra, eta hautespen naturala borrarora besterik ez da.

William Bateson (1894) jauzikako jatorriaren aldeko izan zen denbora luzez eta kexu agertu zen 1922ko hitzaldi batean eboluzio-teoriaren egoera txarragatik: «Genetika-giroan gero eta gutxiago entzuten da jendea eboluzioari buruz hitz egiten, eta, orain, gaia bertan behera gelditu da. Beste zientzia batzuetako ikasleek galdetzen digutenean espezieen jatorriari buruz zer pentsatzen den gaur egun, ez dugu erantzun garbirik. Agnostizismoak hartu du fedearen tokia».

Guztiok dugu kontakizun heroiko honen laburpen ofizialaren berri (tentuz ibili beti *ofizial* eta *heroiko* entzutean; biak bateratzea gehiegizko sinplifikazioa da, ziur): laborategiko genetistek frogatu zuten aldakuntza txiki eta etengabeak ere mutazioei zor zaizkiela, eta mikromutazioek ederki balio dutela Darwinek aurreikusi zuen lehen-gaia izateko. Gero, populazio-genetistek erakutsi zuten hautespen-presio txikiak eraginkorrak izan daitezkeela eboluzio-maila guztietan, baina albo batera utzi zituzten beste aukera hauek: moldatzera

zuzendutako bariazioa (lamarckismoa, bitalismoaren forma batzuk eta ortogenesisia) eta forma berrien jauzikako jatorria. Eboluzio-genetikaren ildo nagusi sortu berri horrek natura-historialari kontserbadore gehiago bereganatu zituen. Diziplinak, bata bestearen atzetik, ildo haren eraginpean erori ziren, domino-ilara bat indar berri eta geldi ezin baten aurrean bezalaxe. Dobzhansky-k (1937 —argitalpen berri-tua da liburu hau—) lehenengo jarraibideak eman zituen, eta ondoren etorri ziren Mayr (1942, sistematika), Simpson (1944, paleontologia), Rensch (1947, morfologia) eta Stebbins (1950, botanika). Beraz, sintesi modernoak agertua zen, populazio-genetikan oinarritua eta darwinismo ortodoxoaren eraginpekoa. Darwinek irribarre egin zuen, pozik, Westminsterreko Abadiatik. Ehun urte igaroak ziren *Beagle* ontzia porturatu zenetik, baina, azkenean, berretsi egin zen haren teoria.

Liburuaren parte asko egia dira, eta eboluzionista profesional askok ez dituzte behar bezala ulertu. Sintetizista ortodoxo modernoak Darwin baino haratago joan ziren hautespen naturalarekiko konfiantzan. Hori dela eta, Darwinen garaietatik gaur egunera arte lerro jarraitu bat dagoela iruditzen zaigu maiz, eta ahaztu egiten zaigu Batesonek azaldutako kaosa oso duela gutxikoa dela. Ernst Mayr biologoak, adibidez, kontatzen du (komunikazio pertsonala) lamarckistek trebatu zituztela bera eta Rensch, eta 1930eko hamarkadan ondo sartu arte ere herentzia leunaren errealitatea eta garrantzia onartzen zituztela. Sintesi modernoak sortutako zirrara eta lortutakoaren garrantzia baloratzeko, lehenik aitortu behar dugu ez zela tradizio darwindar luze eta lasai baten ondorio izan; aitzitik, eremu nahasi batean zeuden aukera garrantzitsuen ordez ezarritako eta ordena emankorra inposatu zuen zerbait izan zen.

Hala ere, uste dut ohiko istorioaren zati garrantzitsu bat engainagarria dela, gutziz faltsua ez esatearren. Joera murriztaileak aspaldidanik desitxuratu du zientziari buruz dugun ikuspegia; izan ere, joera horrek prestigio-ordena bat finkatzen du objektuen funtsezko osagaiak ikertzen dituzten diziplina kuantitatiboak eta esperimentalak baloratzuz, eta eremu integralak eta historikoak murriztuz. Testuinguru horretan, genetika hobe da historia naturala baino —eta sintesi modernoak genetikako egiak jarri behar ditu taxonomo-talde geldo eta zaharkituen (edo erabat ezjakinen) gainetik—. Horregatik, sintesi modernoak egia-

ren ildo bakarreko transferentzia gisa irudikatzen da sarritan, darwinismoaren premiazko aldarrikapen genetiko gisa. Dobzhansky genetista zenez, eta bere 1937ko liburua sintesi modernoaren dokumentu sortzailea izan zenez, istorio arrunt hark indarra hartu zuen.

Ernst Mayr-ek interesez aztertu du ikuspegi hori, eta desafio egin dio sintesi modernoaren azterketa sakon batean (Mayr eta Provine, 1980). Sintesia benetako interakzioa zela dio, eta ez ildo bakarreko transferentzia. Mayr-ek «genetista esperimentalak» eta «populazio-naturalistak» bereizten ditu, eta honela dio:

«Kausaren azterketan bereizten dira (hurbilekoan eta urrutikoan), bakoitzaren eboluzio-hierarkiaren mailan eta aztertu zituzten dimentsioetan.

Bi ikerketa-tradizio oso ezberdin ordezkatzeko zituzten, zinez. . . . Eboluzio-sintesiaren garaian, bi tradizio oso ezberdin horiek bat egin zuten. Halakoak noizean behin baino ez dira gertatzen zientziaren historian. . . . 1937tik 1947ra, hain zuzen ere, ikerketa-tradizioen sintesi hori gertatu zen, lehendik antzeman ezin zen arren».

Sintesi modernoa indartzeko naturalistek genetistei eskainitako ikuspegi eta proposamenen artean, hauexek aipatzen ditu Mayr-ek: populazioaren pentsaera, espezie politipikoak, espezie biologikoen kontzeptua (ugalketaren bakartzea nabarmenduta) eta jokabideak eta funtzio-aldaketek eboluzio-berritasunen jatorrian duten zeregina.

Hauxe dio: «Naturalistek konpondu zuten, azkenean, espezie handien arazoa, genetistek ekidin zuten edo modu tipologikoan erantzun zuten arazo hura».

Onartzen dut, jakina, Mayren ikuspegia haren lanbidearen eta bizitzako lanaren zeharkako defentsa dela hein batean. Baina uste dut haren birsorkuntza ohiko ildoaren ikuspegia baino bidezkoagoa eta zehatzagoa dela. Era berean, uste dut Mayren jarreraren defentsarik onena Dobzhanskyren bizitza eta lana kontuan hartzea dela; Dobzhanskyren libururik onenak —berriro inprimatu dugun honek ere— sintesi modernoaren dokumentu nagusi eta sortzaileztat balio izan zuen. Zergatik lortu zuen Dobzhanskyk beste inork modu integralean lortu ez zuena? Zergatik bateratu ahal izan zituen genetikako tradizioak eta historia naturala, eta sintesi modernorako esparrua finkatu? Halako galdera zabalek ez dute erantzun bakunik, baina laburpen bat egin dezakegu. Ameriketako Estatu Batuetan artean loratu gabe zegoen ikerketa-tradizioa abiatu zuen Dobzhanskyk, eta horixe behar zen

sintesiaren itxaropenerako. Labur esanda, bi izaera zituen: genetista, gerora hori aukeratu baitzuen; eta naturalista, trebakuntza nagusia arlo horretan jaso baitzuen. Estatu Batuetan bananduta zeuden bi tradizio horiek —bakoitza bere aldetik zebilen, elkarren aurka ez esatearren— Dobzhanskyk elkartu zituen.

DOBZHANSKY ETA ERRUSIAKO LOTURA

1974an Ernst Mayr-ek artean bizi ziren sintesi modernoaren sortzaile guztiak elkartu zituen (Simpson eta Rensch ezin izan ziren agertu) biologia-historialarien batzar batean, haien lana balioztatu eta ebaluatze aldera. Nire heroi guztien bilera horretara joateko ohorea izan nuen. Baina jende hori ezin zen historiaren gaira mugatu; garapen berriek zirrara handiagoa eragiten zieten, eta *Evolution* edo *The American Naturalist* aldizkariaren azken aleei buruz hitz egin nahi zuten. Buru bikainak ez dira inoiz isiltzen. Beren bizitzetan atzera egin zute-nean, oroitzapen argi bat agertu zitzaien. Sintesiari buruzko libururik bikainenak ez ziren elkarrekin zerikusirik ez zuten liburuki soil batzuk, inspirazioa Fisher, Haldane eta Wright-etik bakoitzak bere aldetik hartzen zuten liburuki batzuk. Aitzitik, han bildu ziren autore guztiek Dobzhanskyri begiratzen zioten (eta hark atsegin handiz hartzen zituen loreak), eta, beren esanetan, *Genetika eta espezieen jatorria* (1937) liburuan inspiratu ziren batez ere. Dobzhanskyk ildo saihestezin baten lehen mugarria izateko zortea izan zuen; baina, horrez gain, haren liburua ere hurrengo liburuki guztien bultzatzaile zuzena izan zen.

Sintesi moderno batez ere hiru ikerketa-tradizioren bat-egite darwindar gisa hartzen badugu —populazio-genetika teorikoa¹, genetika esperimentalak eta taxonomia, eta historia naturala—, zergatik izan zen Dobzhansky eragile nagusia?

Estatu Batuetan, genetika esperimentalaren eta historia naturalaren tradizioak hain zeuden bereizita, ez zen espero batasuna handik etortzerik. Hasieran, Thomas Hunt Morgan Estatu Batuetako lehen

¹ Ironia moduan, uste dut Fisher, Haldane eta Wright-en jatorrizko lan matematikoak ez zituztela (edo ezin izan zituztela) inoiz sintetista nagusiek irakurri, Simpson-ek izan ezik. Hori aitortu zidaten irribarrez Dobzhanskyk nahiz Mayr-ek. Autoreek ingeles arruntean zabaltu zitzaizketen ondorio nagusiak, eta hala egin zuten; hortaz, kontsumo orokorrerako eskuragarri zeuden.

genetista esperimentalarekin lan egiteko alde egin zuen Dobzhanskyk Errusiatik. Mayren konferentziari eginiko iruzkinetan, Morganek historia naturalarekiko zuen jarrera ekarri zuen gogora Dobzhanskyk.

Naturalista ia mespretxuzko hitza zen haren ustez; *zientzialari* hitzaren antonimoa. Baina Morgan bera naturalista aparta zen, eta, animaliak eta landareak ezagutzeaz gain, gustuko zituen itxuraz. . . . Morgan biziki eszeptikoa zen espezieak biologiaren eta eboluzioaren errealitatetzat hartzeari dagokionez. Espezien arazoa ez zitzaion interesatzen; besterik gabe. . . . Biologiak oso murritzaila izan behar zuen. Fenomeno biologikoak kimikaren eta fisikaren arloetan azaldu behar ziren. Morganek berak gutxi zekien kimikaz, baina zenbat eta gutxiago jakin, hainbat eta liluratuago zegoen kimikak ustez zituen botereak ikusita. Fenomeno biologikoei buruz kimikako terminoak azaletik erabiliz hitz egiten bazioten, hunkituta gelditzen zen.

Dobzhanskyk gogorarazi zuen, halaber, Morgani «gustatzen zitzaiola esatea genetika eboluzioari erreferentziarik egin gabe azter daitekeela». Ernamuinduko ote zen sintesia lur horretan?

Baina gauzak beste erabatekoak ziren Dobzhanskyren herrialdean, Errusian; izan ere, han genetika esperimentalaren historia naturalaren testuinguruan garatzen zen, eta genetika ikasi nahi zuten naturalistek jarduten zuten jakintza horretan, eta ez historia naturalaz ikasitakoa ahazten edo baztertzen zuten laborategi-genetistek.

Dobzhansky 1900. urteko urtarrilaren 25ean jaio zen, Kievetik 130 milia hego-ekialdera dagoen Nemirov hirian (Ukraina). Kieveko Unibertsitatean graduatu zen 1921ean, eta Kieveko Institutu Politeknikoko Zoologiako irakasle-laguntzaile izan zen 1924ra arte. Lenin-graden egin zuen Errusiako gainerako ibilbidea, unibertsitatean eskolak ematen eta Iurii Filipchenko eboluzionista handiarengandik hurbil lan egiten. Nikolai Vavilov lysenkoismoak eragindako martiri ospetsuena ere Leningraden ari zen lanean, eta bere ahalmenaren gorenean zegoen erakunde barruan.

Dobzhansky 1927an joan zen Errusiatik, Rockefeller Fundazioak ikerketa-beka bat eman zionean Morganen Columbiako laborategian lan egiteko. Morganen atzetik joan zen CalTech Institutura, eta hango genetika-sailean egon zen irakasle 1929tik 1940ra. Dobzhansky Columbia Unibertsitatara joan zen gero, bere ibilbidearekin jarraitze-
ra; 1962an Rockefeller Unibertsitatean hasi zen lanean, eta, azkenik, Kaliforniako Unibertsitatean, Davisen. 1975ean hil zen, esperimen-

tu eta etorkizunerako plan mordoa agertzen ari ziren garaian. Haren ahotsa ez zen inoiz isildu; haren konpromisoa ez zen inoiz ahuldu. Gure garaiko eboluzio-genetista bikainena izan da. 1970era arteko bibliografia osoa aurkitu daiteke hemen: Levene et al. (1970).

Errusian Dobzhansky ez zen bereziki genetista gisa trebatu —hori nekez ulertzen da eta lan honetarako ikuspegi moduan balio izan du—. Ibilbide zientifikoan hasi zenean, taxonomo klasiko bat zen, *Coccinellidae* edo marigorrien espezialista. Hasieran idatzi zituen artikulu gehienak deskriptiboak eta taxonomikoak ziren. Gerora, genetika eta eboluzioa ere landu zituen, baina artean marigorriak ziren haren ikerketagune nagusia. Bere zomorro kutunen bariazio geografikoen eta polimorfismoaren arazo fisiologikoen gaineko lan bat argitaratu zuen. Errusian idatzitako bi artikuluk bakarrik hitz egiten dute *Drosophilaz*, eta banakako geneen efektu anizkoitzei buruz 1927an eginiko azterketak.

Estatu Batuetan Morganekin lanean jardun zuenean (1927-1933), Dobzhanskyk genetika klasikoko arazoei heldu zien batez ere, eta apenas jarri zuen arreta espliziturik eboluzioaren printzipio edo interesetan. *Drosophilaren* sexua erabakitzeko mekanismoa, kromosoma-aberrazioak eta kokapen-efektuak aztertu zituen. Translokazioek errekonbinazio genetikoa prebenitzen zer-nolako zeregina duten ikeritu zuen, eta translokazioez baliatu zen geneak kromosoma-lerroetan antolatuta daudela erakusten duen lehen froga zitologikoa aurkezteko. 1930eko hamarkadaren erdialdera, eboluzio-arazoei interesa berpiztu zitzaion. 1933an, *Drosophila pseudoobscura* espezieari buruzko lehen artikulua idatzi zuen. Garai hartan, A eta B«arraza» deitzen zitzairen espezieen arteko ugalketaren bakartzea aztertu zuen artikulua horretan —orain, hurbileko espezie deitzen zaie horiei—. 1936an, alderantzizkatzeen filogeniak nola egin daitezkeen erakutsi zuen Dobzhanskyk artikulua entzutetsu batean.

Hortaz, 1936ko urrian, Columbiako Unibertsitateak Jesup hitzaldia ematera gonbidatu zuenean (1937an argitaratu zen, liburu hau bezalaxe) Dobzhansky prest zegoen bere bizitza pertsonaleko lan nagusia laburtzeko: eboluzio-sistematika eta genetika esperimentalak.

Dobzhansky egoera paregabea zegoen sintesi hori zabaltzeko: genetika esperimentalak historia naturalaren testuinguruan garatutako

ikerketa-tradizio batetik atera zelako —Errusiakotik, alegia—, gai horiek Estatu Batuetara berak eramane zituelako, eta genetika esperimentalerako munduko laborategi eta ikerketa-talderik onenean aplikatzeko aukera izan zuelako.

Lysenkoren itzalak Errusiako genetikaren historia osoa hartzen duenez, eboluzionista estatubatuar asko ez dira ohartzen Errusiako genetika zeinen sofistikaturik zene hondamendia baino lehen. Lehenik, darwinismoa denbora luzez egon zen Errusian onartuta. Horren arrazoi guztiak ez ziren zientifikoak izango, ziur asko. Darwinismoa Errusiako intelektual ezkertiarren topaleku bihurtu zen hemeretzigarren mendean, eta ospe horri luze eutsi zion Errusian, nahiz eta Europan ezaguna ez izan. Errusiako genetika, beraz, testuinguru darwindarrean garatu zen. Zehazki, Moskuko Kol»tsov Institutua bilakatu zen Errusiako esperimendu- eta populazio-genetikaren erdigune. Kol»tsov ez zen, ez naturalista, ez genetista; hala ere, lotura horren balioa ikusi zuen, eta bere genetista guztiek historia naturalean ondo trebatuta egon behar zutela zioen (Adams 1980).

Dobzhansky ez zegoen Moskun, Leningraden baizik, eta haren gainbegirale nagusiak, Filipchenkok, mendebaldeko estilo ez-darwindarra zuen. Filipchenkok azaldutako ikuspegi orokorrak oztupo izugarria jartzen zuen genetika klasikoaren printzipioen araberrako eboluzio-teoriaren sintesia egiteko: uste zuen mikro eta makroeboluzioa ezberdinak zirela printzipioz, atzerako mekanismo genetikoa ezberdinek azaldu zitzaketela. Dobzhanskyk honela zioen: «Filipchenkok garbi zuen ordena, klase eta filumen ezaugarriak ez direla mendeldarrak, eta zitoplasman egongo zirela nolabait jarrita. Aldakuntzen eta espezieen ezaugarriak kromosometako gene mendeldarretan daude».

Baina Dobzhanskyk harreman estua zuen Moskuko lankide darwindarrekin (Mayr-en konferentzian, gogora ekarri zituen nostalgiaz Moskura gaueko trenean egin ohi zituen bidaia). Adamsek dioenez (1980), garai hartan Dobzhanskyk idatziriko gutunak anbiguoak dira, eta, zenbaitetan, Filipchenkoren ikuspegiaren alde ere agertzen dira; Dobzhanskyk dio, ordea, Errusian igaro zituen urteetan isilpeko darwindarra behintzat izan zela (atzerara begiratzearen zehaztasun ezak eraginda, beharbada). Hau esan zuen: «Gogoan dut 1928ko udan Conklin-ek Woods Hole-n eman zuen eskola. Han, besteak beste, ideia hori azaldu zuen [mikro eta makroeboluzioa oso ezberdinak dira ge-

netika aldetik lotura bat egin ahal izateko], eta niri erabateko laztura eragin zidan, urte askoan eztabaidatu bainuen hori nire lagun Filipchenkorekin.»

1920ko hamarkadan, Kol»tsov Institutua *Drosophilaren* ikerketa-munduan zegoen zentro handiena izango zen. Sergei Chetverikov zen hamabiko talde nagusiaren burua. Talde horretan, Timofeef-Ressovsky zegoen, besteak beste, baina berehala Alemaniara joan zen eta hantxe aritu zen lanean gerra amaitu arte. (Chetverikoven eskolaren lana beste hizkera batera itzultzen —mendebaldeko zientzialariei ezagunago zitzairen hizkera batera— itzultzen lagundu zuen Timofeef-Ressovskyk, zentzu literal zein figuratiboan. Atxilotu egin zuten gerraostean, eta urte asko igaro zituen Errusiako preso-kanpamentuetan. Bera da Solzhenitzyn-ek Gulag-en aurkitu zuen genetista izengabea, haren liburuetan maiz agertzen dena). Serebrovskyk, bestalde, bere *Drosophila* taldea zuen Institutuan. Talde horretako kide Dubinin-ek lan handia egin zuen genetika sobietarra berriz finkatzen Lysenkok ospea galdu ondoren. Kol»tsov Institutuak opari ederra jaso zuen 1922an, H. J. Muller bisitariak *D. melanogaster* espeziearen haztegiak eman baitzizkion, Morganen eskolak identifikatutako 32 mutante ospetsuak barne. Euli horiek zirela eta, Errusiak *Drosophilaren* ikerketari ekin zion, eta Chetverikov-en taldeak zenbait aurkikuntza garrantzitsu egin zituen. Drosofologiari buruz esan behar da *D. pseudoobscura* espezie amerikarra Kol»tsov Institutuko bi genetistak (Frolova eta Astaurov) aurkitu zutela lehen aldiz. Genetista horiek ezin izan zuten *D. obscura* espeziea, ustez amerikarra, Europako anduekin gurutzatu, baina ikusi zuten forma amerikarrak beste kromosoma-berezitasun batzuk zituela eta horren arabera jarri zioten izena.

Baina Chetverikov-en eskolaren bereizgarri nagusia zen populazio naturalen genetikari eta eboluzio-ikuspegiari ematea garrantzia. Dobzhanskyk gogorazten zuen eran, Kol»tsov-ek behin eta berriz esan ohi zuen bere esperimentu-egileek historia naturalaren ohiko gaiak ezagutzen zituztela —biderketa-taulak, kasurako—. Chetverikov bera ere tximeleta-taxonomoa zen hasieran, eta gerora ikasi zuen genetika. 1926an, Chetverikov-ek oinarrizko artikulua bat idatzi zuen (1961an argitaratu zen ingelesez), biometria, genetika eta historia naturala esparru darwindarrean txertatu nahian. Kol»tsov-en drosofologistek *D. melanogaster* espeziearen populazio basatiak hartu zituzten

bariazio genetikoaren lehen azterketa sistematikoak egiteko. Morganen mutazio asko populazio naturaletan aurkitu zituztenean, indarra galdu zuen ordura arteko ideiak, hots, mutazioak eboluzio-esanahirik gabeko laborategi-aberrazioak zirela zioenak. Ondare genetikoaren edo gene-gordailuaren kontzeptua (Adams, 1979) azaldu zuten, eta jito genetikoaren teoria garatu zuten Sewall Wright-engandik aparte. Populazio naturalen heriotza-maiztasuna lehen aldiz zehaztu zuten.

Dobzhanskyk gogo biziz jarraitu zion lan horri, maiz joan zen Moskura eta oso atsegina zen Kol»tsov Institutuko langile nagusi guztiekin. Lysenkok eta II. Mundu Gerrak Institutua desegin ez balute, hogeigarren mendeko eboluzio-biologiaren historia oso bestelakoa izango zen. Baina Dobzhanskyk gorde egin zuen Errusiako genetika-aren eboluzio-ikuspegia, eta Estatu Batuetara eraman zuen taxonomo eta naturalista gisa —eta gero genetista gisa—, bere esperientziarekin batera eraman ere. Estatu Batuetako inork ez zuen nahasketa erabakigarri hori. Dobzhansky sintesiari ekiteko prest zegoen.

GENETIKA ETA ESPEZIEEN JATORRIA

Liburu bikain asko bezalaxe, Dobzhanskyren liburua ez da lehendik zeuden datuen azterketa edo kategorizazio hutsa. Aitzitik, naturarekiko jarrera orokor baten arrazoiketa luzea da, eta eboluzio-teoriaren osagai ezberdinak bateratu ditzakeen ikuspegi espezifikoa. Arrazoiketa horrek originaltasun deigarri baina fina izan zuen garai hartan, bi atal nagusi hauetan oinarrituta:

1. Eboluzioaren arazo nagusia da espezieen artean dagoen jarraitutasunik ezaren jatorria azaltzea. Kontu arrunta dirudi orain, baina Dobzhanskyri eta sintesiari zor diogu. 1937an, oso harrigarria izan zen adierazpen hori, eta, jarraitu izan balu, aldatu egingo zuen eboluzio-azterketaren ikuspegia. Morganen eta ia esperimentalista guztien iritziz, bariazioaren jatorria eta izaera edo populazioetan bariazioak hedatzeko erak dira eboluzio-teoriaren giltzarriak. Morganek arbuiatu egiten zuen espezieen arazoa; onenean, taxonomo aspertuen denborapasatzat jotzen zuen, eta, txarrean, gai faltsutzat. Izan ere, haren ustez, espezieak ez dira errealak naturaren joanean, eta gure buru eska-sek jarraitutasuna onar ezin dezaketelako bakarrik izendatzen ditugu. Dobzhanskyk, berriz, ez zuen ukatzen bariazioaren jatorria eta populazioetan hedatze hori biologiaren funtsezko gaiak zirenik. Aitzitik,

eboluzioa hierarkia-maila batzuetan gertatzen dela zioen, eta historia naturalaren gune nagusia ez zegoela beheagoko maila horietan, gogo-
goko batean baizik —espezieen jatorrian, hain zuzen (Darwinen izen-
buruan, azken batean)—. Aniztasuna naturaren egitate nagusia da (eta
1. kapituluaren lehen gaia). Espeziazioaren bidez espezieak bereizten
direnean agertzen da aniztasuna. Espeziazioak naturaren jarraituta-
sunik eza dakar berekin (1. kapituluaren bigarren gaia). Nola sor de-
zake aldaketa genetikoaren prozesu jarraituak jarraitutasunik eza? Es-
pezieen arteko jarraitutasunik ezaren jatorria eboluzio-teoriaren arazo
nagusia da. Naturalista batek bakarrik (edo are gehiago, sistematista
trebatu batek) presta zezakeen sintesiaren bidea hain modu emanko-
rrean. Esperimentalistek barreguraz hartzen zuten gai hura azterketa-
gai nagusi bilakatu zen:

Bariazio hereditarioen jatorria eboluzioaren mekanismoaren zati bat
besterik ez da. Gene-mutazioak eta kromosoma-aldaketak eragiten dituzten kau-
sa fisiologikoak ondo ezagutuko bagenitu ere, eta aldaketa horiek zer erritmotan
agertzen diren jakingo bagenu ere, oraindik asko geratuko litzaiguke eboluzioari
buruz ikasteko. Bariazio horiek eraikuntza-materialekin erka daitezke, baina
material-hornidura mugagabea izateak soilik ez du ziurtatzen eraikina egingo
denik . . . Mutazioak eta kromosoma-aldaketak etengabe agertzen ari dira, abia-
dura mugatu batean, eta, ziur asko, organismo guztietan. Baina, naturan, ez dugu
aurkitzen izaki bizidunen populazio aldakor bat bera ere denbora joan ahala gero
eta aldakorrago bilakatzen denik. Mundu organikoa milioi bat espezie bereizi
baino gehiagotan bananduta dago, eta horietako bakoitzak bere aldakortasun-
hornidura mugatua du, gainerakoen ezberdina . . . Espezieen jatorria . . . eta
bariazio hereditarioaren jatorria arazo ezberdinak dira, noski (152 or.).

2. Genetikako printzipioak laborategiko esperimentu-lanen
bidez edo populazio naturalen epe laburreko azterketen bidez ikas
daitezke, eta maila guztietako eboluzioa azaltzeko balio dezakete,
maila bakoitzeko arazoak oso ezberdinak badira ere. Zuzenean uler
daitezkeen fenomenoetan (ez denbora-eonetan fosilizatutako emai-
tzetatik gaizki ondorioztatuko direnetan) oinarrituta, eboluzio-teoria
bateratua lor dezakegu.

Dobzhanskyren sintesiari buruzko hasierako ikerketa hura,
bestalde, ezagutzeko gaitasunaren aldeko aldarrikapen metodologiko
bat izan zen, genetikari buruzko arrazoiketa jakin baten aldeko jarrera
gogor bat baino gehiago. Errusian eta Ameriketako Estatu Batuetan,
hurrenez hurren, zaintzaile izan zituen Filipchenkoren eta H. F. Os-
bornen iritzien kontra, esan zuen genetika esperimentalaren metodoek

eboluzioaren maila guztiak hartzeko behar beste printzipio eskain dezaketela. Hala ere, ez zen printzipio zilegi eta onartuetan sartu. Eta, batez ere, ez zuen adaptaziora bideratutako hautespen naturalak duen ahalmen izugarria eboluzio-aldaletaren mekanismo gisa aldarrikatu. Hark nabarmentzen zuenez, makroeboluzioa ez da aparteko gauza bat, hau da, laborategian eta populazio naturaletan eginiko esperimentulanen bidez ezagutu ezin daitekeen zerbait edo aldaketa genetiko ezberdinak (ulertezinak, agian) behar dituen zerbait. Dobzhanskyk tentuz idatzi zuen, eta nabarmen utzi zuen mikroeboluzioaren genetikan oinarrituta espero zuela ezagutzeko gaitasuna erabat lortzea.

Hala ere, esperientziak erakutsi digunaren arabera, makroeboluzio-aldaletaren mekanismoak ulertzeko geologia-eskalako denbora behar denez, bide bakarra da mikroeboluzio-prozesuak erabat ulertzea, bai giza bizitzaren iraupean ikus daitezkeenak, bai gizakiaren nahierara kontrola daitezkeenak. Horregatik, egun dugun ezagutza-mailan, berdintasun-marka jarri behar dugu makro eta mikroeboluzioaren mekanismoen artean, eta suposizio horrekin jarraituz egin behar dugu aurrera ikerketekin, lan-hipotesi horrek uzten duen heinean (45 or.).

Ez dut inola ere esango Dobzhanskyk lehentasun garrantzitsurik ezarri ez zuenik printzipio genetiko zilegi batzuk emanda. Haren arrazoiketaren ikuspegia darwindarra da, batik bat dioenean mutazioak lehengiaia besterik ez direla eta mutazioek bakarrik ez dutela eboluzio-aldaletaren norabidea zehazten. Lamarckismoa —ingurunera moldatutako aldakortasunaren teoria, funtsean— desagertzen ari bazen ere, 1930eko hamarkadan bizirik zegoen oraindik, eta Dobzhanskyk modu esplizituan kritikatzeko du hainbat pasartetan —adibidez, 200 orrialdean, fenokopiei buruzko azalpen lamarckarrak arbuiatzen ditu—.

Zientziari buruzko liburu onenak zaharkituta gera daitezke oso erraz; horixe da liburuok irakurtzearen ironia, *Catch-22* eleberri satirikoaren adinakoa ia. Dobzhanskyren liburuaren zati handi bat puztuta dagoela iruditzen zaigu gaur egun; pasarte batzuetan, eraso egiten die balizko aurkari. Baina gero ohartzen gara liburu horrek lanbide oso baten nortasuna eta estiloa ezarri zuela; izan ere, lan emankor pila bat agertu ziren harrezkero, eta, haiei esker, Dobzhanskyren hasierako adierazpenak ohiko bilakatu ziren. Sintesia baino lehen eboluzio-teoria oso egoera nahasi eta erorian zegoen, eta hori ederki igartzen da aurretik zabaldu ziren arrazoibideei begiratuz gero. Dobzhanskyri gezurtatzeko modukoak iruditu zitzaizkion; izan ere, arrazoibide haiek iradokitzen zuten laborategian ikusitako prozesu mendeldarrek ez du-

tela islatzen naturaren eboluzio-aldaketa «garrantzitsuen» estilo genetikoa, eta horrek Dobzhanskyren sintesi-itxaropena zapuzten zuen. Besteak beste, adierazpen hauek jo zituen Dobzhanskyk gezurtatu beharrekotzat: naturako bariazio jarraitua ez-mendeldarra da, eta laborategiko mutazio-bariazio diskretua ez bezalakoa (91 or.); aldakuntza mendeldarrak behe-mailako taxoen arteko ezberdintasunak (arrazetatik generoetara artekoak) besterik ezin ditzake eragin, eta goi-mailako taxoen arteko ezberdintasunak beste prozesu genetiko batetik (ezezaguna) datoz (101 or.); kromosoma-aldaketak suntsitzaileak dira beti eta baliabideen degenerazioa ekar dezakete (116 or.); behe-mailako taxoen arteko ezberdintasunak inguruneak eragiten ditu zuzenean eta ez dute genetika- edo eboluzio-oinarririk (176 or.); Johannsenen lerro garbien esperimenduek erakutsi zuten hautespen naturalak ez duela balio eboluzio-aldaketaren mekanismo gisa (180 or.); hautespena oso motela da populazio handietan eboluzioa eragiteko, baita denbora geologikoan ere (206 or.); genetikako printzipioek ezin dute ugalketa-bakartzearen jatorria azaldu (277 or.).

Laburpena literatura-formarik aspergarriena izango da, agian, baina Dobzhanskyren sintesirako estrategia hobeto azalduko dut haren arrazoiketaren kontakizun sekuentziala eginez azterketa diskurtsiboa eginez baino.

«Aniztasun organikoa» gaiari buruzko hasierako kapituluak funtsezko premisa hau finkatzen du labur: bariazio genetikoa eta populazioetako aldaketa azaltzeaz gain, espeziazioan agertzen den jarraitutasun eza eta horrek sortzen duen aniztasuna ere azaldu behar ditu eboluzio-teoriak. Eboluzioa gutxienez hiru mailatan gertatzen da: banakoengan gertatzen den aldaketa (mutazioak eta birkonbinazioak direla eta), populazioetan gertatzen den aldaketa eta espeziazioan gertatzen den ugalketa-bakartzea (jarraitutasun ezaren arazoa). Laborategiko eta naturako populazioen azterketa esperimentaletatik ateratako genetika-printzipioen sorta bakar baten bidez azaldu daitezke hiru maila horietako gertaerak.

Bigarren kapituluak («Gene-mutazioa») dio mutazio mendeldarrak aldakuntza-mota bat sortzen duela, eta horixe dela hautespen naturala eboluzio-aldaketaren eragile nagusi bihurtzeko Darwinek behar zuen lehengai. Mutazioek atal guztiei eragiten diete, oinarrikoei nahiz azalekoei. Era guztietako efektuak dituzte, hilgarriak zein

onuragarriak; ez dira beti kaltegarriak. Era guztietako emaitza fenotipikoak ematen dituzte, ez aldaketa larriak (eta kaltegarriak) bakarrik; izatez, efektu txikiko mutazioak askoz ohikoagoak dira. Noranzko nahasikoak dira eta ez dute eboluzio-aldaketa agerpen diferentzialen bidez bakarrik sortzen. X-izpiek mutazio-maiztasun handiagoa eragin dezakete, baina ez dituzte mutazioak noranzko zehatz batean gertarazten. Mutazioak maiz gertatzen dira, baina, gutxitan gertatuko balira ere, prozesu darwindarrak ez lirateke motelduko. Laburbilduz, mutazioak ugariak dira, efektu txikia dute eta ausazko noranzkoa.

Hirugarren kapituluan, Dobzhanskyk frogatzen du mutazio horiek ez direla laborategiko fenomenoak soilik, populazio basatietan ere gertatzen direla. Azken horietan, bariazio jarraituaren oinarria osatzen dute, eta hautespen naturalak behar duen lehengai gisa balio dute. Hori izan zen Errusiako Chetverikoven eskolaren aurkikuntza nagusia. Mutazioak —Morganen ospetsuenetako batzuk barne— ez dira populazioen barruko aldaerak bakarrik, arrazen eta espezieen bereizketa genetiko nagusia ere badira modu finkatu edo zabalduan.

Hortaz, jarraitutasun osoa aurkituko dugu laborategiko banako mutanteen azterketaren eta naturako espezieen arteko ezberdintasun genetikoaren oinarriaren artean. Espezieen jatorria ez da, berez, zerbait misteriozua eta ez dago gure esperimentuetan ikus edo manipula ezin daitezkeen prozesuetan oinarritua. Sintesiak jarraitutasuna nabarmendu zuen ezagutzeko gaitasunaren berme moduan. Honela dio Dobzhanskyk:

Gene jakin bat edo batzuk populazioaren zati batean gainerakoan ez bezalakoak bihurtzen dira maiztasun batez, eta orduan hasten da arraza eratzen. Bereizketak aurrera egiten badu, arraza bateko banako gehienak edo guztiak beste arrazakoek ez dituzten gene jakin batzuk izatera irits daitezke. Azkenik, arrazen gurutzaketa saihesteko mekanismoak gara daitezke, eta, ondorioz, genotipo kolektibo bakarra zena aparteko bitan edo gehiagotan banatzen da. Mekanismo horiek garatzen direnean eta gurutzaketaren prebentzioa osatu samar dagoenean, aparteko espezieak izango ditugu» (96 or.)

Baina laborategiko genetikak beste aldaera-mota bat aztertzen du, mutazio zehatzetatik haratago doana: kromosomen egiturari, antolaketari eta kopuruari izaten diren ezberdintasunak. Lauugarren kapituluan, Dobzhanskyk frogatzen du kromosoma-aldaera horiek naturan ere badaudela, mutazio zehatzak bezalaxe, eta arrazen eta espezieen arteko ezberdintasunak eragiten dituztela (*Datu-*

ra asma-belarraren arraza-bereizketaren oinarria translokazioa dela nabarmendu zuen, eta *Drosophilaren* kasuan, alderantzikatzeari). Berriro ere, laborategiko genetika esperimentalaren eta naturako eboluzioaren arteko jarraitutasunaren aldeko argudioak ematen ditu: «Ezin da ukatu azken ikerketek bi arloak lotu dituztela, laborategian igarritako kromosoma-aberrazioak eta egoera basatian kromosoma-egituretan aurkitutako bariazioak» (146 or.). «Kokapen-efektuak» gaiaren azken atalean, Dobzhanskyk modu adierazgarrian defendatzen ditu ikuspegi integralak: kromosomak ezin dira ale bereizien ilara bateko sortak izan —edo haren hitzetan, «txorizo moduko zerbait, gene-geruza kopuru jakin bat ordena lineal zehatz baina ustekabeko batean jarrita duena» (147 or.)—; hala izanez gero, sekuentzia aldatzeak (alderantzikatzeari) eta lekua aldatzeak (translokazioa) ez luke hain efektu handia izango fenotipoetan.

Bosgarren kapituluan, «Bariazioa, populazio naturaletan» izenekoan, hasierako sintesiaren pluralismoa nabarmentzen du. Ikus daitezkeen fenomeno genetikoak eboluzio ororen iturri dira; laborategiko azterketak populazio naturalen barruko bariazioarekin lotzea eta, era berean, arraza eta espezieen osaketarekin lotzea erabakigarria da, adierazpen nagusi honen arabera:

Gaur egun, argi dago gene-mutazioak eta kromosomen egitura- eta kopuru-aldaketak direla bariazioaren eragile nagusiak. Fenomeno horien azterketak, nagusiki, laborategian eta laborategiko objektu moduan balio duten organismoetan bakarrik egin ahal izan dira. Hala ere, ez dago zalantzarik egungo eboluzio-prozesu historikorako materialak eragile horietatik eman dituztela. Izan ere, naturan dagoen aniztasun organikoa —banakoen, arrazen eta espezieen arteko diferentziak— laborategian agertzen diren gene- eta kromosoma-aldaketen esperimentuak eginez azaldu daiteke (151 or.).

Baina zer indarrek gidatzen eta zaintzen dute naturako bariazio hori? Dobzhanskyk hautespen naturala nabarmentzen du (153 or.), baina ez du uste sintesiaren geroagoko bertsio «gogorrek» esleitu zioten zeregin nagusi hori duenik. Jito genetikoa («bariazioa sakabanatzea» deitzen dio) naturako funtsezko prozesua dela azpimarratzen du, eta ez eboluzio-ondare izateko txikiegiak diren populazioetan gertatzen den ohiz kanpoko fenomenoak. Tokiko arrazak hautespen naturalaren eraginik gabe sor daitezkeela dio, eta Cramp-tonen interpretazio hau babesten du (1916, 1932): Pazifikoko *Parula* lurreko barraskiloaren arraza-bereizketa ez-adaptatiboa eta ze-

haztugabea da. Eboluzio-dinamika, hein handi batean, populazioen tamainaren araberakoa dela nabarmentzen du, hautespenak ez baitu beti agintzen (eta, horregatik, banakoei eta haien mugikortasunari buruzko informazioa behar dugu, jitoaren, migrazioaren eta bakar-tzearen efektuak neurtzeko). «Arraza mikrogeografiko» terminoa darrabil, eta gehienak ez-adaptatiboak eta oinarri genetikodunak direladi; naturalista askok kontrakoa uste dute, adaptatiboak eta ez-genetikoiak direla, alegia.

Seigarren kapituluan, modu esplizituan jorratzen du hautespen naturala. Hautespen naturalaren ezintasunari buruzko okerreko ikuspegi mendeldar batzuk baztertuz hasten da Dobzhansky (Johannsen-en lerro garbien gaineko esperimentuak interpretatzean egiten diren akats logikoak, adibidez). Galdera nagusi bat egiten du gero: «Darwinek hautespen naturalaren teoria asmatu zuen adaptazioa azaltzeko; Darwinek esparru horretan arrakasta izan zuela onartuta, ideia hori estrapolatu eta esan dezakegu hautespenak eboluzio-aldaketa orenen noranzkoa kontrolatzen duela?» (180 or.) Dobzhanskyk ezetz dio, Fisher-en selekzionismo zorrotza kritikatzan du (181 or.) eta ondo hitz egiten du Robson eta Richardsen liburu bati buruz (1936) —gerora, sintetistek pentsamolde zahar eta antzuen arrastoa izatea egotzi zioten liburu horri—.

Kapituluan, nagusiki, behaketa eta inferentzia bidezko hautespen naturalaren aldeko frogez dihardu: laborategiko azterketa esperimentalak, populazio naturaletako aldaketa historikoak (melanismo industrial saihestezina barne), babesteko eta abisatzeko kolorazioa, eta banaketa geografikoaren legeak. Atal labur-labur batean (204-213 or.), Fisher, Haldane eta Wrighten populazio-genetika teorikoari buruzko eztabaida esplizitua sartzen du, haien ideia nagusia barne —«hautespen-indar txikiak nahikoa dira denbora geologikoan eboluzioa eragiteko»—.

Amaierako atal luze batean (213-218 or.), bat dator Wrighten «uharte-eredu» delakoarekin: adaptazio-paisaia bateko tontorrak betetzen dituzten populazio erdi bakartuen artean gertatzen da hautespena. «Populazioen fisiologia» are gehiago aztertzeo eskatzen du, Wrighten ereduak hiru faktore jotzen baititu garrantzitsutzat, bakoitza bere aldetik, baina inori lehentasunik esleitu gabe: jito genetiko, migrazioa eta hautespen naturala.

«Prozesu biogenetiko gisa, eboluzioak goiko eragile guztien elkarrekin-tza behar du, noski. Horren ondorioz, ezinbestean azaleratzen da eragile bakoitzaren garrantziaren arazoa.» Urtetan, eztabaidagai izan da arazo hori. Eztabaida horren emaitzak ez dira batera erabakigarriak izan orain arte; hainbat ikertzailek «eboluzioaren teoriak» idatzi dituzte, baina badirudi teorialariaren gustu pertsonalen arabera direla teoria horiek (214 or.)

Dobzhanskyk iradokitzen duenez, Wrighten ereduak naturalisten ustea azaldu dezake, hau da, arrazen eta espezieen diferentzia morfologikoa maiz ez-adaptatiboa delako ustea azaldu dezake.

Zazpigarren kapituluan, poliploidari buruzkoan, pluralismoaren gaiarekin jarraitzen du, eta landareetako espeziazioaren jauzikako mekanismo horren garrantzia nabarmentzen du:

Espezieak osatzeko prozesua motela eta mailakatua da nonbait, eta ia eskala geologikoaren denbora hartzen du. Hortaz, nabarmentzekoa da espezieak sortzeko metodo motel horrekin batera, beste era bateko mekanismoak egon behar lukeela naturan, espezie berriak azkar, tupustean eta erruz sorrarazten ditue-na (219 or.)

«Bakartze-mekanismo» terminoa Dobzhanskyk asmatu zuen, eta, zortzigarren kapituluan, genetistek albo batera utzita zeukaten baina berak eboluziorako funtsezkotzat zuen gai bat jorratzen du: naturako populazioen arteko jarraitutasunik ezaren jatorria. Intsektuen arraza ostalariak espeziazio sinpatriko hasiberrien (edo osatuen) kasuak direla uste duelako bakarrik bada ere, uko egiten dio alopatria unibertsalaren aldarrikapen orori (281 or.). Dena den, geografia-banaketari eman nahi dio lehentasuna bakartze-mekanismoen sailkapena egitean. Mayr-ek (1942) laster bihurtu zuen hori ospetsu bere espezia-zio alopatrikoaren (edo geografikoaren) teoriaren bidez. («Alopatria» eta «sinpatria» terminoak Mayrenak dira). Bakartze-mekanismoak bi kategoriatan banatzen ditu: geografikoa eta fisiologikoa (azken hori estaltze aurreko eta estaltze ondorengo mekanismoetan banatu daite-ke). Errakuntza handiren batek egon behar du hain esanahi ezberdine-ko fenomenoak nahasteko —izan ere, bakartze geografikoak espezia-zioa errazten du (edo aurrez bete beharreko baldintza da espeziazio sinpatrikoa ukatzen dutenen aburuz); bakartze fisiologikoak, berriz, espeziazioa jada gertatu dela adierazten du, eta bereizketari eusteko tresna da—. Bakartze geografikoa ez litzateke «mekanismo bakartzaile» edo «bakartze-mekanismo» gisa sailkatu behar, baina errakuntza hori ez zen zuzendu Mayr-ek terminologia erabilgarri hau asmatu zuen

arte: espeziazio «alopatrikoa» eta «sinpatrikoa». Hala ere, badirudi Dobzhanskyk badakiela bi gauza ezberdin nahasi dituela, baina horiek ondo banatzeko esparrua falta zaio. Aditzera ematen du bakartze geografikoa eta fisiologikoa izatez ezberdinak direla, eta ikusten du naturako espezieak bereizteko irizpidea bakartze-mekanismo fisiologikoen presentzia dela.

Dobzhanskyk, naturalista eta taxonomo, deitoratu egiten du bere lankide genetistek bakartzearen arazoan jarritako «arreta eskasa baino eskasagoa» (278 or.). Informazio-eskasia dela eta, zenbait eboluzionistek (Richard Goldschmidt-ek, kasurako) esan zuten ondo ezberdindu behar zirela populazioen barruko eta populazioen arteko bariazioen kausak, eta, beraz, baztertu egin behar zela laborategi- eta esperimentu-genetikaren tradizioan oinarritutako edozein sintesi (257 or.).

Dobzhanskyren grina zen bere lankide genetistak bakartzearen arazoarekiko zuten axolagabekeriatik urruntzea, eta horregatik da bederatzigarren kapitulua antzutasun hibridoari buruzkoa, liburuko kapitulurik teknikoena eta zehatzena. Horregatik ez balitz, gai arraroa izango litzateke halako lan orokor baterako.

Antzutasun hibridoa bakartze-mekanismo bat da eta genetikoki aztertua izan da. Azterketa horien eboluzio-balioari buruzko txostenek ikerlan gehiago eragin ditzakete, eta, era berean, genetika-irizpideetan oinarritutako sintesia indartu:

«Biologiari buruzko literaturan, makina bat datu baliotsu aurkitu daitezke, baina erabat barreiatuta; adibidez, animalia- eta landare-erreinuetako subdibisioen hainbat bakartze-mekanismoren gertaerei buruzkoak. Bakartze-mekanismoen azterketa genetikoa, hala ere, etenda dago (antzutasun hibridoarena izan ezik). Biologo batzuek uste dute genetikak asko ikasi duela espezieen barruko bariazioen jatorriaz, baina ezer gutxi espezieen beren jatorriaz (adib., Goldschmidt, 1933); bakartze-mekanismoen genetikari buruzko informazio-eskasiak eragin du jarrera ezkor hori. (277 or.)

Azken kapituluan, «Espezieak unitate natural gisa», genetika-arloko lankideak eboluzioa espeziazioaren funtsezko mailan aztertzeraz bultzatzen ditu berriro ere Dobzhansky taxonomoak. Espezieak naturako benetako unitateak direla dio (sexuz ugaltzen diren organismoak behintzat, bai), eta ez hitzartutako kategoriak. Naturaren jarraitutasunik eza espeziazioak berak eragiten du, eta bakartze-mekanismo fisiologikoei babesten dute, populazioek bat egitea prebe-

nitzen dute eta. Espezieak bakartze-mekanismo fisiologikoen eboluzioa dela-eta betiko bananduta geratu diren taldeak direla esaten badugu (336-337 or.), naturalisten eta sistematisten espezieek bat egingo dute, eta, ondorioz, eboluzio-teoria bateratua sortzeko oinarri komuna ezarriko dugu.

Laburpen horrek ez dio Dobzhanskyren aurkezpen aberats eta zoliari merezi duen beste aitortzen. Arrazoiketa nagusiaren laburpen mugatu bat besterik ez da. Baina erakusten du sistematikako eta historia naturaleko tradizioetan murgildutako genetista batek abiarazi zuela sintesia. Genetista esperimantal estatubatuar arrunt batek ez zuen izango, ez interesik, ez trebakuntzarik, naturako jarraitutasunik ezari buruzko galderak egiteko eta bakartze-mekanismoen genesisia eboluzioaren giltzarritzat hartzeko. Sintesian bat egiten zuten benetan genetika eta historia naturalak; ez zen arlo aurrerakoi bat beste lanbide kontserbadore baten gainean inposatzen.

SINTESIA GOGORTUZ

Genetika eta espezieen jatorria liburuak hiru argitalpen izan ditu (1937, 1941 eta 1951). Darwinen *Espezieen jatorria* lanaren bert-sioetan bezalaxe, ezberdintasunak ez dira azalekoak edo estetikoak, enfasian dago aldaketarik handiena —aldaketa horrek finkatu zuen eboluzio-biologiaren 1960 eta 1970eko hamarkadetarako ikerketaprograma—. Sintesiari buruzko hasierako lanek —Dobzhanskyrenek eta beste batzuek— berehala aldarrikatu zuten maila guztietan ezagutzera emateko premia, laborategiko eta naturako populazioen azterketatik zuzenean ateratako genetika-printzipioetan oinarrituta. Funtsezko enfasia oso darwindarra zen, baina eboluzio-indar onargarrien garrantzi erlatiboa neurtzeko proposamena oso pluralista zen. Zehatzago esanda, hautespen naturalak eragindako adaptazioari ez zioten zeregin nagusia edo eksklusiboa ematen. Sintesia garatu ahal-l, programa adaptazionistaren eragina eta ospea handitu egin zen (Gould eta Lewontin 1979), eta, ondorioz, beste era bateko eboluzio-aldaketak ukatu egin dira, baztertu edo garrantzi orokorrik gabeko tokiko aldaketatzat jo dira.

Dobzhanskyren hirugarren argitalpenean (1951) argi eta garbi igartzen da gogortze hori. Aldaketa guztiak ez direla adaptatiboak dio

oraindik, jakina. Karaktere batzuen maiztasuna, adibidez, kontrako mutazio-tasen arteko orekari egotzi zion (1951: 156), eta zalantzan jarri zuen odol-taldeen maiztasunen arraza-bariazioa adaptatiboa dela. Jito genetikoaren garrantzia nabarmendu zuen (1951: 165, 176), eta programa adaptazionistaren atal nagusietako bat —Britainia Handiko *Cepaea* lurreko barraskiloaren forma bateratzaileen maiztasunei buruz Cain-ek egindako lana (1951: 170)— ez zuen panselekzionismoaren frogatzat onartu.

Hautespen naturalaren gaitasunean eta ahalmenean eta eboluzio-aldaketa gehienen izaera adaptatiboan Dobzhanskyk zuen fede gero eta handiagoa agerian geratzen da tartekatu zituen pasarteetan eta aldatu zituen txostenetan. Aldaketa ez-adaptatiboari edo ez-hautatuari buruzko material gehiena duten kapituluak ezabatu egin zituen (poliploidia eta kromosoma-aldaketak; dena den, haiei buruzko informazioa beste kapitulu batzuetan sartu zuen, laburtuta bada ere). Kapitulu berri bat gehitu zuen, «Polimorfismo adaptatiboa» izeneko (1951: 108-134). Anagenesia, edo eboluzio «progresiboa», hautespenaren optimizazioaren eta indar murriztailearen bidez bakarrik gertatzen da, hau da, heriotza lehiakorrean oinarritutako hautespenaren bidez. Ustekabeko gorabeherak jasaten dituzten inguruneetara ugalkortasuna areagotuz moldatzen diren espezieek ez dute anagenesia eragiten (1951: 283).

Baina hasiera-hasieran gehitzen duena da ohiz kanpokoena. Ohiz kanpoko diot, zalantza dudalako Dobzhanskyk berak hitzez hitz esan zuena sinesten ote zuen; norbaitek esan izan balio bere hitzen ondorioz adaptazionismoarekiko lilurak hartuko zuela eboluzioaren egia zaharrenaren lekua, ziur nago zuzendu edo aldatu egingo zuela idatzitakoa.

Naturako jarraitutasunik ezari buruzko sarrerako informazioari gehitutako zati horretan, Dobzhanskyk galdetzen du zergatik ageri den leku morfologikoa hain «multzokatuta» —«Zergatik dago hainbeste katu ezberdinen multzo bat, txakurren beste bat, hartzen beste bat, eta tartean halako toki morfologiko handia?»—. Lehenik, Wrighten «adaptazio-paisaia» beste hierarkia-maila batera eramaten du —nahiz eta Wrightek berak ez izan hor aplikatzeko asmorik (Eldredge eta Cracraft 1980: 251 eta hurrengoak)—. Hala egitean, Dobzhanskyk ereduaren esanahia zabaltzen du, optimotasunik eza-

ren azalpenetik (adaptaziorik ezaren alderdi asko dituen) emaitza onenetan oinarritutako arrazoiketa adaptazionistara. Wrightek espezieen *barruko* populazioen arteko bereizketa azaltzeko asmatu zuen eredu hura. Funtsean aldarrikapen ez-adaptazionista hau azaltzeko proposatu zuen: espezie baten fenotipoan «konponbiderik onena» baldin badugu (paisaiako tontorrik garaiena), zergatik ez dute populazio guztiek hori garatzen? Eredua, klado baten barruko espezieen arteko ezberdintasunak barne hartzearen «mailaz igo-takoan», adaptazionismo zurrunaren esparru bihurtzen da. Tontor bakoitza espezie bakar baten forma optimoa da orain (ez espezie baten barruko populazio batzuen forma ez-optimoa), eta lotutako tontorrek kladoaren barruko eboluzio-izaki bereizien moldaeren konponbide onenak adierazten dituzte.

Gero, multzokatzearen arazoa konpondu nahian, arrazoiketa adaptazionista bitxi bat egiten du Dobzhanskyk. Haren arabera, eremu ekologikoa lehendik dauden «toki» optimoetan antolatzen da, eta toki horietan arrakasta lor dezake diseinurik onenak. Eboluzioak katu-multzo bat sortu du, naturaren ekonomian «mendilerro adaptatibo» bat dagoelako, ondoz ondoko tontorrak dituen eta izakiek aurkitzeko eta ustiatzeko zain dagoena.

Organismoen aniztasun izugarria lot daiteke Lurrean dauden inguruneen eta txoko ekologikoen ugaritasun ikaragarriarekin. Baina txoko ekologikoen ugaritasuna ikaragarria ez ezik, ez-jarraitua ere bada. . . .

Tontor eta ibar adaptatiboak ez daude ausaz tartekatuta. «Ondoz ondoko» tontor adaptatiboak multzoetan daude, gailurrak lepo leun samarrez bereizita dauzkan mendilerro baten antzera. Horregatik, «lehoi» espezieak hartzen duen txoko ekologikoa dezentez hurbilago dago tigre, puma eta gepardoen txokoetatik, otso, koiete eta txakalenetatik baino. Felidoen tontor adaptatiboek osatzen duten multzoa eta kanidoen tontor-multzoa ezberdinak dira. Baina felidoen, kanidoen, *ursidaeen*, mustelidoen eta beste batzuen tontor-multzoek karniboroen «mendilerro» adaptatiboa osatzen dute. Mendilerro horren eta karraskarien, saguzarren, ungulatuen, primateen eta beste zenbaiten «mendilerroen» artean «ibar» adaptatibo sakonak daude. Era berean, «mendilerro» horiek ugaztunen sistema adaptatiboaren zati dira, eta ugaztunen taldea beste sistema adaptatibo batzuetatik (hegaztienetik, narrastienetik, etab.) bananduta dago, ekologikoki eta biologikoki. Biologia-sailkapena hierarkikoa denez, modu objektiboan esan daiteke ez dagoela jarraitutasunik txoko adaptatiboetan, hau da, munduan bizi diren organismoek ingurumenetik bizi-gaia ateratzeko erabiltzen dituzten modu eta tresnetan. (1951, 9-10 or.)

Hortaz, Dobzhanskyren iritziz, kladoak eremu ekologikoetan sartzean datza taxonomiaren egitura hierarkikoa. Jarraitutasunik eza topografia adaptatiboaren adierazgarri bat da historiaren mendeko zerbait baino gehiago. Baina hori ezinezkoa da; katu-multzoa, nagusiki, homologia eta murrizketa historikoaren ondorioz osatu da, ez bairik gabe. Felido guztiak antzekoak dira, beste kladorik hartzen ez duen arbaso komun batetik datozelako. Arbaso hura ondo moldatua zegoen, eta haren ondorengo guztiak ere baliteke hala egotea. Baina multzoak eta haien arteko tarteeak historia islatzen dute, eta ez gaur egungo topografia ekologikoaren antolamendua. Espezie felido guztiek katuen *bauplan* berdingabea heredatu dute, eta ezin dira hortik asko desbideratu bakoitza bere erara (azaletik bada ere) moldatzen denean. Leku morfologikoen banaketa multzokatua genealogiatik dator, nagusiki, ez uneko adaptaziotik. Historia kontuan hartzen ez badugu eta multzokatzea topografia adaptatiboan lortzen den formarik optimoentzat hartzen badugu, oso oker gabilta. Nire lankide bat ere hala zebilen, serio-serio hau esan zidanean: grabitate-indarrek zuzentzen duten munduan, mugitzeko eta eusteko arazoen konponbiderik onena lau zenbakia delako dituzte tetrapodoek lau hanka. «Ahaztu egin ote zitzaion tetrapodoak nondik eboluzionatu zuten», pentsatu nuen harrituta.

Hautespenarekiko eta adaptazioarekiko fideltasuna handitzean, Dobzhanskyk sintesi osoa hartzen zuen joera islatu zuen (edo, zeregin berritzaileari jarraituz, berak sortu ote zuen joera?). Beste autore handi batzuen hasierako eta geroko lanei erreparatzen badiogu, aldaketa-eredu bera aurkituko dugu (ikus G. G. Simpsoni 1980an egin nion analisi, 1944 vs 1952). 1953an, esaterako, Simpsonek «eboluzio kuantikoa» birformulatu zuen, eta eboluzio adaptatibo filetikokoaren aldaera azkar gisa definitu zuen 1944an aldarrikatzen zuena baztertuz —hau da, goi-mailako taxoen jatorria prozesu ezberdin eta funtsean ez-adaptatiboak zirela baztertuz—. 1944ko «fase erabat inadaptatiboa» «erlatiboki inadaptatibo» bihurtu zen 1953an —*erlatiboki* horrek adierazi nahi du kontuan hartzen dituela beste nonbait bizi diren arbasoak eta oraindik jaio ez diren ondorengoak—. Fase «erlatiboki inadaptatibo» hori, ordea, bere ingurunera moldatzen da. Gainera, Simpsonek dioenez (1953), eboluzio kuantikoa beste edozein modalitate baino moldakorragoa da, hautespenak ohiz kanpoko zorroztasunez jokatu behar duelako halako forma-aldaketa handietan.

Ez dut ondo ulertzen zergatik gogortu zen sintesia, baina ikerketa historikorako garrantzizko gaia delakoan nago, haren emaitza urte askoan egon baitzen eboluzio-biologiaren ikerketa-programan. Hein batean, E. B. Forden «genetika ekologiko» delakoak eta haren Ingalaterrako eskola panselekzionistak izango zuten eragina. Guztia azalpen adaptazionista emateko konpromisoa hartuz eta naturan hautespen-koefiziente sendoak aurkituz lagundu zuten darwinismo-arekiko fede zorrotzari eusten. Dobzhanskyk ere konfiantza hartuko zuen makroeboluzioan ziharduten lankideen adierazpenak entzunda; Simpson, Rensch eta Schmalhausen aburuz, besteak beste, hautespenak eta adaptazioak gaitzespenik gogorrenak jaso zituzten eremu berean lor zezaketen arrakasta. Dobzhanskyk 1937ko bertsioan baino askoz arrazoiketa gogorragoa egin zuen 1951n mikro eta makroeboluzioaren arteko jarraitutasunaren alde (17 or.). Azkenik, Dobzhanskyk, bere lan enpirikoa egin ondoren, are gehiago sinesten zuen hautespenaren boterean. 1937an, jito genetikoari egozten zion *Drosophilaren* populazio naturaletan izaten ziren alderantzizkatze-maiztasunak; gerora ohartu zen maiztasun horiek gorabehera erregular eta errepikakorrek zituztela garai batetik bestera, eta pentsatu zuen adaptatiboak izan behar zutela (eta zuzen zegoen, noski).

EPILOGOA

Drosophila espeziearen mutante homeotikoei buruz asko idatzi zuten 1920 eta 1930eko hamarkadetako genetistek. Duela gutxi, aurkikuntzari buruzko jatorrizko artikulua irakurtzeko aukera izan nuen, eta kezkatuta gelditu nintzen gai erakargarri horren inplikazio oparo guztiak ondorioztatzen huts egin zutelako. Genetika dotoreziaz aztertzen zuten, eta berezitasun morfologikoei buruzko azaleko ohar batzuk egiten zituzten, baina ez ziren morfologia bitxiaren bila ibiltzen eboluzioari buruzko mezuren bat ondorioztatzeko. Gero, proboszipediaren aurkikuntza dela eta —hankaren zati bat euliaren ahoan jartzen duen mutazioa da *proboscipedia*—, Bridgesek eta Dobzhanskyk eginiko deskribapena (1933) irakurri nuen. Analisi formala inoizko dotoreena zen, baina esanahi zabalagoei buruzko eztabaida oparoa ere bazuen. Autoreek nabarmentzen zuten, esaterako, ahoaren ordezkariak zituzten teratologiak zeudenean beste aldaketa soilago batzuk ere izaten zirela ahoan; eta aldaketa horien guztien helburua zela proboszipedia

duten eulietan arbasoaren —hozka egiten zuen intsektuaren— egiturak birsortzea. Orduan ohartu nintzen ezberdintasunaren arrazoiak —Dobzhansky, ez Bridges—. Taxonomo eta entomologo trebatua izan behar duzu Dobzhansky nabarmendutakoa eta bere lankide genetista guztiei oharkabea pasatutakoa ikusteko. Ez dago historia naturalaren ezagutza sakona ordeztuko duenik.

Mayren konferentzian, Dobzhansky honela hasi zen bere oroitzapen pertsonalez hitz egiten: «Coccinellidae edo marigorrien taxonomian espezializatzen ari zen entomologoa nintzen, nolabait esatearren. Marigorria ikusteak dantzan jartzen dit maitasun-hormona oraindik. Lehen maitasuna nekez ahazten da.» Nire betiko azterketa aspergarriari ekingo diot lehenik, eta hortxe utziko dut aipu hori, gizon eta zientzialari bikain baten marka.

STEPHEN JAY GOULD
Zoologia Konparatiboaren Museoa
Harvard Unibertsitatea Cambridge, Massachusetts

ORAIN ARTEKO ARGITALPENETAN AIPATU EZ DIREN LANAK

- ADAMS, M. B. 1979. From «gene fund» to «gene pool»: On the evolution of evolutionary language. *Studies Hist. Biol.* 3:241-285.
- ADAMS, M. B. 1980. Sergei Chetverikov, the Kol'tsov Institute, and the evolutionary synthesis. In E. Mayr eta W. Provine, argit., *The Evolutionary Synthesis*, or. 242-278. Cambridge: Harvard University Press.
- BATESON, G. 1894. *Materials for the Study of Variation*. Londres: MacMillan.
- BRIDGES, C. B. eta TH. DOBZHANSKY. 1933. The mutant *Proboscipedia* in *Drosophila melanogaster*: A case of hereditary homodis. W. Roux» *Archiv fur Entwicklungsmechanik* 127:575-590.
- CAIN, A. J. eta P. M. SHEPARD. 1950. Selection in the polymorphic land snail *Cepaea nemoralis*. *Heredity* 4:275-294.
- CHETVERIKOV, B. 1926. Eng. tr. 1961. On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics. *Proc. Am. Phil. Soc.* 195:167-195.
- DARWIN, C. 1874. *The Descent of Man*. 26. argit. Londres: John Murray.
- DOBZHANSKY, TH. 1941. *Genetics and the Origin of Species*, id. argit. New York: Columbia University Press.
- DOBZHANSKY, TH. 1951. *Genetics and the Origin of Species*. 3. argit. New York: Columbia University Press.
- ELDRIDGE, N. eta J. CRACRAFT. 1980. *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process*. New York: Columbia University Press.

- GOULD, S. J. 1980. G. G. Simpson, paleontology, and the modern synthesis. In E. Mayr and W. Provine, argt., *The Evolutionary Synthesis*, or. 153-172. Cambridge: Harvard University Press.
- GOULD, S. J. eta R. C. LEWONTIN. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proc. Roy. Soc. London B* 205:581-598.
- LEVENE, H., L. EHRLMAN eta R. RICHMOND. 1970. Theodosius Dobzhansky up to now. In M. K. Hecht eta W. C. Steere, argit., *Essays in Genetics and Evolution in Honor of Theodosius Dobzhansky*, or. 1-41. New York: Appleton-Century-Crofts.
- MAYR, E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press. Berrargitaratua, 1981.
- MAYR, E. eta W. B. PROVINE, argit. 1980. *The Evolutionary Synthesis*. Cambridge: Harvard University Press.
- RENSCH, B. 1947. *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Stuttgart: Enke. Eguneratua eta ingelesera itzulua, izenburu honekin: *Evolution Above the Species Level*. New York: Columbia University Press, 1960.
- SIMPSON, G. G. 1944. *Tempo and Mode in Evolution*. New York: Columbia University Press.
- SIMPSON, G. G. 1953. *The Major Features of Evolution*. New York: Columbia University Press.
- STEBBINS, G. L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. New York: Columbia University Press.

EGILEAREN HITZAURREA

Eboluzioaren auziari bi modutan hel diezaiokegu. Lehenik, eboluzio-gertaeren segidari jarraitu diezaiokegu, zenbait organismoen historian gertatu diren ordenan. Bigarrenik, eboluzio-aldaketak eragiten dituzten mekanismoak azter ditzakegu. Lehenengo ikuspuntuak arazo historikoei begiratzen die, eta bigarrenak, fisiologikoei. Oro har, onartuta dago eboluzio-mekanismoei buruzko teorien ebaluazio kritikoa egiteko, genetika garrantzitsua dela. Liburu honetan, espezieak sortzeko mekanismoen gaineko eztabaida jorratzen da, genetikako teorietan eta ikusitako gertaeretan oinarrituta. Idazle batzuek diote eboluzioa ez dela espezieen sorkuntza bakarrik, eboluzio-aldaketa handiak eta txikiak bereizi behar direla. Hori egia izan daiteke ala ez; eboluzio-prozesuaren dualtasun hori ez dago finkatuta, inondik ere. Dena den, genetistak darabilen metodoaren irismenean dauden eboluzio-fenomeno txiki horietara mugatu behar du, eta, horretan oinarrituta, eboluzioaz zenbat ikas daitekeen ikustera.

Eboluzio-arazoak genetika aldetik lantzearen kontra eman diren arrazoiak ezin izan dira xehetasunez eztabaidatu leku-arazoak direla eta. Hortaz, doktrina lamarckarrak labur-labur aipatu besterik ez dira egiten. Tratamendu sendoa eman nahi izan zaio polemikoa baino gehiago; dogmatikoa, apologetikoa baino gehiago.

Columbia Unibertsitatean, New York hirian, 1936ko urrian emandako eskola-sorta batean oinarritu da liburu hau. Eskola bakoitzaren ondoren, eztabaida egiten zuten biologiako hainbat diziplinako ordezkariak. Idazleak asko zor die lankide horiei, bai eta Edgar Anderson, A. F. Blakeslee, M. Demerec, L. C. Dunn, T. H. Morgan, A. H. Sturtevant eta Sewall Wright doktoreei ere, iradokizun eta kritika baliagarriak egin dizkiote eta. N. P. Sivertzev-Dobzhansky

andreari ere esker ona adierazi nahi dio eskuizkribua prestatzen laguntzeagatik.

Theodosius Dobzhansky
Pasadena California
July 1937

GENETIKA ETA ESPEZIEEN JATORRIA

I

ANIZTASUN ORGANIKOA

ANIZTASUNAREN HEDADURA

Gizakiak mendeetan izan du izaki bizidunen aniztasunarekiko jakin-mina. «Organismo-moten» edo espezieen kantitatea amaigabea dela dirudi, eta espezieen barruan ere ezberdintasun asko daude. Gizakien kasuan oro har uste da norbanako bakoitza bakarra dela, bizi den edo bizi izan den beste edonorekiko ezberdina. Ziur asko, gauza bera gertatuko da gizakia ez beste espezieetako banakoekin ere, baina gure behaketa-metodoak desegokiak izan ohi dira sarritan hori erakusteko. Aniztasun organikoaren eragileak eta esanahia ulertzeko, betidanik egin izan dira ahaleginak; izan ere, badirudi arazoak xarma estetiko handi samarra duela. Biologiak bizia zor dio xarma horri, hein batean.

Aniztasun organikoaren benetako hedadura zenbatekoa den, gaur egun dakigunetik bakarrik ondoriozta dezakegu. 1758an, Lineok 4.236 animalia-espezie ezagutzen zituen. Azkenaldian, aldiz, zenbatespen hauek egin dira deskribatutako espezieen inguruan (Pratt, 1935):

Artropodoak	640.000	1. zutabekoak guztira	794.500
Moluskuak	70.000	Anelidoak	6.500
Kordatuak	60.000	Patelmintoak	6.000
Protozooak	15.000	Ekinodermatuak	4.800
Zelenteratuak	9.500	Beste guztiak	10.965
		Guztira	822.765

Loredun landareen artean 133.000 espezie deskribatu dira, eta maila baxuagokoen artean, 100.000. Guztira, beraz, 233.000 dira. Bistakoa da kopuru horiek motz gelditzen direla gaur egun dagoen espezie-kopuruarekin alderatuta. Izan ere, talde batzuetan —ugaztun eta hegaztienetan, adibidez— espezie gehienak jada ezagutzen ditugun

arren, beste batzuetan —batez ere, intsektuenetan, animalia-espezieen erdia baino gehiago hartzen baitute— espezie berri asko deskribatzen dira urtero, eta etorkizunean ere espero da kopurua asko handitzea. Animaliak eta landareak batera hartuta milioi eta erdi espezie daudela esaten badugu, zenbatespen zuhurra egingo genuke. Jakina, ez dugu kontuan hartu espezie barruko bariazioa, bizi den izaki-kopuruarekiko bakarrik baita proportzionala.

JARRAITUTASUNIK EZA

Aniztasun organikoa begien bistaz ikus daitekeen errealitatea da, eta, gutxi-asko, ezaguna zaigu guztioi. Gure begiekin ikusita, guregandik aparte dagoen zerbait da aniztasun organikoa, gertatu gertatzen den fenomeno bat baina gure buruaren funtzionamendutik aparte dagoena. Bizidunen mundua hurbilagotik ezagututakoan, ordea, beste errealitate bat azaleratzen da, aniztasuna bera bezain deigarria ia: bariazio organikoaren jarraitutasunik eza.

Une jakin batean bizi diren ahalik eta banako gehien biltzen baditugu, berehalakoan ohartuko gara ikusitako bariazioak ez duela betetzen ez probabilitate-banaketa bat, ez beste edozein banaketa jarraiturik. Aitzitik, banaketa bereizi eta diferentziatu mordoa aurkituko dugu. Esan nahi baita, bizidunen mundua ez da sorta bakar bat, eta aldaerak ez daude tarteko formen segida jarraitu baten bidez konektatuta; gutxi-asko bereizitako sortez osatutako multzoa da, eta sorta horien tartean ez dago beste sortarik edo oso gutxi daude. Sorta bakoitza banako-multzo bat da; banako horiek ezaugarri komun batzuk izaten dituzte eta puntu modal zehatz bat izaten dute bariazioaren ardatz gisa. Multzo txikiak handiagoetan biltzen dira, horiek beste handiago batzuetan, eta, hala, ordena hierarkiko batean.

Bariazio organikoaren jarraitutasunik ezaz baliatu izan gara organismoen sailkapen zientifikoa egiteko. Eta, jakina, ikusitako jarraitutasunik ezaren izaera hierarkikoak berak ezin hobeto bideratu gaitu xede horretara. Gauzak errazte aldera, multzo bereiziei arraza, espezie, genero, familia eta abar deitzen zaie. Horrela lortutako sailkapena, hala ere, artifiziala da, ikertzaileak erabakitzen baitu neurri batean —muga batzuen barruan— zein multzori deitu genero, familia edo beste zerbait. Baina sailkapen hori bera naturala izango da, baldin eta bariazioaren jarraitutasunik eza modu objektiboan azaldu

daitekeela erakusten badu, eta espezieen, generoen eta beste kategoria batzuen arteko banalerroak forma bizidunen multzo bereizien arteko tartekin bat badatoz. Horrenbestez, sailkapen biologikoa gizakiak eginiko lauki-sistema bat da, oharrak eroso jasotzeko asmatua, eta, era berean, jarraitutasun organikorik eza hautemateko baliagarria. Adibide arrunt bat nahikoa izango da ideia hori argitzeko.

Bi katu, edozein, erraz bereiz daitezke bata bestearengandik, eta bi lehoi ere bai. Eta, hala ere, banako bizidun batek berak ere ez digu zalantza sortu katuen espezie-multzokoa ote den (*Felis domestica*) edo lehoien espezie-multzokoa (*Felis leo*). Bi multzoak diskretuak dira, tartekorik ez dagoelako, eta, beraz, ziurtasun osoz esan dezakegu edozein katu edozein lehoiren ezberdina dela, eta katuen taldea lehoien taldearen ezberdina dela. *Felis domestica* eta *Felis leo* espezieak bereizteko zailtasunak agertzen badira, ez da espezie horien izendapenak artifizialak direlako; horren arrazoia da hizkera arrunt nahiz zientifikoan, «katu» eta «lehoi» hitzek ez dietela erreferentzia egiten ez banakako animaliei, ez espezie horretako banako guztiei, espezieok oinarritzat dituzten puntu modal batzuei baizik. Puntu modalak estatistika-abstrakzioak dira, eta ez dira existitzen behatzailearen burutik kanpo. *Felis domestica* eta *Felis leo* espezieak, noski, guk lortuko dugun edozein puntu modal abstraktutatik aske daude. «Katu» eta «lehoi» modalak aurkitzen izugarrizko zailtasunak baditugu ere, esan behar da espezieak naturan unitate bereizi eta diskretuak direla.

Goian *Felis domestica* eta *Felis leo* espezieei buruz esandakoak espezie, genero eta beste talde batzuen bikote pila baterako balio du. Talde diskretuak animalietan zein landareetan aurkituko ditugu, nola egitura arrunta dutenetan, hala konplexua dutenetan. Talde diskretuen sorrera hain unibertsala da, non aniztasun organikoaren funtsezko ezaugarritzat jo behar baita. Aniztasun organikoaren arazoari erantzun egokia emateko, izaki bizidunen arteko ezberdintasunen hedadura, izaera eta jatorria deskribatu behar dugu lehenik, eta, bigarrenik, bizidunen munduak dituen talde diskretuen izaera eta jatorria aztertu behar dugu.

METODO MORFOLOGIKOAK ETA FISIOLOGIKOAK

Aniztasun organikoaren azterketa zientifikoa bi metodologiaren bidez egin daiteke. Lehenengoaren bidez, aniztasuna bera deskri-

batuko dugu bizirik dauden izakiek eta fosil gisa gordetakoek duten egitura eta funtzio mordo ahalik eta zehatzen jasoz; ondoren, deskribapenak katalogatuko ditugu, eta agerian gelditutako erregularitasunak formulatu eta orokortu. Beste metodologiaren bidez, aniztasunaren atzean dauden kausak aztertuko ditugu, eta horien ezaugarriak zehaztu. Bi metodo horiei indukzio orokor eta zehatz deitzen zaie, hurrenez hurren (Hartmann).

Biologia, zientziazat onartua izaten hasi zenean, derrigortuta egon zen izaki bizidunen ugaritasun itxuraz mugagabe hura aintzat hartzera; izan ere, ez zegoen bizitzako fenomeno azterketa zehatzik egiterik harik eta organismo-mota ezberdinen itxurazko kaos hura sistema arrazional bihurtzen zen arte. Hemezortzigarren eta hemezortzigarren mendeetan, sistematikak eta morfologiak —deskripzioan eta behaketan oinarritzen ziren bi diziplina— garrantzia hartu zuten biologia-zientzien artean. Gerora, fisiologia jarri da aurrean, eta, harekin batera, metodo kuantitatiboak. Orain esperimentaziora jotzen da gehiago, lehengo behaketetara jo ordez. Aldaketa horren garrantzia oso agerikoa da, eta autore askok aipatu dute beren lanetan; metodo kuantitatibo eta esperimentalek botere ia magikoak zituztela ere esan zuen zenbaitek. Baina, agian, ez da behar bezainbeste nabarmendu biologia modernoaren beste ezaugarri bat: izaki bizidunen ezaugarri komunak interesatzen zaizkio gehien, beste espezieekiko berezitasunak baino gehiago. Jarrera hori garrantzitsua da, organismoen funtsezko batasunera bideratzen duelako ikertzaileen arreta.

Aniztasun organikoaren arazoa biologia morfologikoaren nahiz fisiologikoaren esparruan sartzen da, baina bakoitzak modu batean heltzen dio gaiari. Morfologia diziplina historikoa eta ordena-sortzaila da, nagusiki. Lehenik eta behin, aniztasun organikoaren errealitatea gure zentzumenerik igarri bezala jasotzeaz arduratzen da, eta aniztasun hori prototipo idealen arabera deskribatzeaz (espezieen, generoen, familien eta abarren puntu modalen arabera). Gero, morfologiak banakoen (ontogenia) eta taldeen (filogenia) garapena aztertzen du, eta, bizidunen munduaren lehenaldia ezagutuz, uneko egoera ulertzen saiatzen da. Genetika, hein batean aniztasun organikoaz arduratzen den fisiologiako adarra izanik, zientzia nomotetikoa da (lege-sortzaila). Genetisten begietan, aniztasun organikoa materia bizidunaren ezaugarri orokor eta oinarritzkoenetakoa bat da. Hemen, aniztasuna, no-

labait esatearren, unitatetzat hartu dugu bariazio sortu eta gordetzeko ardura duten mekanismoen azterketan, eta organismoen arteko ezberdintasunak areagotu edo berdintzeko joera duten indar gatazkatsuen azterketan. Liburu honetan, aniztasun organikoaren arazoari buruzko informazio genetikoa berrikusi nahi dugu, arazoaren alderdi morfologikoa aintzat hartu gabe.

EBOLUZIOA

Darwinen garaiaz geroztik, aniztasun organikoari buruzko eztabaida guztietan kontuan hartzen da eboluzioaren teoria, esparru horretan inoiz formulatu den teoria orokorrik onena. Hor ere zeresan handia dute biologia morfologikoak eta fisiologikoak gaiaren hainbat alderditan.

Eboluzioaren teoriak baieztapen hauek egiten ditu, besteak beste: gaur egun bizi diren izakiak lehenago bizi izan ziren beste izaki batzuen ondorengoak dira; gure denbora-ekalan ikusten den bariazio ez-jarraitua, hau da, forma-multzoen artean egun dauden hutsuneak pixkanaka agertu dira, eta, lurrian bizi izan diren banako guztiak bilduko bagenitu, forma-sorta jarraitu samarra izango genuke; aldaketa horien guztien kausak orain ere gertatzen ari direnez, esperimentuan bidez azter daitezke guztiak. Eboluzioaren teoria batik bat datu morfologikoetatik ondorio orokorrak eta inferentziak ateraz sortu zen, eta esan daiteke biologia morfologikoaren lorpen garrantzitsuenetakoa dela. Dena den, morfologia-eskolako eboluzionistak goian aipatutako hiru baieztapenetatik lehen biak frogatzen saiatu izan dira, hirugarrena bazter samar utzita. Eboluzioa gertatu gertatu dela frogatu nahi dute gehienbat, eta, horretarako, «bi tontor lotzen» saiatzen dira, organismo-taldeen arteko jarraitutasunik eza betetzen, hau da, zuhaitz filogenetikoaren adarren arteko harremanak ulertzen, baina ez horrenbeste jarraitutasun ez hori edo mekanismo eragileak ulertzen. Egia esan, hemeretzigarren mendean, eboluzionista gutxi batzuek, Darwin tartean, kausaren aldetik aztertzen zituzten eboluzio-mekanismoak, historiaren aldetik baino gehiago. Hain zuzen ere, eboluzioaren alderdi kausal hori gero eta arreta gehiago bereganatzen hasi zen aurreko mendearen amaiera aldera, eta genetikak bereganatu egin du gaur egun. Ildo horretan, tradizio darwindarraren oinardekoa genetika da, eta ez eboluzio-morfologia.

Eboluzio-mekanismoen azterketak zeinen zabarrak ziren argi ikusten da 1922an Bateson-ek idatzitako honetan: «Begiratu batera, eboluzioa nahiko bistakoa da. Baina eboluzioaren teoriako zati zehatz eta funtsezko bat, espezieen jatorriaz eta izaeraz diharduena, misterioz beteta dago oraindik.» Duela oso gutxi, 1934an, Goldschmidt-ek antzeko iritziak adierazi zituen. Biologo gehienei ezkorregiak iruditu zitzaizkien ikuspegi horiek. Dena dela, oraingo gizaldian, kulturadun inork ez du zalantzan jartzen eboluzioaren teoriaren balioa, hau da, guztiek onartzen dute eboluzioa gertatu dela; hala ere, inor ez da eboluzioaren mekanismoak ezagutzen dituela pentsatzeko bezain ausarta. Zientziak gizakiaren begiek ikusi ez duten errealitate bat aitortzeko neurri berean dago finkatuta eboluzioa prozesu historiko gisa. Liburu honetan, ez gara hasiko horren inguruko frogak ematen; errealitatetzat hartuko dugu. Hala ere, eboluzio hori eragin duten eta etorkizuneko jarraipena eragin dezaketen kausei buruz ezer gutxi dakigu oraindik. Lan asko egin da dagoeneko hori lortzeko, eta, noski, asko gelditzen da egiteko. Datozen orrietan, eremu horretako ezagutzaren egungo egoera ebaluatzen saiatuko gara.

GENETIKAREN ETA EBOLUZIOAREN ARTEKO HARREMANA

Garbi utzi behar da genetikaren diziplina eta eboluzioaren teoria ez direla berdinak, ez eta eboluzioaren teoria eta genetikaren edozein azpiatal ere. Dena den, egia da genetikak oso erlazio sakona duela eboluzio-mekanismoen arazoarekin, eta, beraz, finkatutako genetika-printzipioak kontuan hartzen ez dituen edozein eboluzio-teoria okerragoa oinarrian.

Banako guztiak gurasoen antzekoak dira alde batetik, baina ez berdinak, beste batetik. Populazioa taldeztat hartuta, espezie bateko belaunaldi arrakastatsu orok aurreko belaunaldiaren antza du, baina ez da berdin-berdina. Eboluzio prozesuaren ondorioz, aurreko eta ondorengo populazioen artean ezberdintasunak garatzen dira. Gurasoen eta umeen arteko antzekotasunak eta ezberdintasunak zehazten dituzten mekanismoak dira genetikaren gai nagusia. Genetika herentziaren eta bariazioaren fisiologia da. Horregatik dagokio genetikari eboluzio-jarraipenaren edo -aldaketaren mekanismoak ulertzea. Baina herentzia eta bariazioa bereiz azter daitezke, funtzio fisiologiko orokor gisa,

aniztasun organikoaren arazoaren edozein adarrekin duten erlazioa kontuan hartu gabe.

Orain arte, herentzia-ezaugarriak gurasoengandik umeengana transmititzen dituzten mekanismoak aztertzen lortu ditu genetika arrakasta nabariak, hau da, sexu-zelulen hozi-plasmaren arkitektura aztertzen. Frogatuta dago hozi-plasma funtsean ez-jarraitua dela, eta gene izeneko partikula diskretuz osatua dagoela. Sexu-zelulek —zehazki, sexu-zeluletako kromosomek— daramatzaten geneek zehaztuko dituzte bai karaktere kuantitatibo eta kualitatiboak, bai banakoen arteko aldakortasun gorabeheratsu eta ezberdintasun ez-jarraituak, bai organismoen karaktere normal eta patologikoak —espezie-barnekoak, espezie-artekoak, «azalekoak», «funtsezkoak», etab—. Kromosomak, geneak daramatzatenez, zehatz-mehatz aztertu izan dira, eta, horri esker, herentzia-transmisioaren oinarri fisikoa aurkitu da. Karaktere hereditarioen transmisioa gizakiaren kontrolpean dago orain; hau da, genetikoki ondo aztertutako organismoetan, umeen ezaugarriak zehaztasun handi samarraz iragar daitezke gurasoen ezaugarriak ezagututa. *Drosophila melanogaster* espeziean —eta beste espezie jakin batzuetan ere bai, hein batean—, nahi erara sintetiza daitezke edozein ezaugarri-sail duten mota hereditarioak, muga batzuen barruan, eta teoriar eginiko «sintesi» horiek xehetasun osoz diseina daitezke esperimentuetan.

Ezaugarri hereditario ezberdin asko dituzten banakoak gurrutatzen dituzten esperimentuen emaitzak kontrolatze aldera, metodo dotoreak eta zehatzak asmatu ditu genetika; hori dela eta, herentziaren arazoa konponduta dagoelakoan daude batzuk. Esparru horretan lan piloa dago egiteko oraindik, baina zilegi da esatea, oro har, karaktere hereditarioen transmisioaren genetika ulertu egiten dela orain. Herentziaren arazoa askoz zabalagoa da, ordea. Organismo baten ezaugarri hereditarioak sexu-zelulen artean banatzeko arauak ezagututa, iragar dezakegu sexu-zelula horien batasunetik sortutako zigotoetan zer gene-multzo egongo diren. Arrautza ernaldu baten geneen eta hortik irteten den organismo helduaren karaktereen artean, ordea, banakoaren garapen osoa dago, eta hortxe egiten dute geneek beren zeregin erabakigarria. Gene-ekintzaren garapen-mekanismoak genetikako bigarren azpiatal nagusiaren arazo garrantzitsua dira; azpiatal horri hainbat eratara deitu izan

zaio: karaktere hereditarioen gauzatzearen genetika, fenogenetika edo garapen-genetika.

Gene-ekintzaren arazoari ez zaio inondik ere erantzun. Batzuetan, garatzen ari diren organismoetan, hormona-motako substantzia kimiko batzuk agertzen dira ezaugarri helduak sortu baino lehen —gorputzaren edo atalen kolorea eta tamaina, kasurako—, eta karaktere helduak sortzen dituzten prozesuetan parte hartzen dute. Informazio hori oso interesgarria da, bistan dago, nahiz eta fisiologiari begira ari den biologo bati beti bururatuko zaion ageriko karaktere morfologikoen eragile kimikoek aktibo egon behar dutela garapenean. Baina lan horrek ez du oraindik lortu gene-ekintza bera ondo azaltzea. Zelula-nukleoko kromosoma batean dagoen partikula bat da genea. Geneak garapenean duen eragina zelula-barneko prozesuetan hasten da; gero, erreakzio-kate luze samarrak eragiten ditu, eta, azkenik, ageriko karaktere helduak. Gaur egun, ez dakigu ezer erreakzio-kateen lehen maila osatzen duten zelula-barneko prozesuei buruz. Geneek etengabe lan egiten dute garapenean? Ala gene bakoitzak funtzio erabakigarria du garapenaren aldi jakin batean eta geldirik egoten da besteetan? Zelulen zatiketan geneek beren burua ugaltzen duten prozesu horren azpiproduktua da gene-ekintza? Geneak espezializatuak dira? Hots, bakoitzak gorputzean gertatzen diren erreakzioetariko bat edo batzuk eragiten ditu? Ala ekintza orokorragoa egiten dute? Ez dago erantzunik galdera horietarako eta beste askotarako, eta, lan gehiago egiteko garrantzitsua izan arren, ez da metodo fidagarririk asmatu esparru hori ikertzeko.

Material hereditarioaren transmisioen genetikan eta material hereditarioaren sorreraren genetikan, banakoak unitatetzat hartzen dira. Lehenengoan, banakako zigotoetan gene-multzoak sortzeko arauak finkatzen dira, eta, bigarrenean, gene-ekintzaren ontogeniako mekanismoak lantzen dira. Genetikaren hirugarren azpiatalak banakoen taldeetan —populazioetan— gertatzen diren prozesuak ditu aztergai, eta horregatik esaten zaio populazio-genetika. Populazio batek osaera genetiko zehatz bat duela esan daiteke; taldea eratzen duten banakoen osaeren mende dago, noski, harkaitz baten konposizio kimikoa barruko mineralen konposizioaren mende dagoen bezalaxe. Halere, populazio baten egitura genetikoa zuzentzen duten arauak eta banakoen genetika zuzentzen dutenak ezberdinak dira, soziologiako

arauak eta fisiologiakoak ezberdinak diren bezalaxe, nahiz eta bigarrenekin osatutako formak izan aurrenekoak. Demagun ingurumenean faktore batzuk agertu direla, eta, horien ondorioz, espezie bateko izaki garaienak eta baxuenak baztertu egin direla. Banako baten ikuspuntutik, baliteke hazkunde-gene batzuek hiltzeko gaitasuna izatea, eta, heriotza eragin duten erreakzio fisiologikoak zehazki zer motatakoak diren aurkituz gero, gene horien efektuak ondo deskribatu ahal izatea. Populazio-genetikaren ikuspuntutik, berriz, ondorio-kate konplexu baten hasiera besterik ez da izango banakoen kategoria hori hiltzea; hazkunde-gene jakin batzuen eta kromosoma berean dauden geneen kasuan, aldatu egin daitezke banako homozigotiko eta heterozigotikoen maiztasun erlatiboak; lehen kaltegarritzat jo eta baztertutako faktore genetiko batzuk neutro edo onuragarri ere bihur daitezke; belaunaldi batzuk igarotakoan, espezie osoaren osaera genetikoa aldatu egingo da, agian.

Eboluzioa populazioen osaera genetikoan gertatzen den aldaketa denez, eboluzio-mekanismoak populazio-genetikaren arazoa dira. Populazioetan igarritako aldaketak oso neurri ezberdinetakoak izan daitezke: adibidez, abere-talde batean beste ar bat nagusitzean gertatzen direnak, eta organismo-mota berriak sorrarazten dituzten aldaketa filogenetikoak. Lehenengoak mailaz igotzen ari dira zertxobait, azkenekoeekin alderatuz, eta, agian, ez da komeni guztiak «eboluzio» izenpean jartzea. Hala ere, esperientziak erakutsi digunaren arabera makroeboluzio-aldaketen mekanismoak ulertzeko geologia-eskalako denbora behar denez, bide bakarra da mikroeboluzio-prozesuak erabat ulertzea, gizaki baten bizitzan ikus baitaitezke, eta, maiz, gizakiaren nahien arabera kontrola baitaitezke. Horregatik, egun dugun ezagutza-mailan, berdintasun-marka jarri behar dugu makro eta mikroeboluzioaren mekanismoen artean, eta suposizio horrekin jarraituz egin behar dugu ikerketetan aurrera, lan-hipotesi horrek uzten duen heinean.

EBOLUZIO-ESTATIKA ETA –DINAMIKA

Joan den mendearen erdialdeaz geroztik, uste da naturako aniztasun organikoa eboluzio-prozesuaren emaitza dela. Eboluzioaren doktrinaren printzipio nagusia da guk orain ikusten dugun bizidunen mundua ez dela beti horrelakoa izan; gure denbora-eskalan aztertzen

duguna lerro filogenetikoan bidegurutze bat da, eta lerro horien hasierak lehenaldi ilunean galduta daude. Baina eboluzioa aldaketa- edo mugimendu-prozesua da. Edozein mugimenduren deskribapena bi zatatitan banatu daiteke, logikaren eta komeni denaren arabera: estatikak mugimendua eragiten duten indarrei eta indar horien orekari buruz hitz egiten du; eta dinamikak mugimendua bera eta sortzen duten indarren ekintza aztertzen ditu. Ideia horri jarraituz, lehenik, populazioen osaera genetikoan aldaketak eragiten dituzten balizko faktoretzat har daitezkeen indarrak izango ditugu mintzagai (eboluzio-estatika); eta, bigarrenik, indar horiek arrazak eta espezieak sortzeko eta desagerarazteko izaten dituzten elkarrekintzak (eboluzio-dinamika).

Labur-labur, honela ikusten dituzte genetistek eboluzio-mekanismoak. Gene-aldaketak, mutazioak, eboluzio-aldaketen eta, oro har, aniztasunaren iturri nabarmenenak dira. Ondoren, aldaketa mekanikoagoak datoz, kromosomen barruko gene-materiala berrantolatzen dutenak. Gaur egun, badirudi berrantolaketa horiek geneen beraien funtzionamendua ere aldatzen dutela (posizio-efektuak), noizean behin bada ere; izan ere, geneak garapenean zer efektu izango dun ez du gene horrexen egiturak bakarrik erabakitzen, haren albokoek ere erabakitzen dute. Azkenik, kromosoma-sail osoen bikoizketa eta galera (poliploidia) garrantzitsuak dira eboluzio-indar gisa, batez ere, landare batzuetan.

Behar beste aztertu diren organismo guztietan, mutazioak eta kromosoma-aldaketak agertzen dira maiztasun finitu jakin batean, eta, beraz, etenik eta atsedetik gabe eboluzionatzeko lehengaiak ematen dituzte. Baina eboluzioak mutazio-sorrera baino zerbait gehiago dakar berekin. Mutazioak eta kromosoma-aldaketak eboluzio-prozesuaren lehen maila besterik ez dira, eta prozesu hori banakoen fisiologiaren legeek zuzentzen dute oso-osorik. Behin gertatutakoan, mutazioak populazioaren osaera genetikoan ezartzen dira, eta hortik aurrerako patua populazioaren fisiologia-erregulartasun dinamikoek erabakitzen dute. Mutazioa sortu eta ondorengo lehen belaunaldian, gerta daiteke mutazioa galtzea edo maizago gertatzea, kontuan izan gabe (mutazio azpirakorren kasuan) mutazioak efektu onuragarriak edo kaltegarriak dituen. Hautespenaren, migrazioaren eta bakartze geografikoaren eraginek populazioen egitura genetikoa moldatzen dute eta forma berriak sortzen dituzte, espezieen men-

detako ingurunearen eta ekologiaren —batik bat, ugaltzeko ohituraren— arabera. Eboluzio-prozesuaren bigarren mailan gertatzen da hori: ingurumenaren inpaktuak aldaketa historikoak sortzen ditu bizidunen populazioan.

Azkenik, hirugarren mailan, finkatu egiten da aurreko bietan erdietsitako aniztasuna. Arrazak eta espezieak banakoen sorta bereizi gisa egon daitezen, ezinbestekoa da haien arteko ugalketa saihestuko duten mekanismoak izatea, horiei esker populazio horien egitura genetikoa bereizita egongo baitira. Hasieran ezberdinak ziren bi populazio edo gehiago elkarren artean etengabe ugaltzen badira, haien geneak trukatu egiten dira azkenean, eta, horren ondorioz, garai batean talde bereziak zirenak bateratu egiten dira, sorta oso aldakorra osatu arte. Naturako zenbait mekanismok (bakartze ekologikoa, sexu-bakartzea, antzutasun hibridoa eta beste batzuk) ekidin egiten dute sorta bereizien baterakuntza hori eta, ondorioz, bariazio ez-jarraituaren gainbehera. Bakartze-mekanismoen jatorria eta funtzionamendua populazio-genetikaren arazo garrantzitsuenetakoak dira.

Hurrengo kapituluetan, eboluzio-prozesuaren hiru maila horien inguruan dauden frogak laburbiltzen saiatuko gara. Bariazioa sortzen duten eragileak (gene-mutazioa, kromosoma-aldaketak) laborategiko esperimenduaren bidez ezagutu dira. Baina, *a priori*, ez da ziurra laborategiko kondizioetan ikusitako eragile horiek naturan ere eraginik izan dutenik eta kanpoan enpirikoki ikus daitekeen aniztasun organikoaren erantzule direnik. Hala dela pentsatu dugu, ez baita proposatu horren mailako beste lan-hipotesirik. Dena den, lan-hipotesiaren baliotasuna zorrotz aztertu behar da, eta, horretarako, begiratu egin behar da ea naturako formen artean aurkitutako ezberdintasunak azaldu daitezkeen esperimenduetan argitu ditugun jatorrien bidez. Horrenbestez, eboluzio-estatistikak II.etik IV.era bitarteko kapituluetan landuko dira. Ondoren, maila dinamikoa —eboluzio-prozesua, zentzu hertsian— lantzen da V.etik X.era arteko kapituluetan. Hor inferentziaz jokatu behar da nahitaez; izan ere, salbuespen garrantzitsu gutxi batzuetan izan ezik, experimentalistak ezin ditu oraindik naturan gertatu diren prozesu historikoak laborategian errepikatu. Alabaina, behaketa bidezko nahiz esperimendu hutsezko frogen hazkunde azkarrak itxaropena behintzat ematen du etorkizun nahiko hurbilean eboluzio-dinamikaren azterketa egokia egingo dela.

II

GENE-MUTAZIOA

HERENTZIAREN ETA INGURUNEAREN ARABERAKO BARIAZIOA

ESPEZIE bateko banakoen arteko ezberdintasunak edozein populazio natural nahiz artifizialetan ikusten dira —gizakietan, etxeko abere eta landareetan eta espezie basatietan—. Banakoen bariazioaren kausa bikoitza da. Osaera genetikoak, genotipoak, banako baten ingurunearekiko erreakzioa zehazten du; itxura edo fenotipoa, berriz, genotipoaren eta ingurunearen arteko elkarrekintzaren ondorioa da. Eztabaida handia egon da genotipoak eta inguruneak organismo baten garapenaren azken emaitza erabakitzeke orduan duten garrantzi erlatiboaren inguruan. Eztabaida gehienak okerreko pentsaera batek eragin ditu: gaiak, oro har hartuta, ez du zentzurik. Ur azpian hazitako landare batek (*Limnophila heterophylla*, adibidez) duen itxura (fenotipoa) eta lurrean hazitako landare berdinak duena hain ezberdinak dira, non ulertezina baitirudi biak espezie berekoak izatea. Bestalde, pentsu- edo ariketa-sistematik onenak ezarrita ere, gurdi-zaldi batek ezin izango dio inoiz odol garbiko bati irabazi. Genotipo berean oinarrituz fenotipo-kopuru mugagabea gara daiteke ingurunearen aldakortasuna infinitua baita, baina genotipoaren bariazioak ere mugagabea dirudi, era berean.

Bi banako inoiz ez direnez ingurune berdinetan gartzatzen, beti gertatzen da fenotipo-aldakuntza. Bestalde, populazio bateko banakoen arteko ezberdintasunak haien genotipoen arteko ezberdintasunek ere eragin ditzakete. Naturan, ia beti nahasten dira bi bariaziomota horiek. Bariazio genotipikoa edo hereditarioa gurasoen eta umeen ezaugarrien arteko korrelazioan azaleratzen da. Guraso-ume korrelazio hori, ordea, deuseztatu egin daiteke behar beste belaualditan endogamia etengabea gertatzen bada. Hala, genotipo berdineko banakoen populazioak lor daitezke; horietan, inguruneke eragileei bakarrik zor zaie bariazioa. Ingurunea tentu handiz kontrolatuz gero, gutxien-gutxiene-kora murriztu daiteke bariazioa, eta banakoek antzekotasun handia izan

dezake urrutiko senideekin, anai-arrebekin adinakoa. Eulien, akurien edo arto-landareen andui endogamikoetan, esaterako, banako guztiak ikaragarri antzekoak izan daitezke alderdi gehienetan.

Banako baten genotipoa aldaketarik gabe transmiti dakieke umeei, eta banako-kopuru mugagabe batean errepika daiteke, ahal izatez. Ugalketa asexualeko landareen kasuan, genotipo berdin-berdineko banakoez osatutako kolonia handiak lor daitezke (Anderson, 1936, Iris). Genotipoak bere burua erregulatzeko ahalmen ikaragarria du, eta, horri esker, batere aldatu gabe jasan dezake ingurumen-eragile gehienen inpaktua. Herentzia indar kontserbakorra da, funtsean. Baina bada kontrako efektua duen beste indar bat, mutazioa, eta horrek aurre egiten dio herentziari, eta berari esker gertatzen da eboluzioa. Lerro endogamikoetan edo genotipo homogeneousko beste populazio batzuetan, bariazio hereditarioak *de novo* mutazioa eragiten du lehenago edo geroago, eta, hala, berriro agertzen da guraso-ume korrelazioa. Horrek esan nahi du populazioa ez dela jada genotipo homogeneouskoa, eta bi herentzia-forma edo gehiago dituela lehen bakarra zuen lekuan; horrez gainera, esan nahi du mutazioak genotipoa aldatu dagoela gurasoengandik umeengana transmititzeko prozesuan.

Genetika garbiko populazio batean gertatutako mutazio-adibide onenetako bat Blakeslee, Morrison eta Averyk (1927) eman zuten *Datura stramonium* asma-belarraren kasuan. Banako diploide normalek hogeita lau kromosoma izaten dituzte zeluletan; asma-belarraren banako haploideek, berriz, hamabi dituzte. Banako haploide batek sortuko dituen arrautza-zelulen eta polenaren proportzio jakin batek hamabi kromosoma horiek ditu (murrizketarik gabe). Auto-polinizazioaren ondorioz, kimu diploide batzuk sor daitezke. Haploidetik eratorritako diploideek —eta diploide horien ondorengoek— berdin-berdinak izan behar dute genotipoaren aldetik. Endogamiak ezabatu ez duen hondar-heterozigotorik bada, hemen desagertuko dira. Hala ere, aztertutako 173 landare diploideetatik lau ziren heterozigoto segregazio mendeldarra duten gene mutanteekiko. Kromosoma-aberrazioak ere ikusi dira.

MUTAZIOAREN DEFINIZIOA

Mutazio terminoa bi zentzutan erabiltzen da. Zentzu zabalean esanda, genotipoan faktore mendeldarren birkonbinazioz sortzen di-

ren aldaketak ez beste aldaketa guztiei deritze mutazio. Terminoak fenomeno oso ezberdinak barne hartzen ditu, beraz; besteak beste, banakako geneen egitura-aldaketak, kromosomen edo kromosoma-zatien bikoizketak eta galerak (bikoizketa eta murrizketa), kromosoma-sorta osoen ugalketa (poliploidia), kromosomen barruko gene-materialaren berregituraketa (translokazioak, alderantzikatzeak). Zentzu hertsian esanda, ostera, genearen egituran gertatzen den aldaketa bat da mutazioa, eta uste da naturan aldaketa kimikoak eragiten dituela, ez mekanikoak. Goian aipatu ditugun beste mota horietako aldaketa genetikoak mekanikoak izaten dira funtsean, eta kromosoma-aberrazio deitzen zaie batzuetan.

Mutazio terminoa aldaketa genetikoetara mugatzea logikoa da ezbairik gabe, baina, praktikan, benetako zailtasunak dakartza. Esperimentuetan, organismo baten karaktere morfologiko eta fisiologikoetan gertatzen den bariazioa hartzen da mutaziotzat, arbaso-forma eta forma mutantea gurutzatzean heredatzen bada, Mendelek azaldutako eran. Alabaina, kromosometako aldaketa mekanikoen nahiz banakako geneetako aldaketen ondorioz ere gerta daitezke bariazio heredagarriak. De Vries-ek *Oenothera* buruz egin zituen ikerketa klasikoetan, zenbait «mutazio» aurkitu zuen, baina gerora frogatu da mota bateko edo besteko kromosoma-aberrazioak zirela gehienak. Banakako geneen edo gene-talde bikoizketak edo galerak ere Mendelen faktore arrunt gisa hereda daitezke. *Drosophila* espeziean bakarrik bereiz daiteke gene-mutazioak kromosomen aldaketa mekanikoetatik; izan ere, duela gutxi, listu-guruin erraldoien kromosomak aztertu eta metodo bat asmatu dute kromosomen egitura handian gertatzen diren aldaketa txikiak detektatzeko. Baina drosofilan ere ezin dugu ziur jakin aldaketa txiki guztiak antzeman ditugula, ezta azterketa zitologikorik arretatsuena egiten badugu ere. Stadler (1932) zuzen dago honako hau nabarmentzen duenean: oinarri mekaniko frogatua duten aldaketa hereditario guztiak kendutakoan gelditzen den hondarra da praktikan gene-mutazioa, ez besterik. Kokapen-efektuen azterketek, izatez, gene-mutazioen eta kromosoma-aberrazioen arteko tartea betetzen dute, antza (ikus IV. kapitulua)

Gene-mutazioek eta kromosoma-aberrazioek zeregin ezberdinak dituzte eboluzioan, ziur asko. Horregatik, nahiago dugu bi fenomenoen bereiz aztertzea. Bestelakorik espezifikatu ezean, «mutazio»

terminoa gene-mutazioa esateko erabiliko dugu, hau da, ustez kromosoma-aberrazioa ez den aldaketa mendeldar bat adierazteko.

MUTAZIOAK ERAGITEN DITUEN ALDAKETA-MOTAK

Geneak garapen-prozesu orotako aldagaitzat ditugunez, uste izatekoa da gene-mutazioek organismoaren ezaugarri fisiologikoetan eta parte guztietan eragingo dutela. Badirudi esperimentuetan orain arte ateratako frogek berretsi egiten dutela ondorio hori.

Drosophyla melanogaster ozpin-eulian, adibidez, beste inongo organismotan baino mutazio gehiago ikusi dira, eta karaktere ugari-ri eragiten diote. Karaktere horien katalogo osoa egitea ezinezkoa da orain, mutazio gehienak inoiz ez direlako ikuspuntu horretatik aztertu. Mutazioak deskribatzean, erraz ikusteko moduko ezaugarriak nabarmentzen dira, baliagarriak baitira gurutzatze-esperimentuetan euliak sailkatzeko; beste batzuk, berriz, baztertu egiten dira, karaktere fisiologikoak, batik bat. Zerrenda honek mutazio-aldaketen aniztasuna erakusten du.

Mutazio batzuek kanpoko gorputz-atal guztien kolorazioa aldatzen dute: begiena, ozeloena, barrabil-zorroarena eta Malphigi-ren tutuena. Beste batzuek zurden luzeran, diametroan eta forman eragiten dute; baliteke zurdak edo zurda-sortak falta izatea edo bikoiztuta ere egotea. Beste zenbait mutaziok begien, antenen, zangoen eta zango-atalen tamaina aldatzen dute, omatidioen forma eta antolaketa, kitinizazioa eta gorputz-plaken antolaketa. Beste mutazio-mota oso interesgarri bat da organo batzuk eraldatu eta beste organo batzuetan transformatzen dituen; bi organo-moten arteko homologia erakusten du horrek. Hor sartzen dira, besteak beste, halterioak bigarren hego-pare bihurtzen dituen transformazioa, antenak hanka bihurtzen dituen eta euliaren aho-atalak maila baxuagoko intsektuenen antzeko bihurtzen dituen. Sexu-organoak eta bigarren mailako sexu-karaktereak ere alda daitezke: sexu-eskuilak, kanpo-genital maskulinoak, espermatozoiden kopurua eta forma, obulutegietako arrautza-kopurua eta -ganberak, arrautzen forma eta itxura. Garapen-mailak ere alda daitezke: larben, pupen eta helduen tamaina, forma eta pisua. Barne-organoetako aldaketek lotura izaten dute gehienetan kanpoko aldaketekin; hala, begi-tamainarekin eta begiak izatearekin

ala ez izatearekin lotuta, aldatu egiten da garuna. Ezaugarri fisiologiko garbiak ere maiz aldatzen dira: argiarekiko eta grabitatearekiko erreakzioa, sexua erabakitzen duten faktoreak, bizitza-luzera, errundako arrautza-kopurua, garapenaren luzera, hazteko modua, larbakopurua. Hainbat organotan eta garapen-mailatan tumore-itxurako koskorrak sortzen dituzten mutazioak ere ikusi izan dira. Mutazio hilgarrien kategoriak, bestalde, ez du lortu merezi duen arretaren izpirik ere. Badakigu, hala ere, mutazio hilgarriek edozein garapen-mailatan hil dezaketela organismoa, baita hasierako enbrioi-mailan ere. Heriotzaren kausak ilunak dira ia beti. Esparru horretan dugun ezjakintasuna murrizteko lehen urratsa Poulsonen datuek eman zuten (1937). Datu horien arabera, gene-murrizketek heriotza eragin dezakete aldaketa larriak eraginez segmentazioan, gastrulazioan eta organo-eraketan.

Drosofilan ikusitako mutazio-motak direla eta, badira hainbat uste oker. Horieta batzuk aipatu beharrekoak dira, espezieen osaketan eta eboluzioan mutazioaren faktoreak duen zereginari buruzko eztabaida batzuetan nagusi izan direlako. Esan izan da, adibidez, mutazioak «azaleko» ezaugarrietan bakarrik izaten direla, «funtsezkoei» ez dietela eragiten. Hori esan dutenak, ordea, azkarrik izan dira eta ez dute esan azaleko eta funtsezko karaktereak zer irizpideren arabera bereizten dituzten.

Eulien ordenak (*Diptera*) hego-pare bat eta halterio-pare bat ditu, bi hego-pare izan beharrean; horixe dute bereizgarri harrigarrienetakoa. Beraz, norbaitek galde dezake: lau hegoko drosofilaren itxura funtsezko aldaketa ala azalekoa da? Enbrioi-garapena okerreko bidera eramanez heriotza eragiten duen mutazio bat funtsezkoa ala azalekoa da? Batzuek digestio-hodirik ez duen edo bihotza eta nerbio-katea truketuta dauzkan euli mutante bat ikusi nahi dute, baina ez dira ohartzen hori ezinezkoa dela, mutazioek ezin dutela biziraun halako aldaketa bat eraginez gero. Eta are garrantzitsuagoa da ez dagoela harremanik banakako geneen eta aparteko organoen artean. Azkenik, batzuek *Drosophila melanogaster* banako bat beste espezie, genero edo familia bateko izaki bihurtzen duen aldaketa bakarrik hartzen dute «funtsezkotzat», baina ez dira ohartzen ezberdintasun espezifikokoak gene askoren elkarlanetik datozela beti, inoiz ez gene bakar baten mutaziotik.

MUTAZIOA ETA BIZIGAITASUNA

Mutazioaren teoriari egin izan zaion beste kritika bat da drosofilan eta beste organismo batzuetan ikusiriko mutazioek bizigaitasuna kaltetzen dutela eta aldaketa patologikoak eta munstrotasunak eragiten dituztela, eta, beraz, ez dutela balio eboluzioaren oinarritzat. Hainbeste aldiz esan dute hori, non errepikatzearen errepikatzez jendeak sinetsi egin baitu. Egia da laborategian aztertzen diren mutazio gehienek murriztu egiten dutela *Drosophila melanogaster* euliaren bizigaitasuna, espezie hori gorde ohi den ingurune-kondizioetan. Baina drosofilaren nahiz beste organismo batzuen mutazioek espektro zabala osatzen dute, hau da, hilgarriak izan daitezke edo neutralak, bai eta bizigaitasunerako onuragarriak ere. Gene mutanteak «kromosoma-adierazle» gisa erabiltzen diren esperimentu genetikoetan, espektro horren erdialdea lantzen da nagusiki, hots, efektu fenotipiko harrigarriak sortzen dituzten eta bizigaitasuna zerbait edo asko murrizten duten mutazioak. Mutazio hilgarrien kategoria oso handia da, eta ez da homogenea; gainera, ez dago behar adina aztertuta. Horietako batzuek hasierako garapen-mailetan eragiten dute heriotza, beste batzuek geroagokoetan, eta beste batzuek inkubatzeko ere uzten diote euli helduari, hazkuntza-kondizioak bereziki onak direnean. Mutazio hilgarrien azken talde hori erdihilgarrien kategorian sartzen da, eta erdihilgarriak bizigaitasuna murrizten ez duten edo neurri ertainean edo txikian murrizten duten mutazioekin nahasten dira pixkanaka.

Timofeeff-Ressovsky (1934c, d, 1935b) frogatu duenez, mutazio jakin batek bizigaitasunean dituen efektuak ingurune-kondizioen mende nahiz banako baten gainerako egitura genetikoaren mende daude (1. taula). *Drosophila funebris* espeziearen «eversae» mutazioak jatorrizko anduian baino bizigaitasun txikiagoa du 15°-16° eta 28°-30°-an, eta handiagoa 24°-25°-an. «Venae abnormes» eta «miniature» mutazioek jatorrizko anduian baino bizigaitasun txikiagoa dute 15°-16°-an, eta askoz txikiagoa 28°-30°-an. «Bobbied» mutazioek, osteraz, bizigaitasun txikia dute 15°-16°-an, eta normala 28°-30°-an. Kulturen gainpopulazioak bizigaitasun erlatiboa murrizten du «eversae», «venae abnormes» eta «miniature» mutazioetan, baina kontrako efektua du «bobbied» mutazioan. «Venae abnormes» eta «lozenge» mutazioek bizigaitasuna murrizten dute, eta, biak nahastean, ondorio kaltegarriak batu egiten dira; «miniature» eta «bobbied» mutazioak nahastean, kon-

posatu bat sortzen da, mutazio bakoitza bere kasa hartuta baino bizi-
gaiagoa dena (I. taula).

1. Taula

MUTAZIO BATZUEN ETA HORIEN KONBINAZIOEN BIZIGAITASUNA
Drosophila funebris ESPEZIEAN, JATORRIZKO ANDUIAREN
BIZIGAITASUNAREKIKO ADIERAZITA (EHUNEKOTAN)
(*Timofeeff-Ressovskyren arabera*)

MUTAZIOA	TENPERATURA			KONBINAZIOA	TENPERATURA
	15-16°	24-25°	28-30°		24-25°
eversae	98,3	104,0	98,5	eversae singed	103,1
singed		79,0		eversae abnormes	83,7
abnormes	96,2	88,9	80,7	eversae bobbed	85,5
miniature	91,3	69,0	63,7	singed abnormes	76,6
bobbed	75,3	85,1	93,7	singed miniature	67,1
lozenge		73,8		abnormes miniature	82,7
				abnormes lozenge	59,3
				abnormes bobbed	78,7
				miniature bobbed	96,6
				lozenge bobbed	69,2

Datu antzekoak eman ditu Kühn-ek (1932), *Ephestia kühnie-
lla* sitsari buruz. Animalia horretan ezagutzen diren gene mutanteek
kanpoko ezaugarriak aldatzen dituzte, hala nola begi-kolorea, hego-
ezkaten kolorea edo hegoetako marrazkia; batzuek animalia-aren bizi-
gaitasuna murrizten duten efektu anizkoitzak dituzte (ikus behean).
Gene horiek banaka hartuta, bizigaitasun-efektu kaltegarriak eragiten
dituzte, baina, binaka konbinatuta, jatorrizko anduiaren berdinak dira
bizigaitasunaren aldetik.

Datu horiek interesgarriak dira *Drosophila funebris* (Timo-
feeff-Ressovsky, 1935a) eta *Drosophila pseudoobscura* (Dobzhansky,
1935d) espezieen hainbat arraza geografikoren bizigaitasun erlatiboari
buruzko datuekin alderatzen ditugunean. Leku ezberdinetatik datozen
espezie bereko andui-
en bizigaitasun erlatiboa guztiz alda daiteke ten-
peratura eta hazkuntza-kondizio ezberdinetan. Berdin gertatzen da

espezieetan: Timofeeff-Ressovskyren iritziz (1933d), *Drosophila melanogaster* espeziea *Drosophila funebris* baino hobea da tenperatura altuetan, baina kaskarragoa baxuetan.

Bizigaitasuna hobetzen duten mutazioak, batez ere, kultura jakin batzuetan gertatzen dira, hau da, bizigaitasuna jatorrizko anduiarekiko murrizten duen gene mutante bat dagoeneko baduten kulturetan. *Drosophila melanogaster* espeziearen «stubbloid» geneak zurden luzera laburtzen du, hegoak zimurtzen, hankak okertzen, eta bizigaitasuna murrizten du. Laborategian luzaroan gordetako «stubbloid» genearen lerro endogamikoetan, hegoen zimurdura eta hanken okerdura arindu egiten dira denboraren poderioz, eta bizigaitasun orokorra ere hobetu egiten da. Lerro «hobetu» hori erlaziorik ez duen andui baten jatorrizko anduiarekin gurutzatuz gero, ordea, F_2 belaunaldiko «stubbloid» euliek lehengo hego zimurrak, hanka okerrak eta bizigaitasunezagarri kaltegarri berdinak izango dituzte (idazlearen ohar argitaragabeak). Antzeko emaitzak lortu zituzten beste mutante batzuetan Marshall eta Muller-ek (1917) eta beste behatzaile batzuek. Gertaera horien interpretaziorik onena da hazkuntzan «stubbloid» mutazioaren efektuak ezabatzen dituzten geneetan gertatzen direla mutazioak, eta mutazio supresore horiei hautespenak laguntzen diela; ondorioz, andui hori homozigoto bihurtzen da gene horietarako. Beste interpretazio bat da supresore horiek beti daudela egoera heterozigotoan, edozein anduitan, eta «stubbloid» anduietan hautespen naturalak eragiten diela.

Ez da harritzekoa bizigaitasuna hobetzen duten mutazio oso gutxi egotea kondizio normaletan dauden andui arruntetan. Mutazioa gene-egituraren ausazko aldaketa bat da. Ausazko aldaketa askoz errazago gertatuko da txarrerako onerako baino, espezie baten ale «normalen» gene-egitura hautespen naturalaren prozesu historiko luze baten emaitza baita. Gainera, laborategian azaleratzen diren mutazioak milaka aldiz gertatuko ziren, ziur asko, naturan. Egoera «normala» hobetzen duen mutazio orok aukera izango du espeziean finkatuta geratzeko; gainera, laborategiko esperimenduetan hasieran erabiltzen diren jatorrizko anduiak homozigotoak izango dira seguru asko mutazio horiekiko. Egoera bestelakoa da organismoa beste ingurune batean dagoenean, hots, espeziea moldatu den ingurune horretan ez beste batean dagoenean. Banta eta Wood-ek (1927) mutazio bat ikusi zuten

Daphnia longispina krustazeoan; espezie horren tenperatura optimoa 20 °C da normalean, eta 27 °C-an ezin du egun batzuk baino gehiago biziraun. Mutantearen tenperatura optimoa 25 °C-tik 30 °C-ra bitartekoa da, eta ezin da bizi 20 °C-an. Mutazioak onuragarrietan eta kaltegarrietan sailkatzeak ez du zentzurik, ingurunea nolakoa den azaldu ezean.

Mutazio batek drosofilaren aho-atalen egitura aldatu eta janaria digestio-hodian sartzea galarazten badu (proboszipedia mutantea), munstroasuna izango dugu, eta ez litzateke onuragarria izango inongo ingurunetan; hala ere, intsektu-ordena batzuetan badaude familia batzuk elikatzeko balio ez duten aho-atalak dituzten kideak dituztenak. Begiak txikiagotzea edo desagertzea degradazioa da, baina intsektu askok ez dute begirik. «Abdomen biratua» mutazioa dagoenean sexu-organo maskulinoak gorputz-simetriaren mailan egoten ez direnez, gene mutantearekiko homozigoto diren arrek ezin dute kopulatu, eta, beraz, antzuak dira. Dena den, euli-familia batzuen bereizgarria (*Syrphidae* eta beste zenbaitena) sexu-organo biratuak izatea da. Intsektuen historia naturalaren gaineko liburuak irakurtzen dituen edonor ohartuko da zeinen faltsuak diren malformazioaren izaerari buruzko iritzi antropomorfikoak. Naturan dauden zenbait formek badirudi aise ateratzen direla irabazle bizitzaren borrokan, baina munstro-itxurako karaktereak izaten dituzte. *Diopsidae* euli-familiak eta *Ortalidae* banako batzuek, adibidez, luzatuta dauzkate buruko bi ertzak, ezten-formako apofisi pare bat osatzeraino, eta horien puntan dituzte begiak eta antenak. Kakalardo batzuek, berriz, apofisi ez-garden batzuk dituzte toraxean, begiak estaltzen. *Membracidae* familia homopteroko espezie jakin batzuek ere apofisiak dituzte toraxean, munstro-formakoak eta, gainera, gorputzaren gainetik eta alboetara irteten zaizkie. Horiekin lotutako *Fulgoridae* familiak ere ia horiek bezain apofisi arraroak izan ohi ditu buruan. Halako adibideak barra-barra daude. Eboluzioaren emaitza arraro horien antzeko mutazioak agertuko balira drosofilan, fenomeno patologiko gisa sailkatuko lirатеke, normala denez.

MUTAZIOZ SORTUTAKO ALDAKETEN NEURRIA

Drosofilan, beste edozeinetan bezalaxe, mutazioek espektro zabala osatzen dute, hau da, oso neurri ezberdineko efektuak izan

ditzakete: aldaketa batzuk oso gogorrak dira eta hilgarriak izan daitezke hasierako garapen-mailetan; beste batzuk, oster, txikiak dira eta detektatzeko arazo tekniko larriak dakartzate. Espektro hori eta mutazioek bizigaitasunean eragiten dituzten efektuen espektroa (ikus goian) antzekoak dira, eta, gainera, korrelazio txiki bat dago mutazio jakin baten bi espektroetako kokapenen artean: fenotipo normaletik asko urruntzen diren mutazioek, normalean, efektu kaltegarria dute bizigaitasunean, eta alderantziz.

Mutazio-mota ezberdinen maiztasun erlatiboa zehaztea ez da erraza. Noski, aldaketa fenotipikoa zenbat eta handiagoa izan, hainbat errazago da mutazioa detektatzea. Mutazio nabarmenak ahulak baino kromosoma-adierazle hobeak direnez, horiek aukeratzen eta aztertzen dira. Argitaratu diren mutazioen deskribapenek mutazio-prozesuaren ezaugarrien irudi oso distorsionatua ematen dute.

Egoera argitzeko lehen lana Timofeeff-Ressovskyk egin du (1934b, eta, bereziki, 1934d eta 1935b). *Drosophila melanogaster* andui guztiz endogamiko baten jatorrizko anduiko arrak X izpien bidez tratatu zituen, eta C1B emeein gurutzatu zituen, lehenagotik andui endogamiko horrekin behin eta berriro gurutzatuta zeuden emeein, alegia. C1B emeek, beren X kromosometako batean, gene hilgarria dute, hau da, efektu ikusgaia (Bar) eta alderantzikatzeari sortzen duen adierazlea. Alderantzikatze horren eraginez, C1B kromosomaren eta eme berean dagoen beste X kromosoma baten artean ez da gurutzamendurik gertatuko. F_1 belaunaldian, C1B kromosomarekiko heterozigotoak ziren emeak hautatu ziren, eta tratatu gabeko jatorrizko anduiko arrekin gurutzatu. Eme horiek C1B X kromosoma bat dute (tratatu gabea), eta aitaren X kromosoma bat, X izpiez tratatua. C1B kromosoma jasotzen duten semeak hil egingo dira hilgarriaren eraginez; beste X kromosoma jasotzen dutenak, berriz, bizirik irtengo dira, tratamenduak ez badu kromosoman mutazio hilgarriarik eragin behintzat. Lortutako sexu-proporzioa, orduan, bi eme eta ar bat izango da. Mutazio hilgarri batek tratatutako kromosoman eragiten badu, jasotzen duten semeak hil egiten dira mutazio hilgarria dela eta, eta emeak bakarrik izaten dira ondorengoak. Hori da metodo estandarra; Muller-ek proposatu zuen lehenengoz, eta gaur egun, guztiek erabiltzen dute sexuari lotutako mutazio hilgarriak detektatzeko.

Hilgarria ez den baina bizigaitasuna murrizten duen mutazio bat agertzen bada X kromosoman, hortik eratorritako sexu-proporzioa txikitu egiten da: 2 ♀ 1 ♂ eta 2 ♀: 0 ♂ (mutazioak zenbaterainoko ondorio kaltegarria eragin duen). Arrazoi teknikoengatik, hobe zen X kromosomarik *ez* duten alabak (C1B) hartzea kontuan; eme guztien erdia dira eta gene adierazlea (Bar) falta zaielako ezagutzen dira. Eme eta ar horien maiztasunak honela irten ziren: 1 ♀: 0,95 ♂, tratatutako kromosoman mutaziorik eragin ez bazen; eta 1 ♀: 0 ♂, mutazio hilgarria eragin bazen. Esperimentuaren emaitzak 2. taulan ikus daitezke, banakako emeek bariazio-sail moduan osatutako sexu-proporzioak erakusten baititu. X izpiez tratatu ez diren arren umeetan lortutako proportzioak erakusten ditu kontrol-sailak.

2. TAULA

BIZIGAITASUNARI ERAGITEN DIOTEN MUTAZIOEN ESPERIMENTUETAN
TIMOFEEFF-RESSOVSKYK LORTUTAKO ♀: ♂ PROPORTZIOAK

SEXU-PROPORTZIOA	1:1,15	1:1,05	1: ,5	1: ,85	1: ,75	1: ,65	1: ,55	1: ,45	1: ,35	1: ,25	1: ,15	1: ,05	1: 0
Kontrola (%)	2,1	14,1	77,1	5,5	,7	-	-	,5	-	-	-	-	-
Tratatutak (%)	,7	10,1	44,9	8,8	7,2	5,3	4,2	1,8	1,1	,7	1,4	,9	13,6

Tratatutako sailetan, kulturen % 13k ez zuten arrik sortu (432tik 56); horrek argi uzten du efektu hilgarriko mutazioak agertu zirela. Kulturen % 3an, mutazio erdihilgarriak ikusi ziren (1:0,30 eta 1:0 sexu-proporzioak). Hala ere, pentsatu behar da bizigaitasuna zertxobait murriztu duten mutazioak agertu direla kultura askok eman dituzten sexu-proporzioak kontuan hartzeko. Tratatutako sailetan, nekez esan daiteke zenbat diren zehazki kultura horiek, ikusitako proporzioek gainjarri egiten dituztelako kontrol-kulturetakoak, baina guztizkoaren % 20 behintzat osatzen dute. Timofeeff-Ressovsky berrir egin dituzten esperimendu horiek beste teknika batzuk erabiliz, eta eskatu du bere ondorioak baliodunak diren ala ez aztertzea. Ondorioak ez zetozen bat hainbatetan errepikatutako azterketekin.

X izpiez eginiko tratamenduetatik nahiz berezko prozesuetatik eratorritako mutazio-motarik ohikoena efektu hilgarriak eragiten dituzten mutazioak ziren, edo hala uste zuten. Timofeeff-Ressovskyren

emaitzek erakutsi dute uste hori okerra dela, eta mutazio ohikoenek —X izpien bidezko tratamenduaren ondoriozkoek, behintzat— efektu ahulak sortzen dituztela, eta doi-doi igartzen direla. Gaur egungo ikuspuntutik, berriz, uste da mutazioen maiztasun erlatiboak alderantziz proportzionalak direla dituzten efektuen garrantziarekiko.

Esan beharra dago Timofeeff-Ressovskyren lana agertu baino lehen, ikuspegi bera eman zuela Baur-ek (1924, 1925) dragoi-muturra (*Antirrhinum majus*) eta antzeko espezieak aztertutakoan, bai eta beste askok ere (Goldschmidt, Wright, Fisher, Muller, East) beste gai teoriko batzuetan oinarrituta. Baur-en ustez, mutazio-eragileekin tratatu ez diren *Antirrhinum majus* espezieko umeen % 10 mutazio txikiak dira (*Kleinmutationen*). Jatorrizko formaz bestelakoak dira ezaugarri batzuetan; adibidez, hostoaren eta lorearen kolorean, anteren eta hazien tamainan, ile-ugaritasunean, etab. Mota horretako mutazioak dira aztertzeko zailenak, jakina, haien maiztasunak adierazten dituzten estatistikak zuzendu beharrekoak baitira. Alabaina, ziurtzat har dezakegu mutazio txikiak gertatu, gertatzen direla, eta nahiko maiz, gainera.

Fenotipoan aldaketa txikiak eragiten dituzten mutazioak maiz gertatzen direla ikusita, pentsatzen dugu eboluzio-prozesuetan eragin handiagoa dutela efektu handiagoak dituzten mutazioek baino. Fisher-ek (1930) arrazoiketa matematiko interesgarria egin du ikuspegi horren alde. Ohar horiek bat datoz erabat arraza eta espezieen arteko ezberdintasunen azterketa genetikoaren emaitzekin (III. kapitulu). Guztiek ere erakusten dute ezberdintasunok, gehienetan, gene askoren arteko lanaren bitartez sortzen direla, eta, gene bakoitzak, bere kasa, efektu arinak baino ez dituela eragiten.

GENEEN EFEKTU ANIZKOITZAK

Sortzen dituzten ezaugarri nabarmenen arabera izendatzen dira gene mutanteak. Drosofilan, adibidez, «white» genearen mutazioek zuri bihurtzen dute begi gorria, «vestigial» mutazioak aztarnahegoak sortzen ditu, «stubbloid» delakoak zurdak laburtzen ditu, etab. Izendatzeko sistema hori egokia da, baina ez da pentsatu behar izendapenok mutanteen eta arbaso-formaren arteko ezberdintasun guztiak hartzen dituztenik, eta, are gutxiago, garatzen ari den gene jakin baten efektu guztiak hartzen dituztenik. Genetikari buruzko

literaturan, mutazioen deskribapen desegokiak egin izan dira (ageriko aldaketa bakar batean edo gutxi batzuetan jartzen baitute arreta ia guztia), baina gauza jakina da mutante askoren eta haien arbaso-formen arteko aldea karaktere dibertsifikatu askotan agertzen dela, bai drosofilan, bai beste forma batzuetan. «White» mutazioak begi-kolorea ez ezik, beste ezaugarri batzuk ere aldatzen ditu, hala nola barrabiletako mintzaren kolorea, espermatekaren forma, bizitza-luzera eta bizigaitasun orokorra. «Vestigial» mutazioak, berriz, hegoak txikiagotzen ditu, halterioak aldatzen ditu, zurda horizontal batzuk zutik jartzen ditu eta, hego-muskuluak aldatzeaz gain, espermatekaren forma, hazkuntzaren abiadura, ugalkortasuna eta bizitzaren luzera ere aldatzen ditu. Kanpoko kondizioak onak badira, «vestigial» mutazioak obulutegiko hodi-kopurua murrizten du; txarrak badira, berriz, kontrakoa eragiten du. «Stubble» mutazioak zurdak, hegoak, hankak, antenak eta bizigaitasuna aldatzen ditu (Dobzhansky, 1927, 1930a; Saveliev, 1928; Alpatov, 1932).

Karaktere bat baino gehiago aldatzen dituzten geneek efektu anizkoitzak dituztela esaten da. Gene horiek zenbatean behin agertzen diren ez dakigu ondo gaur egun. Argitaratu diren mutanteen deskribapenen arabera, badirudi efektu anizkoitzak, oro har, salbuespena direla, eta ez araua; baina, egia esan, deskribapenok osatugabeak dira. Dobzhansky (1927) *Drosophila melanogaster* espeziearen mutante asko hartu zituen —aldeak zituzten begien eta gorputzaren kolorean, hegoen tamainan eta abar— eta haien espermatekaren forma aztertu zuen; ez zuen ematen mutante horiek ezberdinak zirenik euliaren barne-anatomian oro har, ez eta espermatekaren forman ere. Aztertutako hamabi mutanteetatik hamarrek espermateka-forma ezberdina zutela frogatu zen, ordea. Horren gisako frogak iradokitzen dute gene gehienek —guztiek, ziur asko— efektu anizkoitzak dituztela.

Egia da mutazio gehienek efektu harrigarriak sortzen dituztela karaktere batean edo batzuetan, eta, efektu anizkoitzak baldin badituzte, azalekoak direla gure begietara. Hala, *Drosophila melanogaster* espezieko «vestigial» mutantearen ezaugarri «nagusia» hegoak txikiagotzea da, eta goian aipatutako beste karaktereek garrantzirik gabekoak dirudite. Baina, hori oinarritzat hartuta, «vestigial» genea «zurda-genea» izan beharrean «hego-genea» dela ondo-

riotzatzea oso sinplista da; hidrogenioi-kontzentrazioaren aldaketak adierazle jakin batzuen kolorean efektu harrigarria eragiten duenean «kolore-genea» dela pentsatzea bezain sinplista. Oro har, ez dugu geneek eremu itxi bat dutela erakusten duen froga eztabaiaezinik —hau da, mota bakarreko karaktereak edo erreakzio fisiologikoak dituen eremu bat dutela erakusten duenik—; izan ere, banakoen garapenaren dinamikaz oso gutxi dakigu oraindik. Mutanteen deskribapenak ondo osatuta egongo balira ere, ez genuke gene bakoitzak garapenean dituen zereginei buruz behar beste jakingo. Gogoan izan behar genuke mutanteak nahiz arbaso-formak mutazioa sortzen duen genearen alelomorfoak dituztela. Gene mutanteari *a* deituko diogu, eta arbaso-geneari *A*. Arbaso-genean dagoen fenotipoa egoera normalean dagoen ala ez *A*-ren efektuek erabakitzen dute (genotipoa osatzen duten gainerako geneekin batera, noski); eta gene mutantearen fenotipoaren egoera *a*-ren efektuek. Forma mutantearen eta arbaso-formaren arteko alde fenotipikoek, hortaz, *A* → *a* aldaketaren efektuak adierazten dituzte, baina ez *A*-k edo *a*-k guztira dituzten efektuak.

Gaur egun, geneen guztizko efektuen arazoari erantzuteko bide bakarra da geneen galera fisikoak (murrizketak) aztertzea. Poulson-ek (1937) norabide horri ekin zion, eta, hala, ohartu zen, *Drosophila melanogaster* espeziearen enbrioi-garapenaren funtsezko prozesuetan gertatzen diren gorabehera handien ondorioz, murrizketa batzuekiko homozigotoak diren banakoak hil egiten direla. Organismo ez-poli-ploideetan izandako esperientzia orokorrak ere antzekoa erakusten du, hain zuzen ere, murrizketa homozigotikoak dituztenak, kromosomazati oso laburretan izanda ere, ezin direla bizi. Demerec-en arabera (1934), drosofilaren murrizketa gehienek zelula-hiltzaile gisa dihardute; hau da, generik ez dagoenean, organismo osoa kaltetzen da, baina, ez hori bakarrik, gene guztiak dituzten ehunez inguratutako ehun murriztu hori ere bai. Arau horrek salbuespenak ditu; murrizketa batzuk ez dira zelula-hiltzaileak, eta, kasu gutxi batzuetan, organismoak bizirik iraute du gene batzuk galduta ere (Stadler 1933, Demerec 1934, Muller 1935, Demerec eta Hoover 1936). Salbuespen horiek adieraz dezakete gene batzuk beste batzuk baino garrantzitsuagoak direla garapenean, edo gene batzuk kromosometako locus batean baino gehiagotan egoten direla normalean.

Efektu anizkoitzak bereziki interesgarriak dira «karaktere neutral» deritzenei dagokienez. Idazle askok nabarmendu dute bizi-

tzaren borrokan balio nabarmenik ez duten karaktere horietan gertatu ohi direla, hain zuzen, arrazen, espezieen eta generoen arteko ezberdintasun gehienak. Izan ere, burugabea da pentsatzea forma berrien deskribapenetan sistematistek nabarmentzen dituzten ezaugarri guztiak adaptazioarekin lotuta daudela. Hala ere, efektu anizkoitzak nagusi direla aintzat hartuta, tentu handiz ibili behar da organismo baten karaktere edo propietate jakin batek batere balio adaptatiborik ez duela ondorioztatu baino lehen. Neutrala dirudien karaktere bat, agian, sortzen duen gene-bereizketaren efektu guztien zati bat besterik ez da. Propietate fisiologiko batzuk baliteke behatzaiileak ez ikustea baina sistematistek beren helburuetarako erabiltzen duten karaktere «neutral» batekin lotuta egotea, eta garrantzitsuak izatea organismo baten bizitzan.

KANPOKO ERAGILEEK ERAGINDAKO MUTAZIOAK

Kondizio kontrolatuetan hainbat animalia- eta landare-espezieetan gerta daitezke mutazioak. Mutazio-eragileekin ustez tratatu ez diren anduietan agertzen dira batzuetan; mutazio horiei berezko deitzen zaie. Mutanteak, oro har, ohiz kanpokoak dira, eta, gainera, banako bakar batzuk izaten dira andui bateko ordezkari eraldatu gabeen artean. Banakako espezimenetan ausaz agertze horrek bi hauetako bat adierazten du: gene-aldaketak sortzen dituzten kausak banako bakartuetan gertatzen direla, eta ez andui edo espezie osoan; edo, bestela, kausa horietarako kondizio onak salbuespenezko banakoetan bakarrik agertzen direla. Mutazioak garapen-zikloaren maila guztietan ager daitezke: gametogenesisian —zatiketa murriztai-lea baino lehen eta ondoren—, gametoetan eta ehun somatikoetan. Egia garrantzitsua da, zelula diploide batean mutazio bat gertatzen den aldiro, bi kromosoma homologoetako batek bakarrik jasotzen duela eragina. Zelula diploideak mota bakoitzetik bi kromosoma dituela kontuan hartuta, mutazioaren kausak oso ondo lokalizatuta egon behar du, eta berdin-berdintzat jotako gene bietako bakarrari eragiten dio. Azkenik, kromosoma baten ondoz ondoko geneen arteko distantzia txiki-txikia izan arren, mutazioek gene-segidako gene bakarrari eragiten diote normalean.

Edozein prozesu natural «berezkoa» dela esaten dugunean, nolabait aitortzen ari gara fenomeno horren benetako kausei buruz

ezer gutxi dakigula. Berezko mutazioez hitz egiten dugunean ere bai, hortaz. Urteetan, mutazioen alorrean dihardutenak buru-belarri saiatu dira maiztasuna aldatzen duen kanpoko eragile bat bilatzen. Hailako eragile bat aurkituz gero, uste zuten kausaren azterketa egiteko tresna ahaltsua izango zutela. 1927an, Mullerren lanak lehen aldiz frogatu zuen faktore hori aurkitu zutela: X izpiak. Mullerren eta beste askoren lanei esker, orain garbi dago uhin laburreko erradiazioek —ultramoreetatik hasi eta ezagutzen diren gama-izpi laburrenetera bitartekoek— 200 aldiz handitzen dutela drosofilaren eta beste forma batzuen mutazio-maiztasuna. Tenperaturak ere badu efektu arin samar bat: 10 °C igotzen bada, mutazio-tasa bikoiztu egiten da ia (Muller, 1928).

X izpiek mutazioak eragiten dituztela jakin zenetik, dezente idatzi da gai horri buruz. Azterketa bikainak argitaratu dituzte Timofeeff-Ressovsky (1934a, 1937), Schultz-ek (1936) eta Timofeeff-Ressovsky, Zimmer eta Delbrück-ek (1935). Liburu honetan ez ditugu esparru horretan egindako lanen emaitzak aurkeztuko. Nahikoa izango da esatea, dakigunaren arabera, uhin laburreko erradiazioak mutazio-maiztasuna areagotzen duela berezko tasarekin alderatuta, baina ikusitako mutazio-mota ez dela aldatzen. Gizakiak ez du mutazio-prozesua kontrolpean hartu; izan ere, X izpiak izan nahiz ez izan ezin ditu mutazioak gene zehatz batzuetan lortu eta ezin ditu geneak noranzko jakin batzuetan mutarazi. Mutazioek ausazkoak izaten jarraitzen dute. Pentsatu izan da uhin laburreko erradiazioa naturan no-nahi dagoelako gertatzen direla berezko mutazioak, baina ideia hori baztertu egin da, erradiazio gutxiegia baitago, antza, mutazioak horren maiz gertatzeko. Baina ezin da esan ondorio hori benetan finkatuta dagoenik; izan ere, erradiazio-kantitatea eta horrek sortutako mutazio-tasa zuzenki proportzionalak direlako ustean oinarrituta dago, eta uste hori erabat baliozkoa edo baliogabea izan daiteke. Oraindik ez dakigu erradiazioak zer mekanismo duen mutazioak eragiteko, ezta geneetako mutazio-aldaketak nolakoak diren ere. Eta hori ez da ez harriagarria, ez etsigarria, ezta hurrik eman ere; izan ere, mutazioen izaera ulertzeko, geneen izaera ezagutu behar da, eta hori genetikaren urrutiko helburua da oraindik ere.

Mutazioaren eragileak, uhin laburreko erradiazioez gainerakoak, naturan daude ziur asko. Esparru hori luze-zabalean azter-

tzen ari dira gaur egun, eta edozein unetan egin daitezke aurkikuntzak. Baina, oraingoz, onartu beharra dago ez dela ondo finkatutako ondoriorik atera. Goldschmidt-ek (1929b) eta Jollos-ek (1931, 1934, 1935) deskribatu dute nola eragin mutazioak drosofilan tenperatura altu azpihilgarrietan. Jollos-ek dioenez, tenperatura-tratamendu horiek mutazio-prozesua gidatzeko tresnak dira. Lan-kideetako inork ez ditu haren emaitzak berretsi, eta badirudi gai horretan presakako erabakirik ez hartzea dela zuhurrena. Sacharow-ek (1935, 1936) eta Samjatina eta Popowak (1934) argitaratutako aurretiko datuek iradokitzen dute ezen iodo-tratamenduak eragin ditzakeela *Drosophila melanogaster* espeziearen mutazioak. Lobashov eta Smirnov-ek (1934) amoniakoak sortzen dituela susmatzen dute, eta Lobashov-ek (1935) asfixiak. Stubbe-k (1930-32, 1935), tratamendu fisikoak eta kimikoak, biak nahasiz, lortu omen ditu mutazioak *Antirrhinum* espeziean.

Gogoan izan behar da kanpo-eragileen bidez mutazioak sortzeak ez duela zerikusirik zuzeneko adaptazio deiturikoari buruzko eta hartutako karaktereen herentziari buruzko teoriekin. Mutazioen eragileek berezko mutazioen tasa areagotu bakarrik egiten dute, ez dituzte banakoen taldeak genetikoki eraldatzen. Zuzeneko adaptazioari dagokionez, esperimentuetako datuek ez dute ematen halakorik badenik sinesteko oinarriarik. Gai hori gehiegi eztabaidatu da biologiari buruzko literaturan, eta genetikari buruzko edozein testuliburutan lor dezake irakurleak arazoaren egungo egoerari buruzko informazioa; horrenbestez, albo batera utzi dugu gaia.

MUTAZIOEN MAIZTASUNA

Espezie biziduna presiopean dago beti, mutazio-prozesua beti saiatuko baita organismoaren ezaugarriak aldatzen. Mutazio-presioaren neurria garrantzi handiko arazoa da eboluzio-teoria guztietan. Auzi hori konpontzeke dago oraindik, baina gaur egun duela urte gutxi batzuk baino datu askoz gehiago daukagu gaiari buruz. Mutazio-presioaren gaineko datu kuantitatibo zehatzak lortzea oso zaila da, bistakoa den legez. Bi aukera daude: organismoak dituen gene guztietan mutazio-maiztasuna zenbatekoa den zehazten saia gaitzek, edo gene jakin bat hautatu eta haren mutakortasuna neurtzen saia gaitzek. Lehenengo aukeran, aldaketa txikiak sortzen dituzten mutazioek gain-

diezineko oztopoa jartzen dute; izan ere, ez da ezagutzen era horretako mutazio guztiak detektatzen dituen prozedura esperimentalik, eta mutazio ohikoenak mota horretakoak direla susmatzen da. Gene bakar bat aukeratuz gero, mutazio-maiztasuna oso eskasa izan ohi da, eta datu zehatzak biltzea teknikoki zaila da; gainera, mutazio arinak oharkabean pasa daitezke, eta ezin da ziurtatu gene horren mutazio guztiek karaktere bera aldatzen dutenik (efektu anizkoitzak direla eta).

Berezko eta eragindako mutazioen tasak bereizi egin daitezke. Berezko mutazioen tasa orokor handiena (% 10 ingurukoa) *Antirrhinum* espeziean hauteman zuen Baur-ek (ikus goian). Mutazio gehienak oso aldaketa txikiak dira, baina aurkitzaileak eboluzioan duten garrantzia nabarmendu du. Hala ere, beste organismo batzuetan ez da lortu horrekin konparatzeko moduko kalkulurik. *Antirrhinum* forma bereziki mutakorra den ala ez galdera irekia da.

Datu asko jaso dituzte hainbat autorek *Drosophila melanogaster* espeziearen X kromosomako mutazio hilgarrien maiztasunaren ganean. Halako mutazioak erraz eta zehaztasunez detektatzen dira: X kromosometako batean mutazio hilgarri agertu berri bat daraman emeak 2:1 sexu-proporzioa sortzen du umeengan. Halako eme bat C1B kromosomarekiko homozigotoa bada, X kromosoma arruntean agertutako mutazio hilgarria are errazago detektatzen da, eme horrek alabak bakarrik izaten dituelako, semerik ez (ikus goian). Era horretan aztertutako 26.145 eme tratagabeetatik 48k sexuari lotutako mutazio hilgarria zuten, eta, ondorioz, % 0,18ko mutazio-tasa (Schultz, 1936). Hau da, 544 X kromosomatatik batek mutazio hilgarri agertu berria du belaunaldi bakoitzean. Muller-ek (1928b) eginitako esperimentuan, 6.286 kromosomatan 12 mutazio hilgarri agertu ziren tenperatura baxuan, eta 6.462 kromosomatan 31 mutazio hilgarri tenperatura altuan; hau da, belaunaldi bakoitzeko mutazio bat 524 kromosomaren artean, eta mutazio bat 208 kromosomaren artean, hurrenez hurren. Muller-ek beste era batera ere erabili zituen datu horiek, eta X kromosomako mutazio hilgarrien eta denboraren arteko erlazioa kalkulatu zuen. Tenperatura baxuetan altuetan baino luzeago jotzen du euliaren garapenak; faktore hori kontuan hartuta, mutazio-tasak izan daitezke, hurrenez hurren, 349 hilean kromosoma bat, eta 139 hilean kromosoma bat, Mullerren esperimenduetan erabilitako tenperatura baxuetan eta altuetan.

3. TAULA

BEREZKO MUTAZIO HILGARRIAK, *Drosophila melanogaster*ren ANDUI EZBERDINEN X KROMOSOMAN (*Demerecen datuak*)

ANDUIA	AZTERTUTAKO KROMOSOMAK	MUTAZIO HILGARRIEN- KOPURUA	MUTAZIO HILGARRIEN- MAIZTASUNA (%)
Florida	2.108	25	1.14
Wooster, Ohio	1.266	8	0.63
Formosa, Japonia	2.054	8	0.39
Oregon-R	3.049	2	0.103
Suedia-B	1.627	3	
Kalifornia-C	708	2	
Huntsville, Texas	938	—	
Urbana, Illinois	1.016	1	
Canton, Ohio	922	—	
Amherst, Massachusetts	572	1	
Woodbury, New Jersey	1.159	1	
Tuscaloosa, Alabama	545	1	
Seto, Japonia	1.236	—	
Kyoto, Japonia	875	1	
Lausanne, Suitza	955	1	

Espekulazio interesgarria egin daiteke datu horietatik abiatuz. Drosofilak bederatzi egun behar ditu garatzeko, baina beste forma bizidun batzuek urteak edo hamarkadak ere behar dituzte. Azken forma horien denbora-unitateko mutakortasuna drosofilarenaren berdina izango balitz, belaunaldi gutxitan mutazio hilgarritz beteta izango litzukete kromosomak; horrek esan nahi du mutakortasun-tasak ez direla berdinak organismo guztietan.

Drosofilan izaten den aldaketa-mota zehatz baten (mutazio hilgarrien) mutazio-tasen magnitude-ordenari buruz lor daitezkeen kalkulu onenak goiko datu horiexek dira. Hortik kanpo, ez genuke datuotaz gehiegi fidatu behar, orain badakigulako mutazio-tasak ezberdinak izan daitezkeela espezie bereko andui batetik bestera. Espezie barruko alde horiek iradokitzen ziren Mulerren datuetan ere (1928b), eta, duela gutxi, berresten dituzten froga batzuk kaleratu ditu Dubovskij-ek (1935). Demerec-ek (1937) aurkitu zuenaren arabera, *Drosophila melanogaster* espeziearen jatorrizko anduiek, iturri geografiko ezberdinetatik zetozenek, berezko mutazioen tasa ezberdinak dituzte X kromosomako mutazio hilgarrietan (3. taula).

3. taulan ageri diren datuek erakusten dutenez, Floridako anduiak —eta Formosa eta Wooster-ekoak ere bai, beharbada— gainerakoak baino mutakorrangoak dira. Floridako eta Suedia-B-ko anduien mutazio-tasen arteko aldea bigarren kromosoman kokatutako gene batek edo batzuek eragin dutela jakin du Demerec-ek gurutzaketa egokiak eginez. Floridako anduien, mutazio hilgarrietatik aparte, beste mota bateko mutazio mordoa igarri ziren, efektu ikusgaiak sortzen zituztenak («yellow», «forked», «vermilion», «lozenge», «black» eta beste batzuk); horrek erakusten du handitu egin dela anduiaren mutakortasun orokorra.

BANAKAKO GENEEN MUTAZIO-TASA

Banakako geneen berezko mutakortasuna garrantzitsua da, faktore mugatzailea izan baitaiteke eboluzio-prozesuan. Gene guztien mutakortasuna berdina da? Beste modu batean esanda, mutazio-prozesua ausazko kontua da funtsean, eta oraintxe gene bati oraintxe besteari eragiten dio? Ala gene batzuek beste batzuek baino errazago onartzen dute aldaketa? Azkeneko aukera da zuzena, dudarik gabe. Ondo aztertutako organismoetan ikusi da gene batzuk behin eta berriz mutatu direla, eta beste batzuk, aldiz, behin bakarrik. Horrez gain, sexu-zeluletan eta ehun somatikoetan oso maiz mututzen diren gene batzuk aurkitu dira, gene ezegonkor edo mutakor deiturikoak (Demerec-ek azterlan bat argitaratu zuen 1935ean, eta Stubbe-k 1933an). Mutazio somatikoak jasaten dituzten banakoek mosaiko-itxura izaten dute, hots, ehunen zati batzuek beste zatien osadera genetiko ez bezalakoa izaten dute. Idazle batzuen ustez, gene mutanteen fenomeno *sui generis* gertatzen den fenomeno bat da eta mutakortasun hori gene «normalen» (ez-mutanteen) mutazioaz besteko prozesuek eragiten dute. Alabaina, ez dago bi kategoriak banatzeko metodorik, eta badirudi geneek segida etengabea osatzen dutela, gene mutanteenak nahiz egonkorrenak barne hartzen dituen segida.

Artoa, adibidez, oso egokia da mutazio-tasak aztertzeko, endospermaren karaktereak zehazten dituzten geneen aldaketak aise ikusten direlako banako-kopuru handietan. Stadler-ek (Demerec-en 1933ko lanean aipatua) datu hauek lortu zituen zazpi endosperma-generi buruz (4. taula).

4. TAULA

ARTOAN GERTATZEN DIREN BEREZKO GENE-MUTAZIOEN MAIZTASUNA
(*Stadler-ena, baina Demerecen lanetik hartua*)

GENEAK	AZTERTUTAKO GAMETO-KOPURUA	BEHATUTAKO MUTAZIOAK	MUTAZIO-TASA 1.000.000 GAMETOKO
<i>R</i> (kolore-faktorea)	554.786	273	492
<i>I</i> (kolore-inhibitzailea)	265.391	28	106
<i>P₂</i> (morea)	647.102	7	11
<i>Su</i> (gozoa)	1.678.736	4	2,4
<i>Y</i> (horia)	1.745.280	4	2,2
<i>Su</i> (uzkurtua)	2.469.285	3	1,2
<i>W_x</i> (ezko-kolorea)	1.503.744	0	0

Gene horien mutazio-tasen artean alde handiagoak daude, ausaz gertatuko liratekeen artean baino; *R* genea, adibidez, gainerakoak baino maizago aldatzen da. Ez dago datu konparagarrik drosofilan, baina, oro har, ikusi da gene batzuek («white», «cut», «yellow», «forked») beste batzuek baino maizago izaten dituztela berezko mutazioak. Berezko mutakortasuna handia duten geneak mututzen dira sarrien, baita X izpiez tratatu ondoren ere. Izan ere, X izpiez tratatutakoan, errazago egiten dira behaketak, mutakortasunak nabarmendu egiten baitira, oro har.

Patterson eta Muller-ek (1930) eta, bereziki, Timofeeff-Ressovskyk (1929, 1931, 1933, a, b, c) arreta handia jarri dute mutakortasunaren auzian, hau da, alelomorfo jakin batean transformatzeko edo alelomorfo hori beste batean transformatzeko mutakortasunaren auzian. *A* genea maiztasun mugatuaz mututzen da, eta a^1 , a^2 , a^3 ... a^* alelomorfo bihur daiteke. Horietako bakoitza mutatu egin daiteke era berean, eta atzera berriz *A* gene bihurtu, edo segidako beste edozein bihurtu. Mutazio-prozesua itzulgarria da berez ($A \rightarrow ?a$), baina datuek erakusten dute alelomorfo batean transformatzeko mutazio-presioa eta alelomorfo horretatik transformatzekoa ezberdinak direla, eta, beraz, mutakortasuna noranzko batera zuzendua dagoela. *Drosophila melanogaster* espeziean, esaterako, *W* genea (begi-kolore gorri arrunta) zuri (w), eosina (w^e), abrikot (w^a) eta beste era bateko gene bihur daiteke, eta, ondorioz, hainbat intentsitatetako begi-koloreak sortzen dira.

Esperimentu konparagarri batzuetan, Timofeeff-Ressovskyk (1933b) X izpien bidezko tratamenduak egin zizkien euliei, eta 5. taulan laburbildutako emaitzak lortu zituen.

Jatorrizko anduia (*W*, gorria), abrikota (*w^a*) eta eosina (*w^e*) segidaren muturreko genera (zuria) mututzen dira gehienetan. Dena den, ez dago argi ea zuri-mota ezberdin horiek (gure begiek ezin dituzte bereizi) ez ote diren talde konposatu bat (Timofeeff-Ressovsky, 1933c). Alderantzizko mutazioa, zuria zuzenean gorri bihurtzen denekoa, ez da ikusi; baina zuria eosina bihur daiteke eta eosina gorri, eta, beraz, zurutik gorrirako mutazioa bi urratsetan egiten da.

5. TAULA

Drosophila melanogaster ESPEZIEKO «WHITE» GENEAREN ALELOMORFO JAKIN BAT BIHURTZEKO ETA ALELOMORFO HORI BESTE BATEAN TRANSFORMATZEKO MUTAKORTASUNA (*Timofeeff-Ressovskyren arabera*)

	w	w ^{bf}	w ^e	w ^a	w ^b	w ^s	W	AZTERTUTAKO KROMOSOMA- KOPURUA
Jatorrizkoa (W)	25	1	3	1	2	5		48.500
w ^{co}	1	—	—	—	—	—	—	6.000
w ^b	3	—	1	—	—	—	—	12.000
w ^c	1	—	—	—	—	—	—	5.000
w ^a	2	—	1	—	—	—	—	11.000
w ^e	13	—	—	—	1	2	2	39.000
w ^{bf}	1	—	—	—	—	—	—	5.500
w ^t	1	—	—	—	—	—	—	7.000
w		1	1	—	1	—	—	54.000

Jatorrizko anduitik bifidora (zurda bifidoak) aldatzen den mutazioa bost aldiz gertatu da 19.000 kromosomatan, eta alderantzizkoa, bifidotik jatorrizko anduirako mutazioa, zazpi aldiz 29.000 kromosomatan, biek X izpien bidezko tratamendu antzekoa izanda (Patterson eta Muller, 1930; Timofeeff-Ressovsky, 1933a). Hor, badirudi noranzko batean bestean bezain maiz gertatzen dela mutazioa.

Timofeeff-Ressovskyk (1932) kasu oso interesgarri baten berri eman du. Kasu horretan, gene beraren alelomorfo «normalek» mutazio-tasa ezberdinak dituzte andui ezberdinetan. X izpien tratamendu berdina egiten zitzaien *Drosophila melanogaster* espeziearen bi anduiri, Amerikakoari eta Errusiakoari. Lehenengoan, locus zurian 55 mutazio ikusi ziren 59.200 kromosomatan; eta, bestean, 40 mutazio,

75.300 kromosomatan. Ezberdintasun hori ($\% 0,093 \pm 0,012$ vs $\% 0,053 \pm 0,008$) esanguratsua da estatistika aldetik, eta, gainera, biak antzeko maiztasunez aldatzen dira «alelomorfo errusiarra» zurira batetik bat, eta «amerikarra» zurira eta tartekoetara (eosinara, etab.). Esperimentu berezien bitartez, Timofeeff-Ressovskyk frogatu zuen andui errusiarrek eta amerikarrek portaera ezberdina dutela gene zuriak berak mutakortasun ezberdina duelako, eta ez ingurune genotipikoaren eraginagatik (era askotako gene eraldatzaileak). Demerec-ek (1929) esan zuen bi faktoreek dutela eragina. *Drosophila virilis* espeziearen «miniature» geneak (hegoen karakterea) alelomorfo mutanteak sortzen ditu; batzuk arbaso-genea bezain egonkorak dira, eta beste batzuk oso ezegonkorak dira eta jatorrizko anduira itzultzen dira, edo bata bestea bihurtzen dira nahiko maiz. Alelomorfo batzuk zelula somatikoetan bakarrik dira mutakorrak, eta ehun normalen eta mutanteen arteko mosaikoak sortzen dituzte; beste batzuk batez ere sexu-zeluletan mutetzen dira. Horrez gain, Demerec-ek gene bat aurkitu du «miniature» genea dagoen kromosoma ez beste batean; gene horrek ez du bere kasa ageriko efekturik sortzen, baina areagotu egiten du «miniature» genearen mutakortasuna.

Timofeeff-Ressovsky eta Demerecen emaitzek baliteke beste bide bat irekitzea sistematistek eta paleontologoek aspaldi emandako iritzien artean, hau da, eboluzioaren erritmoa ez dela organismo guztietan berdina. Talde batzuek badirudi bariazio-hornidura muga gabea dutela, eta bizkor eboluzionatzen dutela; beste batzuk, berriz, kontserbakorrak dira eta ez dute aldaketarik izaten aro geologikoetan. Eboluzio kontserbakorraren betiko adibidea brakiopodoen *Lingula* generoa da; aro paleozoikoko itsasoetan bizi izan da, eta, hala ere, gaur egun ez dago ez aldatuta, ez desagertuta. *Lingula*ren material fosiletatik abiatuta ezin da ziurtatu barneko egiturak aldakorrak ez direnik, baina, hala ere, gertakariak ohiz kanpokoak dira. *Lingula* bezalako organismoen mutazio-tasa jakitea interesgarria litzateke.

Gene ezberdinen eta organismo ezberdinen mutazio-tasak oso ezberdinak izanda ere, nahikoa arrazoi ditugu mutazio-prozesua etengabe gertatzen ari dela ondorioztatzeko. Prozesu horrek kontrolik gabe egiten badu aurrera, espezieak mutazio-presiorik handienaren arabera aldatuko dira azkenean. Naturako egoera, hala ere, ez da hain eskema erraza, mutazio-presioari kontra egiten dioten mekanismoak ere bai

baitaude. Hautespena da horietako bat; hautespenak ezabatu egin ditzake organismoaren ingurune-adaptazioa murrizten duten mutazioak. Beraz, mutazioa egoteak berak ez du frogatzen eboluzioa mutazioak eragiten duenik. Mutazioak eboluzioan duen zereginaren auziari beste era batera heldu behar zaio.

III

MUTAZIOA, ARRAZA- ETA ESPEZIE-EZBERDINTASUNEN OINARRI

AUZIAREN AURKEZPENA

Aniztasun organikoa arraza bateko banakoen, espezie bateko arrazen, genero bateko espezieen eta abarren arteko ezberdintasun morfologiko eta fisiologiko ikusgaien arabera deskriba daiteke. Baina azterketa genetikoa egin baino lehen, erabaki egin behar da ezberdintasun horiek zenbateraino diren hereditarioak eta zenbateraino sortu diren garapenean zehar ingurumenak jasan dituen aldaketen eraginez. Gero, ezberdintasun hereditarioen oinarri genetikoa aztertu behar da ezberdintasun genetikotzat har daitezkeen ala ez ebazteko. Ezberdintasun genetikoa eragiteko metodo ezagun bakarra mutazioa da; egia esan, gene-egituraren aldaketa oro mutazioa da definizioz. Hortaz, banakoen eta populazioen arteko ezberdintasunak gene-ezberdintasunen bidez adieraz badaitezke, seinale da mutazioaldaketak gertatu direla.

Goiko arrazoiketa hori albo batera uzteko modu bakarra da esatea beti egon izan direla naturan askotariko geneak eta gene-alelomorfoak, eta elementu kimikoek baino irraio eutsi diotela haien izaerari. Hori onartuz gero, gene-elementuen birkonbinazioaren eta permutazioaren emaitzatzat har daiteke eboluzioa. Horretan ahalegindu zen Lotsy (1916ko eta geroagoko lanak), ez baitzuen onartu eboluzioan gene-mutaziorik gertatzen denik, eta are gutxiago, zeregin bat betetzen duenik. Horren ordean, esan zuen arrazak, espezieak eta generoak noizean behin elkarrekin gurutzatzen direla eta hibridoak sortzen dituztela. Hibridoek, guraso-formak bereizten diren gene guztiekiko heterozigotoak direnez, ondorengo oso aldakorak izaten dituzte zenbait belaunalditan. Mendelen bigarren legearen arabera, gurasoen geneen konbinazio posible guztiak agertzen dira hibridoen ondorengoetan. Horrela sortutako gene-konbinazio berri asko ez dira onargarriak, gaizki moldatzen dira ingurunera eta

hautespen naturalak suntsitu egiten ditu. Beste batzuk —konbinazio egoki gutxi batzuk, antza— bizirik irteten dira, eta espezie berriak eratzen dituzte.

Onartu beharra dago Lotsyren teoria logikoa dela. *Doctum ignorantium* onartzean, ordea, metodologia zientifikoaren printzipioetako bat kaltetzen du. Ziur dago gene-alelomorfo ez-mutante asko daudela. Baina beti egon izan direla esaten badugu ere, haien jatorriaren zalan-tzak hor dirau, konpondu gabe, iragan ilunera zokoratua eta buruhaus-te ikaragarria bihurtua. Baina ez dago halako buruhausterik sortu be-harrik, gene-mutazioa errealtate finkatua baita. Lotsyren teoriak ezin dio bere buruari eutsi, baina onartu behar da eboluzio-prozesuetan hi-bridazioak duen esanahia behar bezala nabarmendu zuela.

Osborn-ek (1927) ukatu egiten du eboluzioan mutazioak ga-rantzirik duenik, hainbat arrazoiengatik: «Espeziazioa prozesu nor-mala eta etengabea da; espezieen jatorriaren zatirik handiena gidatzen du espeziatioak; itxuraz, beti da adaptatiboa. Mutazioa anormala eta irregularra da, eta, naturan ohiz kanpoko ez bada ere, funtsean ez da prozesu adaptatiboa; espeziatioaren ohiko ibilbidearen aldakun-tza da». Idazle askok baieztapen horren antzekoak egin dituzte beren fede-profesio gisa. Eboluzio-mekanismoen ikusmolde genetikoaren muina gaizki ulertzetik dator arazoa.

Egia da espezieen osaketa prozesu etengabea dela, baina egia da, orobat, hainbat urrats etenek osatzen dutela prozesu hori, hots, mutazioek. Mutazioak gene bat aldatzen du aldi bakoitzean; ez da ikusi gene mordoa aldi berean aldatzen duen mutaziorik. Bestalde, es-pezieak gene askotan bereizten dira (ikus behean); hortaz, espezie bat mutazioz bat-batean eta aldi bakar batean sortzeko, hainbat genek aldi berean mutatu beharko lukete. Demagun bi espeziek ehun gene baka-rrik dituztela ezberdinak eta banakako geneen mutazio-tasa handia dela, 1:10.000ekoa; orduan, 10.000¹⁰⁰etik 1eko probabilitatea egongo litzateke espezie berri bat bat-batean sortzeko. Sutan irakinarazten ja-rritako ontziaren barruko ura izoztu egingo dela pentsatzea bezalaxe da hori; hau da, fisikari berrien arabera, ez da erabat ezinezkoa, baina bai gertatzen zaila. Espezieen genotipoetan mutazio-urratsak sartzea beti izango da prozesu adaptatiboa, baina beste kontu bat da prozesu horretako urrats guztiak hasieratik adaptatiboak direla sinestea, mi-rarietan sinestearen parekoa. Arrazen eta espezieen arteko ezberdin-

tasunak mutazio-ezberdintasunak ez badira, beste zer bait izan behar dute. Arazo erabakigarria da hori, eta zorionez esperimentu mordoa egiteko aukera daukagu.

MUTAZIOAK DROSOFILN POPULAZIO BASATIETAN

Laborategian lortutako mutazioak dituzten banakoak behin eta berriz aurkitu izan dira drosofiln populazio naturaletan (Lutz-ek, 1911n, *Drosophila melanogaster* espeziean; Sturtevant-ek, 1915ean, eta Morgan, Bridges eta Sturtevant-ek, 1925ean, *Drosophila repleta* espeziean, etab.). *Drosophila melanogaster* populazio basatietan gertatzen diren mutazioei buruzko lehen azterketa sistematikoak Tschetwerikoff-ek (1926, 1927) eta Timofeeff-Ressovskyk (1927) egin zituzten. Ikertzaile horien xedea ez zen gene mutanteen efektu ikusgaiak dituzten banakoak aurkitzea naturan, banako basatien ondorengoen analisi genetikoak egitea baizik. Planteamendu-metodo horren oinarri teorikoa aski arrunta da. Gene mutante azpirakorrak efektu hautemangarriak sortu gabe egon daitezke egoera heterozigotikoan. Populazio bateko banako guztiak gene azpirakor batekiko edo gehiagorekiko heterozigotoak badira, populazioak itxura erabat homogeneoa emango du, betiere gene mutante berarekiko heterozigotoak diren bi banakoren estalketa nekez gertatzeko bezain baxuak badira banakako gene mutanteen maiztasunak. Ezkutuko mutante horiek detektatzeko, naturan jasotako banako bakoitzaren ondorengoak aztertu behar dira kondizio kontrolatuetan. Naturan ernaldutako diren emeak hartzen baditugu, esaterako, haien ondorengoetan (F_1 belaunaldian) ikusiko dugu eme jakinen bat sexuari lotutako gene mutanteren batekiko heterozigotoa ote zen, edo eme horrek edo haren bikoteak gene gainartzaile autosomikoa ote zuen. F_1 banako endogamikoei esker, mutante autosomiko azpirakorrak detektatu ahal izango dira F_2 eta F_3 belaunaldietan.

Tschetwerikoffen emaitzak labur-labur bakarrik eman dira. 239 ondorengo eme basatitan 32 karaktere hereditario ezberdin aurkitu zituen. Populazio baten % 50 inguruk (Kaukasoko Gelendjik-ekoa) poliketoen gene azpirakor autosomikoa zeraman, euliaren gorputzeko zurda batzuk bikoizten dituen; banako basati batzuk homozigotoak ziren gene horrekiko. Eulietako bat heterozigotoa zen «aristapedia» gene azpirakor autosomikoarekiko —antenak hanka-itxurako organo

bihurtzen ditu gene horrek—. Timofeeff-Ressovsky (1927) Berlineko 78 *Drosophila melanogaster* eme aztertu zituen; horietatik 37k ez zuten gene mutanterik, 26 heterozigotoak ziren gene mutante batekiko, eta 15, bi gene mutante edo gehiagorekiko. Populazio horretatik bederatzi «mutante» ezberdin atera ziren: sexuari lotutako gainartzaile bat, sexuari lotutako azpirakor bat, sexuari lotutako bi mutazio hilgarri, hiru gainartzaile autosomiko eta bi autosomiko azpirakor.

Dubin-ek eta haren laguntzaileek (1934) *Drosophila melanogaster* espeziearen populazio basatiei buruzko datu-sorta zabala argitaratu dute, gaur egun dagoen zabalena. Kaukasoko hainbat herritan (6. taulan daude lehen bederatzi herriak) eta Errusia erdialdeko herri batean (Tambov) bildu zuten materiala. Datu horiek benetan interesgarriak dira; izan ere, frogatzen dute eulien ehuneko handi bat mutazioekin «infektatuta» dagoela, eta, gainera, euli asko heterozigotoak direla egoera homozigotoan efektu hilgarriak dituzten mutazioekiko. Aztertutako hamar populazioetatik bakarra zegoen mutaziorik gabe, antza. Gainerako bederatzi populazioetan, mutazio hilgarrien maiztasuna % 7,7tik 21,4ra bitartekoa zen, eta kanpo-aldaketa ikusgaiak eragiten dituzten mutazioen maiztasuna % 0tik % 28,6rainokoa. Segidako urteetan leku berean hartutako populazio-laginek gorabehera handiak zituzten mutazio-maiztasunean. Egoera basatian aurkitutako mutazio horietako batzuk («comma», «sepie», «ebony», «scarlet», «black», «purple» gene azpirakorrak) eta lehendik ezagutzen ziren gene mutante batzuk (laborategian ere lor zitezkeenak) berdin-berdinak ziren; beste mutante batzuk, berriz, gene berriak ziren edo, bestela, lehendik ezagutzen zirenen alelomorfo berriak. «Extra bristles» eta «comma» mutazioak, adibidez, aztertutako populazio gehienetan aurkitu ziren, eta, populazio batzuetan, eulien % 50ek zituzten gene horiek egoera heterozigotikoan. Beste mutazio batzuk leku bakar batean baino ez ziren aurkitu, baina batzuk maiz agertzen ziren leku horretan; adibidez, «ebony» genea (gorputzaren kolorea) Batum-eko populazioan haute-man zen, eta ez beste inon, baina Batum-en aztertutako kromosomen % 7,9k zuten gene hori. Vladikavkaz-eko populazioan, bigarren kromosomak aztertu zituzten, eta horien % 3,5ek gene hilgarri berdinak zituzten —oso maiztasun handia da hori mutazio hilgarri batentzat—. Guztira, 24 mutazio-aldaketa hauteman ziren behin baino gehiagotan, eta 37, behin bakarrik. Azpirakor autosomikoak, hilgarriak nahiz ez-hilgarriak, maiztasun handiz aurkitu ziren; aldez, ez zen aurkitu ez gai-

nartzaile autosomikorik, ez sexuarekin lotutako generik aztertutako populazio guztien 3.252 X kromosometan. Zentzu horretan, Dubinin-en eta bere laguntzaileen datuak eta Timofeeff-Ressovskyk Berlineko populaziotik ateratakoak (ikus goian) ezberdinak dira, azken horrek mutazio gainartzaileak nahiz sexuari lotutakoak aurkitu baitzituen egoera basatian.

6. TAULA

GENE MUTANTEEN MAIZTASUNA *Drosophila melanogaster* ESPEZIEAREN
HAINBAT POPULAZIO BASATITAN (*Dubinin-en eta laguntzaileen arabera*)

POPULAZIOAREN JATORRIA	URTEA	AZTERTUTAKO II. ETA III. KROMOSOMEN KOPURUA	II. KROMOSOMAKO MUTAZIO HILGA- RRIAK	GENE MUTANTE AUTOSOMIKO IKUSGAIK
Essentuki	1031	187	20	78
Essentuki	1932	120	15	25
Piatigorsk	1931	81	8	16
Piatigorsk	1932	142	11	35
Vladikavkaz	1931	165	32	35
Vladikavkaz	1932	115	13	6
Mashuk	1931	180	10	103
Mashuk	1932	178	15	30
Erivan	1931	102	16	25
Erivan	1932	81	7	5
Kislovodsk	1931	144	13	68
Batum	1931	101	14	23
Armavir	1932	42	9	22
Delizhan	1931	92	ez da aztertu	0
Tambov	1931	120	ez da aztertu	44

Gordon-ek (1936) espezie bereko drosofila ingelesaren popula-
zioetatik ateratako emaitzak bat datoz, oro har, Dubinin-enekin, baina
Gordon-ek sexuari lotutako mutante bat jaso du.

Beste drosofila-espezie batzuetan lortutako emaitzak ere goian
aipatutako *Drosophila melanogaster* espeziearen emaitzen berdinak
dira. Balkaschina eta Romaschoff-ek (1935) *D. transversa* eta *vibris-
sina* espezieetako populazio basatiak aztertu zituzten, Gershenson-ek
(1934) *D. obscura* espeziekoak eta Gordon-ek (1936) *D. subobscura*
espeziekoak. *D. melanogaster* espeziearen aldean oso gutxi dakigu-
nez beste espezie horien genetikari buruz, ezinezkoa da horien gene

hilgarri autosomikoak detektatzea. Salbuespen hori salbu, espezieta-ko populazioak antzeko mutantez infektatuta zeudela frogatu zen.

D. pseudoobscura espezie amerikarrari dagokionez, hainbat herri-ako populazio basatien analisia egin du Sturtevant-ek (argitaratu gabe dago). Sexuari lotutako bi gene mutante gainartzaile eta ustez autosomiko bat bakarrik hauteman zituen, baina autosomiko azpirakor-ak (denak kanpo-efektu ikusgaien eta hilgarrien eragile) erruz aurkitu zituen. Hirugarren kromosomako gene hilgarrien batez beste-ko maiztasuna % 15etik % 20ra bitartekoa zela aurkitu zuen. Beste autosoma batzuek hirugarren kromosomako mutazio hilgarriak izateko probabilitate berdina badute (eta Sturtevant-ek hasierako datuen arabera, baliteke hala izatea), naturako euli gehienek mutazio hilgarri bat edo gehiago izango dute egoera heterozigotikoan. Leku batzuetan ikusi zen populazioa heterozigotoa zela aurrez laborategiko kondizioetan mutatu-zen ikusitako gene mutanteekiko (begi-kolore laranja eta purpura).

MUTAZIO NATURALAK DROSOFILAZ BESTELAKO ORGANISMOETAN

Organismo batzuk ez dira egokiak laborategirako, eta, horregatik, haien genetika oso azaletik aztertu da edo ez da batere aztertu. Eta, noski, oso zaila da organismo horietan mutazioak detektatzea. Alabaina, gertaera askok erakusten dute drosofila ez dela bizidunen munduan kondizio naturale- tan mutanteak sortzen dituen bakarra. Biologiako literatura deskriptiboan, sarri aipatzen da espezie bateko ordezkari normalen artean banako aberranteak azaldu izana. Aberrazio, fase edo munstro- tasun gisa deskribatzen dira batzuetan, eta, beste batzuetan, xehetasun handirik gabe daude jasota. Lehengo eskolako naturalistek, froga-aztarnarik ere izan gabe, ziurtzat jotzen zuten itxura arraroko izaki horiek guztiak garapen-istripuek eragin zituztela, alegia kanpo-kondizio ukiezin batzuk ustekabe- an batera gertatzeak; horretan oinarrituta, baztertu egiten zituzten guztiak. Inork ez du zalantzan jartzen naturan garapen-istripuak gertatzen direla, eta horietatik espezi- men teratologikoak erator daitezkeela. Baina, askotan, era horretako aberrazioak hereditarioak direla ziurtatu da gutxi-asko, eta gehienak azpirakor-ak direla egoera normalean; baina, kasu batzuetan, popula- zioan egoera heterozigotikoan luzaroan egondako gene azpirakor ho-

riek homozigoto gisa azaleratzen dira, bi eramaileren arteko aldizkako estalketen ondorioz.

Goiko interpretazio genetikoa Dunn-ek erabili zuen lehenengoz (1921) karraskarien espezie basati bateko banako aberranteetan (aguti-koloreko espezimen normalen artean, albinoak, begi arrosakoak, orban horikoak, beltzekoak edo zurikoak agertzen ziren). Naturan aurkitutako aberrazioak espezie etxekotuen arraza ezagunen (untxi, sagu eta akurien) antzekoak dira, eta espezieotan, Mendelen azpirakor gisa heredatzen dira ezaugarri horiek.

Storer eta Gregoryk (1934) *Thomomys bottae* espezieko ohiz kanpoko banakoen azterketa berezia egin dute. Gutxienez, zazpi ohiz kanpoko tipo jaso dituzte, karraskari etxekotuen aldaera ezagunen antzekoak guztiak ere. Horietako bat, larru-kolore beltzekoa, bereziki interesgarria da. Kalifornian, *Thomomys bottae* espezieko espezimen beltzak oso ohiz kanpokoak dira; aguti-kolorea da normala (beltza azpirakorra da aguti-kolorearekiko, genetikoki aztertutako espezieetan). Baina Idahoko *Thomomys townsendi* espeziean, banako beltzak ez dira oso arraroak, eta Oregoneko *Thomomys niger* espeziean, beltza da ohikoa. Sumner-ek (1932) sei «mutazio» jaso ditu *Peromyscus* saguan, naturatik hartutako banakoen kumeen endogamia-belaunaldi batzuen ondoren agertutakoak.

H. Timofeeff-Ressovsky (1935) *Epilachna chrysomelina* kakalardoan lortu zuen mutazio bat, lehendik leku batzuetan jasotako espezie horretako tipo baten antzekoa. *Gammarus chevreuxi* krustazeoan ere hauteman ziren mutazioak, banako basatien ondorengoen endogamiaren bidez (Spooner, 1932). Kilkerren artean, espezie asko dira forma bikoak hegoen luzerari dagokionez, hau da, hego luzeko eta hego laburreko espezimenak dituzte, baina, batzuetan, populazio berean, eta, beste batzuetan, leku ezberdinetan. Frantzia hegoaldeko *Pteronemobius heydeni* espeziea, adibidez, hego laburrekoa da normalean, baina, Chopard eta Bellecroix-ek (1928) erakutsi dutenez, hego luzekoak ere badaude populazio horretan, egoera heterozigotikoan. Saltykovsky eta Fedorov-ek (1936) iritzi interesgarriak argitaratu dituzte Leningradetik hurbil dagoen *Synapis alba* ziape zuriaren populazioari buruz. Espezie horrek polinizazio gurutzatua egiten du normalean, eta populazio basatia homogeneoa da, klorofila falta zaien ohiz kanpoko banako batzuk salbu. Baina, banako basatiak endogamian

ugaltzen badira, lehenengo belaunaldian ondorengoen % 3,8k izango du akats hori, eta, bigarren belaunaldian, % 6,8k. Ezbairik gabe, endogamia-saioak sistematikoki egiten badira, normalean polinizazio gurutzatua egiten duten espezieen populazioak gene mutantez infektatuta agertuko dira.

MUTAZIO TXIKIAK

Goian aipatutako lanetan hautemandako tipo mutante gehienek nabarmen aldatzen dute fenotipoa, eta bizigaitasuna murriztu egiten dute, gutxi-asko. Mutazio horiek naturan ia egoera heterozigotikoan bakarrik aurkitu zirenez, ondoriozta dezakegu ezin direla benetako arraza-ezaugarri bihurtu gaur egun. Populazio basatietan gene hilgarriak maiz agertzeak frogatzen du naturan gertatzen diren mutazioetako batzuk behintzat laborategiko mutazioak izan ohi diren mota «patologiko» berekoak direla. Horrenbestez, jakin behar dugu mutazio «txikiak» —Baur-ek oso ohikotzat jo zituen *Antirrhinum* kulturetan (1924), eta Timofeeff-Ressovsky (34d, 1935b), *Drosophila* kulturetan— naturan ere gertatzen diren ala ez. Arazo honen inguruko datuak lortzea lan nekeza da oso; bistan da zergatik. Dubinin-ek eta haren laguntzaileek bakarrik (1934) ekin diote lan horri, *Drosophila melanogaster* espeziea hartuta. Hiru metodo erabili dituzte mutazio txikiak detektatzeko.

Lehenik, hamar euli-andui finkatu zituzten, bakoitza naturatik hartutako eme bakar batetik lortua; andui horietako eulietan, zurda jakin batzuen kopurua (esternopleuralena) aztertu zuten. Zurda-kopurua karaktere aldakorra da, eta drosofilaren laborategiko anduek ezberdintasun heredagarriak izaten dituzte maiz ezaugarri horretan. Aparteko eme basatietatik eratorritako anduien artean ere ezberdintasun esanguratsuak zeuden estatistika aldetik. Gainera, leku ezberdinetatik zetozen andui-taldeetan zurden batez besteko kopurua ezberdina zela frogatu zen. Bigarrenik, naturako euli-anduiak «dichaete» gene gairnartzailearekin gurutzatu ziren; aurrez frogatuta zegoen (Sturtevant, 1918) gene horren eragina hainbat lerrotan ageri diren geneak aldatzeak dituen ondorioen arabera dela. Kaukasoko hainbat lekutako andui basatiekin gurutzatutakoan ere, alde nabarmenak ikusi ziren «dichaete» genearen eraginean. Hirugarrenik, populazio basati askotan aurkitutako mutazio nagusi eta arruntenetako bat («extra-bristles»)

zenbat aldiz agertzen zen aztertu zen, eta ia andui guztietan ezberdin agertzen zela ikusi zen. Horrek iradokitzen du mutazio horren efektuak aldatzen dituzten geneak ohikoak direla aztertutako populazioan.

BANAKOAREN ETA ARRAZAREN ALDAKORTASUNA

Espezie bizidunak oso gutxitan dira populazio homogeen soilak. Espezieak arraza-multzoak izan ohi dira, eta arraza bakoitzak bere ezaugarriak izaten ditu. «Arraza» terminoa zentzu orokor samarrean erabiltzen da espeziearen barruan karaktere hereditario berdinak dituzten banakoen azpiatala izendatzeko. Arrazak mota askotakoak izan daitezke. Espezieak bereiziz joateko metodorik ohikoena izango da, ziur asko, arraza geografikoak sortzea, bai animalia-erreinuan, bai landare-erreinuan (gai horri buruzko literatura zoologikoa Rensch-ek berrikusi zuen 1929an). Arraza geografikoaren eremuak, ordea, milia koadro gutxi batzuetakoak nahiz ehunka milakoak izan daitezke. Arraza geografikoak bigarren mailako arraza batzuetan banatzen dira (batzuetan, *natio* esaten zaie). Schmidt-ek (1923) erakutsi zuen *Zoarcis viviparus* arrain txikiaren populazioen tamaina, orno-kopurua eta beste karaktere batzuk aldatu egiten direla Eskandinaviako fiordo batetik bestera —eta fiordo bereko parte batetik bestera ere bai—. Ezberdintasun horiek hereditarioak dira. Turesson-en ustez (1922-31), landare-espezie asko hainbat «ekotipo» hereditariotik banatzen dira; «ekotipo» horiek gune ekologiko zehatz batzuetan bizitzeko egokitu-ta daude, eta espeziearen banaketa-eskualdean ingurune egokia dagoenean aurkitzen dira. Kostako ekotipoa, dunetakoa, basokoa, zingirakoa, mendikoa eta beste daude.

Arraza-aldakortasun horren eta banakoaren oinarri genetikoak berdinak diren ala ez jakitea da garrantzitsua, hau da, biak gene-ezberdintasunen arabera deskribatzerik badagoen ala ez. Lehen esan dugun moduan, gene-aniztasun ikaragarri aberatsa, eta ustekabekoa, aurkitu da drosofilaren populazio basatietan. Eskura dauden informazio-zatiek iradokitzen dute antzeko egoeran daudela beste organismo batzuk ere. Sistemalistaren ikuspuntutik, aldakortasun-erreserba hori izan daitekeen zerbait da, benetan den zerbait baino gehiago, organismoek egoera heterozigotikoan dauzkaten gene azpirakorrek baitira eragileak. Hala ere, aldaketa germinal azpirakorren agerpen fenotipikoa,

azken batean, populazioan duten maiztasuna da; izan ere, maizago agertzen hasten direnean eta, ondorioz, eramaile heterozigotoak ausaz estaltzeko aukera handiagoak daudenean, geneen efektuak erakusten dituzten homozigotoak sortuko dira. Hori da, hain zuzen, ikusten dena. «Ohiz kanpoko» banakoak, goian azaldutako aberrazioak, ezkutuko gene-aldakortasuna kanpoko morfologian azaleratzen duten horiexek dira. Gainera, aberrazioen maiztasunetan tarteko edozein egoera ager daiteke: batzuetan, aberrazioak oso bakanak izango dira, eta, beste batzuetan, espeziea polimorfikoa izateko bestekoak, hau da, espezieak bi banako-mota edo gehiago izateko bezain bestekoak.

Banakoen aldakortasuna, hereditarioa den heinean, eraikuntza-materialen biltegiarekin erka dezakegu; materialak diseinu zehatz batzuetan antolatzean datza arrazak eratzeo prozesua. Horren adibide argiena *Partula otaheitana* barraskiloa da, Tahiti uhartean modu erradialean antolatutako ibarretan bizi dena (Crampton, 1916). Barraskilo-espezie horretako banakoek karaktere ezberdin asko dituzte: maskorreko espirala eskuineranzkoa edo ezkerreeranzkoa izan daiteke, eta maskorraren tamaina, forma eta kolorea ezberdinak izan daitezke. Ibarretako batean (Fautaua), populazio batek espeziearen karaktere orokorrak eta horien konbinazioak dituzten banakoak ditu. Beste ibar batzuetan, beste arraza batzuk daude, eta arraza horietako bakoitza ibar batean edo ondoz ondoko gutxi batzuetan dago. Arraza bakoitzak Fautauako populazioaren karaktereen konbinazio jakin bat du, baina ez du beste bereizgarririk hartzen Fautauako ezaugarri horietaz kanpo.

Banakoen eta arrazen ezaugarrien herentzia mendeldarra adibide askotan ikusi da, baina horiek banan-banan aipatzea ez da liburu honen helburua. Goi-mailako landareen karaktere horien azterketa genetikoa 1933an argitaratu zuen Matsuurak. 1929. urtera arte, 57 familiatako 400 bat espezie aztertu ziren, eta, gaiari buruzko bibliografian, 2.077 erreferentzia ageri dira. Animalietan, espezie gutxiagotan egin dira orain ikerketa genetikoak, talde askotan (itsasoko formetan, bereziki) esperimentuak egiteko zailtasun tekniko handiagoak daudelako, dudarik gabe. Hala ere, informazio mordo dago eskura. Baina badirudi azkenaldian ez dela berrikusketarik egin. Nabarmenezkoa da herentzia mendeldarra ez dela goi-mailako organismoetan bakarrik ikusi; zelulabakarretan (Pascher, 1916), fungi organismoetan (Burgeff,

1928; Dodge, 1936), goroldioetan (Wettstein, 1924) eta beste askotan ere ikusi da.

GENE BAKAR BATEK ERAGINDAKO ALDAKORTASUN GEOGRAFIKO EZ-JARRAITUA

Arraza geografikoen azterketek interes berezia dute. Arraza geografikoak leku askotan sortzen dira, eta, horrez gain, espezie ha-siberriak direla pentsatzen da, oro har. Aldakortasun geografikoaren fenomenologia nahiko konplexua denez, mota askotako adibideak kontuan hartzea komeni da.

7. TAULA

ESKUINERANZKO ETA EZKERRERANZKO MASKORREN MAIZTASUNA
(EHUNEKOTAN) MOOREA UHARTEKO *Partula suturalis* ESPEZIEAN
(*Cramptonen arabera*)

LEKUAK	ESKUINERANZKOA	EZKERRERANZKOA	BANAKO-KOPURUA
Atimaha	100,0	0	277
Vaianai	100,0	0	369
Oio	98,7	1,3	612
Haapiti	93,0	7,0	241
Uufau	12,5	87,5	303
Moruui	0,1	99,9	537
Maraarii	0	100,0	788
Varari	0	100,0	578

Karaktere aldakor bakoitzak bi fase oso ezberdin dituenan izaten da aztergai errazena, hots, bariazioa azaltzeko herri ezberdinetan fase bakoitzak izan dituen maiztasun erlatiboak erabil daitezkeenean. Barraskiloek eskuineranzko eta ezkerreananzko maskorrak izatea da adibideetako bat. Cramptonek (1916, 1932) horri buruzko datu pi-loa argitaratu zituen, eta horietatik aterea da 7. taula; Moorea uhar-teko ibar batzuetan bizi den *Partula suturalis vexillum* barraskiloaren maskor-espiralaren eskuineranzko eta ezkerreananzko maiztasunak ageri dira taulan. Ibar bakoitzak mota bateko maskorraren maiztasun bereizgarria du; leku batzuetan, populazio osoa eskuineranzkoa edo ezkerreananzkoa da, eta, beste batzuetan, populazio nahasia dago. *Lim-naea* uretako barraskiloan, maskorreko espiralaren noranzkoa gene bakarrak erabakitzen du (Diver, Boycott, Garstang, 1925; Sturtevant, 1923). *Partula* espeziearen herentzia-modua *Limnaea* bezalakoa

da, seguru asko; hortaz, espiralaren noranzkoa erabakitzen duen geneak kolonia bakoitzean maiztasun ezberdinak dituelako gertatzen da 7. taulan agertzen den bariazioa.

8. TAULA

LAU ODOL-TALDEEN ETA HORIEK ZEHAZTEN DITUZTEN HIRU GENE-ALELO-MORFOEN MAIZTASUNAK (EHUNEKOTAN) HAINBAT LEKUTAKO JENDEARENGAN
(*Snyderren arabera, baina asko laburtuta*)

JENDEA	EGILEA	ODOL-TALDEA				GENE-MAIZTASUNA			AZTER-TUTAKO KO-PURUA
		O	A	B	AB	p	q	r	
Amerikarrak	Snyder	45,0	41,0	10,0	4,0	25,9	7,3	67,0	20.000
Ingelesak	Hirszfeld	46,4	43,4	7,2	3,0	26,8	5,2	68,1	500
Frantsesak	Hirszfeld	43,2	42,6	11,2	3,0	26,2	7,4	65,7	500
Alemanak	Gundel	37,3	43,7	13,4	5,7	28,8	10,0	61,1	8.662
Suediarrak	Hesser	36,9	46,9	9,7	6,4	31,8	8,5	60,7	533
Italiarrak	Mino	35,9	51,1	8,6	4,2	33,3	6,9	59,9	1.391
Errumaniarrak	Popoviciu	36,5	40,9	14,5	7,9	28,6	12,1	60,4	2.372
Errusiarrak	Avdeieva & Grizevich	32,0	38,5	23,0	6,5	25,9	16,1	56,6	2.200
Armeniarrak	Parr	28,3	46,7	12,6	12,4	36,1	13,4	53,2	1.536
Poloniarrak	Halber & Mydlarski	32,5	37,6	20,9	9,0	26,9	16,3	57,0	11.488
Japonia iparraldekoak	Miyaji	30,2	37,9	22,5	9,5	27,4	17,5	55,0	1.786
Ainu jendea	Grove	15,8	31,3	30,9	22,0	31,7	31,4	39,7	304
Japonia erdialdekoak	Nakijima	28,7	41,7	20,2	9,4	30,1	16,1	53,5	509
Korearrak	Kirihara	30,5	27,4	34,5	7,6	19,4	23,9	55,2	354
Txina iparraldekoak	Liu & Wang	30,7	25,1	34,2	10,0	19,5	26,0	55,4	1.000
Txina hegoaldekoak	Chi-Pan	31,8	38,8	19,4	9,8	28,5	16,0	56,3	1.296
Javakoak	Bais & Verhoef	39,9	25,7	29,0	5,4	17,8	19,1	63,1	1.346
Austriarrak	Lee	60,3	31,7	6,4	1,6	18,4	4,2	77,6	377
Filipinarrak	Cabrera & Wade	64,7	14,7	19,6	1,0	8,2	10,9	80,4	204
Indiarrak (India)	Hirszfeld	31,3	19,0	41,2	8,5	14,9	29,1	55,9	1.000
Madagaskartarrak	Hirszfeld	45,5	26,2	23,7	4,5	16,8	15,4	67,5	400
Senegaldarrak	Hirszfeld	43,2	22,6	29,2	5,0	14,9	18,9	65,7	500
Marokoarrak	Snyder	53,6	23,1	20,8	2,3	13,8	12,5	73,2	466
Indiarrak (Ipar Amerika)	Snyder	79,1	16,4	3,4	0,9	9,2	2,3	88,9	1.104
Indiarrak (Hego Amerika)	Mazza & Franke	82,9	12,8	4,3	0,0	6,7	2,2	91,0	94

Gizakiarengan, odol-taldeen bariazioa zertxobait konplexuagoa da, karaktere hori zehazten duen geneak hiru alelomorfo dituelako (datu berrienen arabera, lau ere bai, agian), O, A eta B deiturikoak. Alelomorfo horien elkarrekintzak lau odol-talde sortzen ditu: O taldea (I ere deitzen zaio batzuetan) Orekiko homozigoto diren banakoek (OO) osatzen dute; A (edo II) taldeak A genea du egoera homozigotikoan nahiz heterozigotikoan (AA edo AO); B (edo III) taldeak B genea darama (BB edo BO); eta AB (edo IV) taldeak biak ditu, A eta B (AB). Lau odol-taldeen maiztasun erlatiboak zehaztu izan dira hainbat populaziotan, eta, datu horietatik abiatuz, hiru gene-alelomorfoen maiztasun erlatiboak atera dira. Normalean, A, B eta Oren maiztasunei p, q eta r esaten zaie, hurrenez hurren². Lau odol-taldeek eta hiru gene-alelomorfoek hainbat giza populaziotan dituzten maiztasunak 8. taulan agertzen dira.

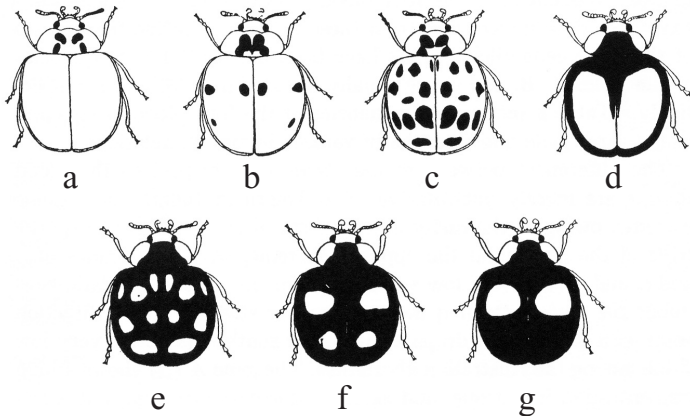
Odol-taldeetan giza arrazek dituzten ezberdintasunak kuantitatiboak besterik ez dira. Amerikako indiarrek daude mutur batean, p eta q geneak oso gutxitan baitituzte; Ainu tribua dago beste muturrean, p eta q balio handiak eta r balio nahiko txikia baitu. Eurasiako kontinente handian, q genea askoz gehiago agertzen da mendebaldetik ekialdera joan ahala. Hegoalderantz, ordea, gutxiago agertzen da, eta oso gutxi, Australiako aborigenetan. A (p) genea asko dago European eta Asia ipar-ekialdean, baina oso gutxi Asia hegoaldean eta Afrikan. Ahalegin asko egin dira odol-taldeek kokapena kanpo-ezaugarrietan oinarritutako giza arrazen sailkapenarekin lotzeko, baina apenas atera da emaitza sendorik.

ALDAKORTASUN GEOGRAFIKO EZ-JARRAITUA GENE EZBERDINEN ERAGINEZ

Zenbait generen elkarrekintzak ondorioztatutako karaktereen aldakortasun geografikoa zaila da azaltzen, baina badira adibide argi samar batzuk. *Harmonia axyridis* marigorri asiarrak oso aldakorra da elitroen eta pronotoaren kolore-diseinuan (1. irudia). Espezie horretan ezagutzen den kolore-diseinu mordo bost taldetan bana daiteke, eta ez dago tartekorik edo oso gutxi. Talde bateko banakoek elitro horiak dituzte, edo puntu beltzak horiaren gainean; horien bariazioa genetika txikiak eragiten du, eta ingurune-faktoreek ere bai (1 a-c irudia).

² Horiek kalkulatzeko, formula hauek erabiltzen dira: $p = 1 - \sqrt{O+B}$, $q = 1 - \sqrt{O+A}$, eta $r = \sqrt{O}$

Tan eta Li-k (1934) frogatu dute diseinu-mota hori (*aa*) azpirakorra dela aztertutako beste guztiekiko. *Aulica* aldaera (1 d irudia) gainartzailea da horiarekiko (AA edo Aa). *B* geneak, *A* egon nahiz ez egon, horia aldatu eta *spectabilis* forma bihurtzen du (1 f irudia), eta, beraz, forma hori *aaBB*, *AaBB*, *aABb*, *AABB*, *AABb* edo *aaBb* izan daiteke genetikoki. Azkenik, *C* geneak, *A* eta *B* egon nahiz ez egon, *conspicua* forma eratzen du (1 g irudia).



1. irudia. Kolore-diseinuak, *Harmonia axyridis* espeziearen aldaeretan.
(a) bar. *succinea*; (b) bar. *frigida*; (c) bar. *19-signata*; (d) bar. *aulica*; (e) bar. *axyridis*; (f) bar. *spectabilis*; (g) bar. *conspicua*.

Kolore-moten banaketa geografikoa 9. taulan agertzen da.

Siberiaren mendebalde-erdialdean (Altai, Yeniseisk) dagoen arrazak *axyridis* diseinua du ia beti (1 e irudia). Siberia erdialderantz forma horiak agertzen hasten dira, eta berehala ordeztzen dituzte *axyridis* formak. Siberiako Ozeano Bareko kostan eta Txinan, berriz, oso *axyridis* gutxi daude edo bat ere ez. *Spectabilis* eta *conspicua* Ekialde Urrunean bakarrik daude, eta *conspicua* oso maiz agertzen da Japonian. *Aulica* ez da inon maiz agertzen, baina Ekialde Urrunean ia edonon aurkitu daiteke (Dobzhansky, 1933c). Espezie horren bariazioa adierazteko, diseinuak zehazten dituzten geneen maiztasuna nahiz diseinuen beren maiztasuna erabil daiteke. Tamalez, Tan eta Liren (1934) datuetan ez da ageri *axyridis* forma: kolore-diseinu horren oinarri genetikoa ezagutzen ez denez, *axyridis* forma dagoen eskualde guztietan ezinezkoa da gene-maiztasunak kalkulatzeko.

Harmonia axyridis ez da egoera horretan dagoen bakarra, ez horixe. Badakigu animalia- nahiz landare-forma anitzetan daudela tipo beraren aldaerak.

9. TAULA

Harmonia axyridis ALDAERAK HAINBAT ESKUALDETAN DITUEN
KOLORE-DISEINUEN MAIZTASUNAK (EHUNEKOTAN)

ESKUALDEA	SUCCINEA, FRGIDA, 19-SIGNATA	AULICA	AXYRIDIS	SPECTABILIS	CONSPICUA	SAILKATURIK GABE	AZTER- TUTAKO KOPURUA
Altai mendiak	0,05	—	99,95	—	—	—	4.013
Jeniseisk probintzia	0,9	—	99,1	—	—	—	116
Irkutsk probintzia	15,1	—	84,9	—	—	—	73
Transbaikalia mendebaldea	50,8	—	49,2	—	—	—	61
Amur probintzia	100,0	—	—	—	—	—	41
Khabarovsk	74,5	0,3	0,2	13,4	10,7	-	597
Vladivostok	85,6	0,8	0,8	6,0	6,8	0,1	765
Korea	81,3	—	—	6,2	12,5	—	64
Mantxuria	79,7	0,5	—	11,2	8,6	—	232
Txina iparraldea (Peiping)	83,0	0,4	—	8,8	7,3	0,5	9.676
Txina mendebaldea (Szechwan)	42,6	2,9	0,01	28,8	25,1	0,8	1.074
Txina ekialdea (Soochow)	66,6	0,6	—	16,5	16,1	0,2	6.231
Japonia	27,2	—	11,0	14,3	47,4	—	154

Tximeleta eta sitsen kasuan, espezie baten banaketa-eremuko parte batzuetan, forma berezi batzuk agertzen dira noizean behin banako ezberdinez eratutako populazioetan; banaketa-eremuko beste parte batzuetan, berriz, forma berezi horiek nagusi bilakatzen dira eta forma «tipikoa» ordeztzen dute. Sistemalistek «variatio et aberratio» deitzen diete forma horiei. Dena den, horrelako kasuek ez dute behar besteko arreta jaso taxonomoen eta genetisten aldetik. Aldaerek leku ezberdinetan dituzten maiztasunei buruzko datu kuantitatiboak nekez aurkitzen dira, eta karaktere aldakorrak heredatzeko moduaz ere ezer gutxi dakigu. Aldakortasun-mota horren adibide argigarriak marigorrien hainbat espezieetan (*Coccinellidae*) aurkitu ditu idazleak (Dobzhansky, 1933c).

Espezie batzuk modu erregularrean dira polimorfikoak, eta populazioa osatzen duten tipo ezberdinen maiztasunak antzekoak dira

espeziearen bizi-eremu osoan. Beste espezie batzuetan, ostera, tipo guztiak aurkitu daitezke banaketa-eremuan baina haien maiztasun erlatiboak ez dira berdinak eskualde batean eta bestean (horren adibide garbia gizakiaren odol-taldeen bariazioa dugu).

10. TAULA

*Pachycephala pectoralis*EN ARRAZA GEOGRAFIKOETAN TXANDAKATZEN
DIREN EZAUGARRIAK (*Mayr-en arabera*)

ARRAZA	BANAKETA	PAPOA		BULA- RREKO MARRA		BIZKA- RRAREN KOLOREA		BEKOKIA		HEGOA	
		Horia	Zuria	Badago	Ez dago	Oliba-kolorea	Beltza	Horia	Beltza	Koloreduna	Beltza
dahli	Britainia Berria		+	+		+			+	+	
chlorura	Hebrida Berriak										
vitiensis	Fiji hego.										
bougainvillei	Salomon ipar.	+		+		+			+	+	
torquata	Fiji ipar-eki.										
melanota	Salomon hego-mende.	+		+		+	+		+		+
melanoptera	Salomon hego.	+		+					+		+
sanfordi	Salomon ipar-eki.	+			+	+			+		
ornata	Santa Cruz	+	+	+		+	+		+	+	+
bella	Fiji hego-mende.			+						+	
optata	Fiji erdi.										
graeffii	Fiji ipar-mende.	+			+	+		+		+	

Are gehiago bereizitako espezieetan, banaketa-eremua eskualdeetan azpibanatuta dago, eta azpieskualde horietako bakoitzean forma edo forma-sorta jakin bat bizi da, beste inon ez dagoena. Eta tarteko gunetan, populazio nahasiak daude. Tarteko gunek horiek zabalak izan daitezke, edo populazio nahasirik ia ez egoteko bezain estuak.

Atentzioa eman dit *Pachycephala pectoralis* txoriaren arraza geografikoei buruz Ernst Mayr doktoreak eginiko lanak (10. taula). Hego itsasoko uharteetako batzuetan bizi da; uharte bakoitzean edo ondoz ondo dauden uharteen sorta bakoitzean, arraza bat dago, eta

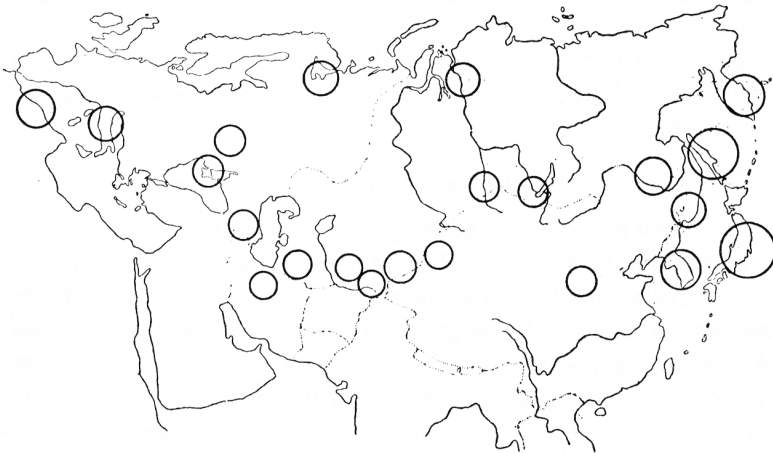
arraza bakoitza txandakatzen diren karaktereek bereizten dute hein batean (Mayr, 1932). Uharte bateko populazioaren banakoak eta beste batekoak oso gutxitan dira berdinak. Nabarmentzekoa da bost karakteren zortzi konbinazio behintzat ezagutzen direla, eta urrutiko uharteetako arrazek konbinazio bera izan dezaketela; adibidez, Britainia Berriko, Hebrida Berrietako eta Fiji hegoaldeko arrazek (10. taula). Uharte berean, karaktere-konbinazioa ez da ia aldatzen; badirudi populazioa garbia dela, karaktere horiek bakarrik dituela. Dena den, arau horren bi salbuespen aurkitu dira. Salomon uharteetako hiru uharte txikitan, populazio hibridoa (edo mistoa) bizi da, papo horiko eta papo zuriko banakoez osatua. Beste kasu batean, ohiz kanpoko karaktere-konbinazioa duen banako bat hauteman da, gainerakoan homogeneoa den populazio batean.

ALDAKORTASUN GEOGRAFIKO JARRAITUA

Goian aipatutako arraza geografiko horiek guztiek badute ezaugarri komun bat: modu ez-jarraituan aldatzen dira. *Partulan*, maskorrak eskuinerantzkoak edo ezkerrerantzkoak izan daitezke; tartekorik ez dago. Gizakiaren odol-taldeak, *Harmoniaren* bost kolore-diseinuak eta *Pachycephalaren* txandakako ezaugarriak ere kategoria bereziak dira, eta, beraz, edozein banako erraz asko sailkatu daiteke mota batean edo bestean. Genetisten ikuspuntutik, bariazio ez-jarraitua dagoen egoerarik sinpleena da. Izan ere, horren azpian dauden geneak ordezkatzan dituzten alelomorfoek efektu fenotipiko bereziak sortzen dituzte, laborategiko esperimentu gehienetan aztertzen diren mutazio handienen efektuekin konparatzeko modukoak. Konparaketa hori analogia baino zerbait gehiago da, bariazio ez-jarraitua eragiten duten gene-ezberdintasunak mutazio-urrats handi samarren ondorioz ager daitezkeelako.

Mutazio handiak, hala ere, efektu ikusgai ertainak edo txikiak dituzten gene-aldaketak baino gutxiagotan gertatzen dira. Hortaz, badira *Partula* eta *Harmoniak* baino arraza-ezberdintasun askoz txikiagoak dituzten arraza geografikoak. Egia esan, bariazio geografiko jarraitua oso fenomeno ohikoa da. *Coccinella septempunctata* marigorria dugu horren adibide. Europa, Asia iparraldea eta Afrika iparraldea sartzen dira espezie horren banaketa geografikoan. Ere mu horretan, zazpi puntu beltz ditu elitro gorrietan, baina puntuen tamai-

na aldakorra da. Asia erdialdeko eta hego-mendebaldeko arrazak oso puntu txikiak ditu (2. irudia). Europa iparraldean eta, bereziki, Ekialde Urrunean, puntu handiko arrazak daude. Leku guztietako populazioa aldakorra da puntuen tamainaren aldetik, baina aldakortasunak probabilitate-kurba normala eratzen du, eta alferrik saiaturiko gara banakoen aldaerak arbitrarioak ez diren motetan sailkatzen. Era berean, ez dago puntu handiko eta txikiko arrazak banatzeko lerro argirik.



2. irudia. *Coccinella septempunctata*ren elitroetako puntuen tamainaren bariazio geografikoa. Biribilaren tamaina eta puntuaren diametroa proportzionalak dira.

Urruneko leku geografikoetako populazioak oso ezberdinak dira sarritan, baina tarteko populazioak egoten dira tartean, eta bi muturren arteko kate mailakatu jarraitua osatzen dute. Giza arrazak deskribatzeko eta sailkatzeko antropologoek erabiltzen dituzten ezau-garrietan (garaiera, indize zefalikoa, etab.), aldakortasuna jarraitua da. Aldakortasun geografiko jarraituaren adibideak erruz eman ditu Rensch-ek (1929).

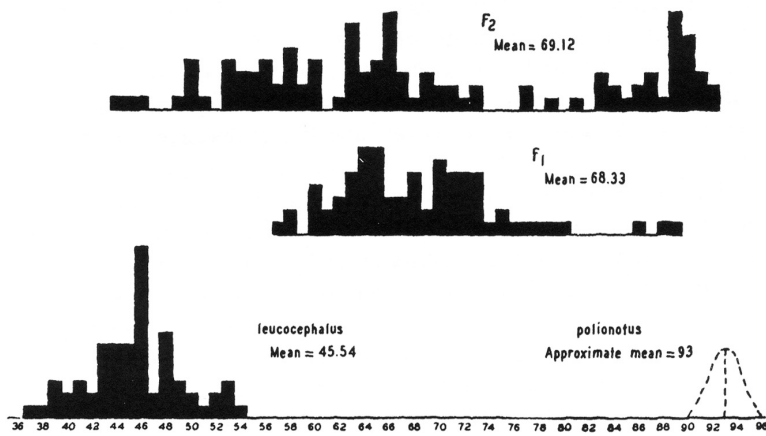
Aldakortasun jarraitua genetikoki aztertzeko, zailtasun tekniko handiak daude. Mutazio txikiak aztertzeko dauden oztopo berberak aurkituko ditugu. Arrazen arteko gurutzaketek F_2 belaunaldian sortzen dituzten banakoek aldakortasun jarraitua erakusten dute, eta ezin dira argi banatu mota diskretuetan. Inguruneak eragindako banakoen

aldakortasunak ilundu egiten du Mendelen segregazioa, eta, hori argitzeko, lan nekeza egin behar da ondorengoak aztertzen. Zailtasun horien eraginez, idazle batzuek jarrera nahiko ezkorra hartu zuten eta ondorioztatu zuten aldakortasun jarraitua eta aldakortasun ez-jarraitua ezberdinak direla oinarrian. Haien esanetan, aldakortasun ez-jarraitua bakarrik da genetikoa, eta jarraitua ez da mendeldarra, printzipio lausoren batek eragindakoa baizik, defini ezin daitekeen printzipio batek. Baina aldakortasun jarraituaren eta ez-jarraituaren arteko bereizketa gogor horrek ez du funtsik. Tarteko egoera asko izaten dira. Gizakiaren begi-kolorearen eta ile-kolorearen bariazioa dugu horren adibide. Gainera, bariazio jarraituaren azterketa genetikoei buruzko txosten argitaratu asko izateko zortea dugu, eta erabakigarria da txosten horiek diotena, alegia, aldakuntza jarraituen eta ez-jarraituen oinarri genetikoa antzekoak direla azken batean. Lan-hipotesi moduan bada ere, eta nahiko bazter utzitako gai hori gehiago aztertu bitartean, zentzuzkoa da hau onartzea: gene-alelomorfo ezberdinek maiztasun erlatibo ezberdinak dituzte espezie baten banaketa-eremuko parte ezberdinetan, eta ezberdintasun horrexek eragiten ditu bariazio geografiko guztiak.

Nilsson-Ehle-k zerealen genetikaren gainean egindako azterketa klasikoek lehenengo aldiz finkatu zuten faktore anizkoitzen printzipioa. Printzipio hori karaktere kuantitatibo orokorren herentziari buruzko azterketetan erabili izan da gerora. Bi banakoren edo bi arrazaren arteko ezberdintasun heredatua gene askoren elkarlanaren ondorio izan daiteke, gene bakoitzak gehiago ala gutxiago aldatzen baitu karakterea. Batzuetan, gene ezberdinek efektu berdin samarrak sortzen dituzte, eta, beste batzuetan, zenbait gene beste zenbait baino eraginkorragoak dira. Azken horren kasuan, faktore «nagusi»tzat hartzen dugu bat, eta besteak haren aldaeratzat. Heterozigotoak bi homozigotoen tartekoak dira sarritan, eta, beraz, genotipo bakoitzak bere fenotipoa du, nahiz eta ingurune-faktoreek fenotipoa alda dezaketen. Fenotipoen arteko ezberdintasunak ez dira, ordea, erabatekoak; maila-ezberdintasunak nahiko erlatiboak dira. Arbaso-arrazetako bat edo biak arrazen arteko banaketa eragiten duten faktore genetiko batzuekiko homogeneousak ez badira, egoera askoz konplexuagoa izan daiteke. Adibidez, demagun arrazen arteko ezberdintasuna metatze-efektua duten bost gene-parek eragiten dutela; arraza bat *AABBCCDDEE* da nagusiki eta bestea *aabbceddee*, baina, horiez gain, badaude *aaBBC-*

CDDEE osaerako banakoak ere lehenengo populazioan, eta *AAbbc-cddee* banakoak, bigarren arrazaren populazioan.

Sumnerrek (1923, 1924a, 1929, 1930, 1932; Sumner eta Huestis, 1925) ikerketa sakona egin du *Peromyscus* generoko espezie batzuen aldakortasun geografikoaren inguruan. Espezie horietako arraza geografikoek karaktere hauek dituzte ezberdinak: gorputzaren tamaina; isatsaren, hanken eta belarrien luzera; ilajearen zati koloredunaren tamaina; ilajearen kolorea; ile-mota ezberdinen kantitate proportzionala; etab.



3. irudia. Ilajearen parte koloredunaren tamaina nola heredatzen den, *Peromyscus polionotus* x *P. leucocephalus* sagu-gurutzaketan (Sumnerren arabera).

Ezberdintasun gehienak kuantitatiboak dira. Arrazen arteko gurutzaketatik ateratzen den F_1 belaunaldiak, normalean, bi gurasoen tarteko karaktereak izan ohi ditu eta gurasoen arraza horietako bakoi-tza bezain aldakorra izan ohi da. F_2 belaunaldian ere karaktereen batezbestekoak tartekoak dira, eta F_1 belaunaldikoen antzekoak gehienak. Aldakortasuna, aldiz, handiagoa da, baina muturreko aldaerak arbaso-arrazen bariazio normalaren mugen barruan daude. Arbaso-arrazetako batekin gurutzatuz gero, batezbestekoak igo egiten dira eta arbasoene-tara hurbildu. *Peromyscus polionotus polionotus* x *Peromyscus polionotus leucocephalus* gurutzaketan, ilajearen eremu koloredunaren tamaina nola heredatzen den erakusten du 3. irudiak. Lehenengoa animalia iluna da, eta eremu koloredunaren tamaina 93 da, batez beste.

Leucocephalus argia da, eta eremu koloredunaren batez besteko balioa 45,54 da. F_1 eta F_2 belaunaldiak bi gurasoen artean daude ia erabat, eta 68,33 eta 69,12ko batez besteko balioak dituzte, hurrenez hurren. F_1 belaunaldiaren aldakortasuna (desbideratze estandarra: $\varsigma=6,46$), ordea, F_2 -arena ($\varsigma=13,87$) baino txikiagoa da.

F_2 belaunaldiak aldakortasun handiagoa izateak segregazio mendeldarra frogatzen zuela uste zen. Bost genetan bereizten diren bi arrazen adibide teorikoa hartuta (ikus goian), F_1 belaunaldiak genotipo bakarra izango du (*AaBbCcDdEe*) edo, gehienez ere, gutxi batzuk (arbaso-arrazak homogeneoak ez badira). Baina F_8 belaunaldian askoz genotipo gehiago egongo dira; bost geneek zehaztutako karaktereetako baterako, 3^5 edo 243 genotipo egongo dira. Horrez gain, oso ondorengo gutxi izango dira gurasoen berdin-berdinak genotipo aldetik; bost generen kasuan, 4^{-5} edo $1:1.024$ ko frakzioa. Bistakoa denez, hainbat faktorek zehaztutako karaktere bat aztertzea errazagoa edo zailagoa izango da, zenbat genek eragiten duten, gene horiek ezaugarria aldatzeko nolako eraginkortasun duten eta eragina guztira zenbaterainokoa den —beste guztiak berdinak izanda—. Ezberdintasun handiak txikiak baino errazago aztertzen dira. *Peromyscus* generoareen arraza-karaktere batzuk gurutzatzen direnean, F_2 belaunaldiaren aldakortasuna gutxiago zabaltzen da; horrexegatik jo zituen Sumnerrek ez-mendeldartzat, aurreko lanean. Datu gehiago lortu eta teknika hobetutakoan, Sumner ohartu zen gene anizkoitzaren hipotesia egokia zela bere datuak azaltzeko; egia esan, hipotesi horren aplikagarritasunaren adibide garbia da Sumnerren lana. Muller-ek (1936) duela gutxi adierazi du gurutzaketan F_2 belaunaldiaren aldakortasuna ez dela derrigor handitu behar, baldin eta gene anizkoitzak badaude; izan ere, gurasoen anduien arraza barruko aldakortasunak ezeztatu egin dezake arrazen arteko hibridazioak eragindako aldakortasuna. Halako egoerak, teorian gerta daitezkeen arren, ohiz kanpokoak dira naturan.

Suediako hainbat lekutako *Camelina sativa* landarearen lerroen arteko ezberdintasunak aztertu ditu Tedin-ek (1925). Lerroak karaktere hauetan bereizten dira: hostoaren forma, ile-ugaritasuna, landarearen garaiera, lekaren forma, infloreszentziaren ardatz nagusiaren eta lekaren zutoinaren arteko angelua, hazien pisua eta beste batzuk. Horietan guztietan, herentzia gene anizkoitzek eragiten dutela ikusi zen. Batzuetan, Tedin gai izan zen ezberdintasun kuantitatiboak eragiten

zituzten faktore mendeldarrak banan-banan bereizteko, baina, beste batzuetan, ez zuen zenbat faktore zeuden jakiterik izan. Gene anizkoitzaren hipotesia arrakasta handiz aplikatu zen Tedinen lan osoan. Tedinek bezain emaitza onak lortu zituen Philiptchenkok (1934) gari-espezie landatuen anduien arteko ezberdintasun kuantitatiboak aztertu zituenean.

Bestalde, *Lymantria dispar* sitsaren bariazio geografiko jarraituari buruzko ikerketa-sorta handia argitaratu du Goldschmidt-ek. Sits horren arrazak oso ezberdinak izan ohi dira karaktere hauetan: sexu-faktoreen indarra (Goldschmidt, Seiler, Poppelbaum, 1924; Goldschmidt, 1932a), beldarren kolorea (Goldschmidt, 1929), neguko erru-naldi-etenaren iraupena (1932c), garapenaren abiadura (1933a, b) eta beste batzuk (1934b). Goldschmidten ustez, hainbat genek zehazten dute karaktere bakoitza, baina batek du eraginik handiena eta, besteek neurri ezberdinetan aldatu besterik ez dute egiten.

Bariazio jarraituaren eta ez-jarraituaren oinarri genetikoak antzekoak dira, ziur asko. Bi arrazen muturrek (esaterako, *Coccinella septempunctata*ren Japoniako eta Asia erdialdeko populazioak, 2. irudia) ezberdinak izan behar lukete gene batean baino gehiagotan (*AABBCCDDEE...* eta *aabbccddee...*, hurrenez hurren). Tarteko populazioak *Aabbccddee*, *AABBccddee*, *AABBCCddee*, *AABBCCDDee* izan daitezke, edo genotipo horien nahasketak. Leku jakin bateko populazioak gene anizkoitzean batez beste duen gene-kopuruak erabakiko ditu tarteko arrazen ezaugarriak.

ARRAZA, IKUSPUNTU GENETIKOTIK

Fenomeno asko sailkatu izan dira «arraza» izenaren barruan; hainbeste non terminoa bera anbiguo bilakatu baita. Batzuetan, espezie batean azpidibisio baten genetika ez bezalakoa duen edozein azpidibisiori deitzen zaio arraza. «Arraza geografiko» terminoak, ordez, xehetasun gehiago dakartza berekin: lurralde jakin batean bizi den banako-talde bat da, geografikoki mugatutako beste talde batzuen genetika ez bezalakoa duena. Esanahi hori du «arraza» terminoak taxonomiari buruzko literaturan erabiltzen denean, baina kontuan hartu beharra dago maiz arraza-ezaugarriak hereditariotzat jo egiten direla, hala direnik enpirikoki jakin ez arren. Genetikan, arrazen arazoak ez du arreta handirik jaso, nahiz eta garrantzi handia izan teorian eta

praktikan. Horren ondorioz, «arraza» kontzeptua gehiegi erabili da, azken urteotan batik bat.

Morfologia eta antropologia klasikoan, karaktere ezberdin guztien batezbesteko estatistikoen bidez azaltzen dira arrazak normalean. Batezbestekoen sistema horrek banakoak eta banako-taldeak konparatzeko arraza-estandar gisa balio du. Arrazak aztertzeko metodo arrunt hori oso egokia da helburu praktiko batzuetarako. Zailtasunak ere baditu, ordea, genetikaren ikuspuntutik, banako jakin bat zer arrazatakoa den erabakitzeke orduan huts egiten baita batzuetan. Hori erabakitzerakoan ez da kontuan hartzen gauza bat: populazioaren leku ezberdinetan geneek dituzten maiztasun erlatiboak aldatzen direlako sortzen dira arraza-ezberdintasunak, ez horrenbeste gene jakin batzuk talde batzuetan ez daudelako eta beste batzuetan erabat homozigotoak direlako. Goian aipatutako adibide horiek erakusten dutenez, espezie bateko arrazetako gene-maiztasunak % 0tik % 100era bitartekoak izan daitezke —muga-balioak besterik ez dira horiek—. Gene jakin bat duten edo ez duten banakoak espezie baten arraza askotan aurkitu daitezke zenbaitetan.

Arazoa gehiago zailtzeko, arraza-ezberdintasun gehienak oso konplexuak dira genetikoki. Odol-taldeena ez da inondik ere giza arrazen arteko ezberdintasun bakarra; *Partularen* populazioak ezberdinak dira tamainan, forman, kolorean eta beste karaktere batzuetan, bai eta maskorreko espiralaren noranzkoan ere; *Harmonia* ezberdina da tamainan, forman eta gorputzaren zein gorputz-atalen kolorean. Arraza-ezberdintasuna sortzen duten aparteko geneen banaketa geografikoak independenteak izaten dira sarri. Egia esan, gizakian, odol-taldeek geneak eta larruazal-kolorearenak edo indize zefalikoarenak ez daude antzera banatuta (hala ere, karaktere horietako bakoitzean antzekoagoak dira lotutako arraza-taldeak loturarik ez dutenak baino). Goldschmidt-ek (1934b) ahalegin handiak egin ditu *Lymantriaren* arrazak ezberdintzen dituzten geneen banaketa geografikoak korrelazioan jartzeko, baina gehienak oso independenteak direla aurkitu du. Horrenbestez, gene batzuetan, A banako edo populazio batek B-rekin antz handiagoa izango du C-rekin baino; beste gene batzuetan, ordea, A banako edo populazio horrexek berak C-ren antz handiagoa izango du B-rekin baino. Egia esan, arraza bereko banakoek arraza ezberdinetakoek baino gene ezberdin gehiago izan ditzakete.

Arraza-aldakortasunaren oinarritzko unitateak populazioak eta geneak dira, eta ez arraza-ezberdintasuntzat jo ohi diren karaktere-multzoak. Buru-nahaste gutxiago egongo litzateke biologo guztiak horretaz jabetuko balira. Antzeko adibide honek erakusten du zeinen garrantzitsua den. Hibridazioari buruzko azterlan asko egin ziren Mendel baino lehen, baina ez ziren Mendelen legeetara iritsi. Atzera begiraturaz argi eta garbi ikusiko dugu Mendelen aurrekariak non huts egin zuten: banakoen, arrazen eta espezieen ezaugarri-multzoak hartu zituzten unitatetzat, eta multzo horiek heredatzeko arauak aurkitzen saiatu ziren. Mendel jabetu zen lehen aldiz karaktere bereizien herentzia aztertu behar zela, ez ezaugarri-multzoena. Gaur egun ere arraza-aldakortasunaren aztertzaile batzuek Mendelen aurrekariak hutsegite berdinak egiten dituzte behin eta berri.

Biologiari, antropologiari eta soziologiari buruzko literaturan behin eta berriro eztabaidatu da «arrazen arazoa», eta ez da ondorio garbirik atera. Alferrikako hitzak kenduta, haxe da auzia: «arraza» naturan dagoen entitate jakin bat da, edo erabilgarritasun gutxiko abstrakzio bat besterik ez? Genetisten aburuz, argi dago «arrazen arazoaren» gainerako gogoetek ez dutela kontuan hartzen arraza ez dela entitate estatikoa, prozesua baizik. Gene jakin bat edo batzuk populazioaren zati batean gainerakoan ez bezalakoak bihurtzen dira maiztasun batez, eta orduan hasten da arraza sortzen. Bereizketak aurrera egiten badu, arraza bateko banako gehienak edo guztiak beste arrazakoek ez dituzten gene jakin batzuk izatera iristen dira. Azkenik, arrazen gurutzaketa saihesteko mekanismoak gara daitezke, eta, ondorioz, genotipo kolektibo bakarra zena aparteko bitan edo gehiagotan banatzen da. Mekanismo horiek garatu eta gurutzaketa gehienak prebenitzen direnean, aparteko espezieak izango ditugu. Arraza «entitate jakin» bihurtuz joaten da prozesu horrek aurrera egin ahala; arrazen funtsezko kontua ez da nolakoak diren, nola bilakatu diren baizik. Baina arrazak guztiz bananduta daudenean, ez dira jada arraza, agertu berri diren espezie bereziak baizik.

Arraza-aldakortasuna azaltzeko, aintzat hartu behar da banakako geneek zer maiztasun dituzten eskualde geografiko ezberdinetan edo habitat jakin batzuetako banako-taldeetan. Deskribapen hori egokiagoa da «arrazen» fenotipo arrunt abstraktuak aurkitzeko normalean erabiltzen den metodoa baino. Izan ere, populazioaren uneko

egoera ez ezik, hein batean etorkizuneko aukerak ere barne hartzen ditu (adibidez, gene heterozigoto batzuek arrazaren fenotipoa alda dezakete maiztasuna areagotuz gero).

Geneen geografia aztertu behar da, ez fenotipo arruntena. Metodo hori praktikara eramateko saio gutxi batzuk besterik ez dira egin orain arte. Gizakiaren odol-taldeen ingurukoa izan da arrakastatsuen (8. taula). Beste zenbait alorretan eginiko azterlanak ere interesgarriak dira: Serebrovsky (1927) eta Petrov-ek (1936) haztegiko hegaztiei buruz eginikoa, Vavilov-ek (1928) laborantzako landareei buruz eginikoa, Bernstein-ek (1925a, b) gizakiaren ahotsari eta beste zenbait karaktereri buruz eginikoa, Dubinin eta bere lankideek (1934) *Drosophila* buruz eginikoa... Beste organismo batzuei buruz halako datu gutxi daude, baina ez datu horiek lortzea zaila delako, haien garrantziaz ohartzen ez garelako baizik. Espezie baten banaketa-eremuko leku ezberdinetan bizi diren populazioen karaktereak zer maiztasunez aldatzen diren adierazten duten zenbakizko datu zehatzak gutxitan aurkituko ditugu literaturan. Ia jorratu gabeko eremua dugu hor gerora lantzeko, bai horixe.

HERENTZIA MENDELDARRA ESPEZIE-GURUTZAKETETAN

Espezieen arteko hibridoak —eta generoen artekoak ere bai batzuetan— Mendelen legeak berriro aurkitu aurretik nahiz ondoren aztertu izan dira. Datu-pila zurrin samarra atera da azterlan horietatik; espezieen gurutzaketa guztietako herentzia Mendelen arauen arabera azaltzea ezinezkoa da lehen begiratuan. Hasierako genetista batzuk nahiko seguru zeuden Mendelen legeak espezie barruko gurutzaketetan bakarrik aplika zitezkeela, eta espezieen artekoak beste printzipio batzuen arabera zirela. Gaur egun, hala ere, nahiko argi dago zergatik zen hain zaila espezieen arteko ezberdintasunak gene-ezberdintasunen bidez azaltzea.

Guraso-formak bereizten dituzten karaktereak hibridoek bigarren belaunaldian eta hurrengoetan zer proportziotan errepikatzen diren ikusita ondorioztatu da geneek zerikusia dutela. Alabaina, espezie asko ezin dira gurutzatu, eta, gurutzatu daitezkeen artean ere, askok ondorengo erabat antzuak izaten dituzte. F_2 belaunaldian huts egiten duten espezie-bikoteak desagertu egiten dira metodo hibridologiko

zuzenen bidez azter daitezkeen kasuen kategoriatik. Gainera, segregazio mendeldarra gertatzeko ezinbesteko baldintza da hibridoaren gametogenesisian kromosoma-parekatze eta -bereizte normala izatea. Baldintza hori betetzen ez bada, ohiko proportzio mendeldarrak ere ez dira beteko kromosoma-mekanismo akastun horien eraginez. Dena den, espezieen arteko hibrido askoren edo gehienen gametogenesisian, kromosomen jokaera ohiz kanpoko da.

Espezieen arteko hibridoetako kromosoma-parekatzearen eta segregazio mendeldarraren arteko erlazioari buruz azterlan aparta egin du Federleyk (1913), *Pygaera* sitsen hiru espezieen arteko gurutzaketetan oinarrituta. Gurutzaketa horietako batzuetan, karaktere batzuek segregazio tipikoa zuten; beste batzuek, berriz, «tarteko herentzia iraunkorra» jarraitzen zuten, hau da, berdinak ziren F_1 belaunaldian eta F_2 belaunaldian. Bazirudien tarteko herentzia iraunkor hori ez zetorrela bat ideia mendeldarrarekin eta uste zuten gurasoen hozi-plasmen barruko nahasketak eragiten zuela tarteko produktu iraunkor hori. Federleyk beste gauza bat frogatu zuen, ordea: inongo segregaziorik ikusten ez den gurutzaketa batean, ez da kromosoma-parekatzerik izan hibridoaren gametogenesisian; karaktereen segregazioa gerta dadin, kromosoma-bibalente batzuk behintzat eratu behar dira beti. Tarteko herentzia iraunkorra eta segregaziorik eza ez du inondik ere arbasoen hozi-plasmen barruko nahasketak eragiten; kromosomak parekatzean izandako hutsegiteen ondorioz gertatzen dira.

Espezien arteko hibrido batzuei bakarrik egin dakieke zuzeneko analisi genetikoa, hau da, ohiz kanpoko kromosomak dituzten hibridoak eta hibrido antzuak kendutakoan gelditzen direnei. Zailtasunak ez dira hor amaitzen. Ikusi dugun moduan, arrazen arteko gurutzaketetan ere zaila izaten da banakako geneak isolatzea eta aztertzea, gene asko egoten baitira. Espezieen arteko ezberdintasunak arrazen artekoak baino gene gehiagotan daudenez, espezieen arteko gurutzaketek segregazio konplexuagoak sortzen dituzte F_2 belaunaldian eta hurrengoetan.

Baur-ek (1924, 1930, 1932) eta Lotsyk (1911) dragoi-muturra-
ren espezieak (*Antirrhinum*) gurutzatu zituzten, eta lortutako emaitzak tipikotzat har daitezke hainbat ezaugarri ikusgai —eta, hein batean, kualitatibo— dituzten gurasoen arteko hibrido emankorretan. *Antirrhinum majus* x *Antirrhinum molle* gurutzaketan, F_1 belaunaldia gurasoen

erdibideko zerbait da ezaugarri gehienetan. F_1 belaunaldiaren aldakor-tasuna guraso-espezie aldakorrena bezain handia da; adibide horretan, *Antirrhinum molle*. F_1 belaunaldiaren endogamiaz lortutako bigarren belaunaldia ikaragarri aldakorra da ezaugarri guztietan. Ehunka landare aztertuta ere, ez ditugu bi banako berdin-berdin aurkituko, eta harrigarria da belaunaldikide asko zeinen ezberdinak diren. Landare gehienek gurasoen ezaugarrien hainbat konbinazio dituzte, eta, agian, horregatik esaten zaie tarteko, zentzu zabalean. Banako batzuek guraso baten edo bestearen antza dute karaktere batean edo gehiagotan —lo-rearen edo hostoaren forman, kolorean, garaieran, hazteko moduan, etab—, baina, Baurren ustez, garbi dago inor ez dela *majus* garbia edo *molle* garbia. Ez gurasoetan, ez F_1 belaunaldian ageri ez diren ezaugarriak dituzten banakoak ere badaude; ezaugarriok beste *Antirrhinum* generoko espezie batzuenak izan daitezke, bai eta *Scrophulariaceae* familiako beste genero batzuenak ere. Arbasoen geneen konbinazio berriak sortzean agertzen dira geneok, elkarrekintzan jartzean berriak diruditen ezaugarriak sortzen baitituzte. Ezaugarri berri horiek bitxiak eta harrigarriak dirudite ez bairik gabe, horietako bat «espezie berri» gisa deskribatu baitzuen Lotsyk —*Antirrhinum rhinanthoides*—. Segregatu horrek *Rhinanthus* generoaren atributu batzuk ditu, *Antirrhinum* generoko espezie bakar batean ere ikusi ez direnak.

F_2 belaunaldian ere badaude guraso-espeziearen antzik ez duten banakoak; horrek esan nahi du espezie-ezberdintasuna eragiten duten gene asko daudela. Baur eta Lotsyk argitaratutako datuetan, ordea, ez da zenbatetsi ez zenbat genek duten eragina, ez zenbatek zehazten dituzten aparteko ezaugarriak. Alde horretatik, datu egokiagoak dira *Canna indica* eta *Canna glauca* espezieen arteko hibridoaren gainean Honing-ek (1923, 1928) emandakoak. Argi zehaztutako karaktere batzuetan bereizten dira bi espezie horiek, eta Honing-ek ederki azaldu ditu horietako batzuk gene-elementu osagarrien bidez. Adibidez, *Canna indica* espezieak lore gorriak ditu, eta *C. glauca* espezieak horiak; bereizketa hori aleomorfo-pare bakar batek eragiten du, *A-a* pareak —*AA* gorria da, eta *aa* horia—. *B* eta *C* geneek marjina gorria sortzen dute hostoetan; *D*, *E*, *F* eta *R* geneek lore-kolore gorria biziagotzen dute; *G* genea hostoetako antozianoaren genea da; *K* eta *L* geneek argizari-itxurako estalkia sortzen dute hostoetan; *M*, *N* eta *O* geneek hirugarren estaminodio bat egon ala ez erabakitzen dute; *H*, *I* eta *P-k*, estaminodioaren kolorea; *J-k*, zainen kolorea; eta *R-k* orban gorriak

jartzen dizkie loreei. Bi espezieen formulazio genetikoa honela idatz daiteke:

Canna indica: . . . *AB(C)D(E)FgHijkl(mno)pr*

Canna glauca . . . *ab(c)DdefGhiJjKL(MNO)PpRr*

Ondo finkatuta ez dauden geneak parentesi artean ageri dira goiko formulazio horietan. *Canna glauca* espeziean, *D*, *J*, *P* eta *R* geneak homozigotoak edo heterozigotoak izan daitezke, eta, agian, *M*, *N* eta *O* ere bai.

Dena dela, analisi horretan bi *Canna* espezieen arteko ezberdintasun batzuk bakarrik lantzen dira. Karaktere bereizle asko kuantitatiboak dira kualitatibo baino gehiago, eta horiek zehazten dituzten geneak ez ziren banan-banan apartatu eta aztertu. Esaterako, *Canna indica* espezieak *Canna glauca* espezieak baino askoz estaminodio laburragoak ditu. Espezieen arteko gurutzaketetan, estaminodio-luzera «herentzia nahasiaren» adibide garbia da, lehen azaldutako *Peromyscus* generoaren arraza-ezberdintasunetan gertatzen denaren antzekoa (3. irudia). Sakon aztertu gabeko ezberdintasun horietako bakoitza hainbat generen baterako ekintzak eragiten duela ondoriozta daiteke hortik, eta, beraz, *Canna indica* eta *Canna glauca* gene askotan direla ezberdinak, ziur asko.

F_2 belaunaldian forma-aniztasun itxuraz mugagabe hori ez da sortzen *Antirrhinum* eta *Canna* generoetako espezieen arteko gurutzaketan ondorioz bakarrik. Beste adibide batzuk ere baditugu: *Dianthus armeria* x *Dianthus deltoides* gurutzaketak (Wichler, 1913), zume-espezieen arteko hibridoak (Heribert Nilsson, 1918) eta bioleta-espezieen artekoak (J. Clausen, 1931a). Mota horretako ondorengo hibrido segregatzaileen ehunka banako ikustea lorategi-partzela esperimental batean jarrita zirrargarria litzateke edozein biologorentzat. Botanikari buruzko literatura sistematikoan datu asko daude naturan dauden antzeko hibrido polimorfikoei buruz; horien eskualdeetan, ezberdinak baina oso gertukoak diren bi espezie edo gehiago batera bizi dira eta gurutzatzeko aukera dute. Espezieak kontaktuan dauden eskualde horietan daude «talde hibridoek» istiluak izaten dituzte sarritan, genetika ezberdineko banakoak daude eta (X. kapitulua).

Gehienbat ezaugarri kualitatiboetan bereizten diren espezieen arteko hibridoen ondorengotan agertzen diren segregazioak ez dira

horren ikusgarriak, ez efektu kualitatibo ezberdinak sortzen dituzten geneak dituztenenak bezainbeste. Segregazio horiek gene aldetik aztertzea gaitza da benetan. Hala ere, hibrido batzuetan, segregazio mendeldarra ondo finkatuta dago eta gene-pare bat edo gehiago banaka aztertu izan dira inoiz. Aztertutako hibrido horiek genero haue-tako espezieen artekoak dira: *Mirabilis* (Correns, 1902), *Nicotiana* (East, 1916; Brieger, 1935), kotoia (Harland, 1936ko eta lehenagoko lanak), akuriak (Detlefsen, 1914), txoriak (Phillips, 1915, 1921; Steiner, 1935), sitsak (Lenz, 1928) eta kilkerra (Cousin, 1934). Landare-hibridoek buruzko erreferentzia gehiagorako, ikus Renner, 1929. Jaki-na, espezieen arteko gurutzaketetan, arrazen artekoetan bezalaxe, ez dago banalerro zorrotzik herentzia nahasiaren eta beste mota batzue-takoaren artean; maila-kontua besterik ez da bereizketa.

Hortik ondoriozta dezakegu inongo argitalpenetan ez dela adierazi bi espezie zehazki zenbat genek bereizten dituzten. Beste era batera esanda, ez da egin espezieen arteko ezberdintasunen analisi ge-netiko osaturik. Espezieen arteko hibridoek inguruko lanak oso gauza orokorrak besterik ez ditu frogatu orain arte; alegia, espezieen arteko ezberdintasunak hainbat generen arteko lankidetzak eragiten dituela eta gene horiek ezaugarri konplexuko segregazioak sortzen dituztela baldin eta hibridoan kromosomak parekatzeko kondizioek horretarako oinarri fisikoa ematen badute.

AMAREN EFEKTUAK ETA HERENTZIA EZ-GENETIKOA

Arraza barneko aldakortasuna eta arrazen nahiz espezieen arte-ko ezberdintasunak gene-elementuen bidez azaldu daitezke hein batean bederen. Aurreko paragrafoetan azaldutako ebidentziaren irakurketa-rik kritikoenak ere erakutsiko du hori. Gainera, dakigunaren arabera, gene-aldakortasuna eragiteko modu bakarra mutazioa denez, pentsa daiteke naturan gertatzen diren mutanteek eragiten dutela aldakorta-suna. Baina orain geure buruari galdetu behar diogu gene-bariazioa ote den aldakortasun naturalaren iturri bakarra, edo, horrez gain, beste iturriarik ba ote den. Ideia dualista hori biologo askok hartu dute kon-tuan —izen handikoak ere badaude tartean—.

F_1 belaunaldiaren hibrido neurri batean emankorrak guru-tzatzen eta sortzen dituzten formetan besterik ez da aplikatu analisi

genetikoa; beraz, gauzak diren bezala, ez dago esperimentuen bidez zuzenean frogatzerik sistematikoki urrun dauden organismoen arteko ezberdintasunak jatorriz genetikoak eta mutazionalak direla. Organismoak zenbat eta gertuagokoak izan orduan eta elkarrekin gurutzatzeko gaitasun handiagoa dutela zalantzan jartzekoa da, baina badago halako korrelazio orokor bat, dudarik ez. Generoen arteko hibridoak ere nahiko ohiz kanpokoak dira, eta familien, ordenen, moten eta filumen arteko hibridoak ezinezkoak dira hasiera-hasierako garapen-mailetan ez bada.

Ondorio ezkor horrek beste ikuspuntu baterako bidea eman du. Ikuspuntu horren arabera, geneek kategoriatan sistematiko baxuenen ezaugarriak baino ez dituzte zehazten (arrazenak, espezieenak, generoenak), eta goragoko kategorien ezaugarriak ez dira genetikoak. Badirudi ikuspuntu hori ebidentzia positibo bakar batean oinarritzen dela: enbriologo esperimentalek urruneko formen arteko hibridoak hasierako garapen-mailetan lortutako emaitzetan (segmentazio-mota, gehienbat). Hibrido horietan, esperma arrotzaren efektuak ez dira agertzen obuluan sartu eta berehala, geroxeago edo askoz geroago baizik; azkenean, enbrioi hibridoa hil egiten da, batzuetan. Eztabaida bizi eta luze samarra eragin duten esperimentu ezagun batzuetan, obuluari pronukleoa kendu zitzaion modu artifizialean, eta erlazorik ez zuen beste animalia baten espermatozoideez ernalduta zen. Enbrioi hori garatzen bada, obuluari —eta ez espermatozoideari— dagokion espeziearen arauak jarraiki garatuko da. Horrenbestez, garapena amaren zitoplasmak gidatzen duela dirudi, eta, beraz, ez dela genetiko.

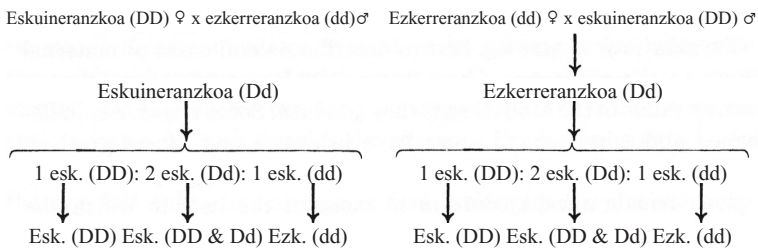
Era horretako ebidentziak, ordea, ez du egiaz balio, herentzia zitoplasmikoa dela frogatzeko. Obulua ez da bi elementu independenten arteko batuketa soila —nukleoa eta zitoplasma—. Aitzitik, obulua sistema antolatua da eta amaren obulutegian izandako garapen-prozesu luzearen emaitza. Obuluaren egitura —eta, beraz, gaitasunak hein batean— ernalduta baino lehen zehaztuta dago; hazten ari den obozitoaren nukleoan dauden geneak zehazten dute, eta, agian, inguruko ama-ehunetako geneak ere bai. Espezie arrotz baten espermak ernalduta ondoren garatzen hasten diren ezaugarri horiek ez dute zertan obuluak une horretan duen gene-konplexuaren arabera izan; beharbada, askoz lehenago zehaztu dituen amaren genotipoak. Eta aldeaz aurretik zehazte hori ez da inondik ere *ad hoc* hipotesi bat, herentzia

zitoplasmatikoa atzera botatzeko asmatutakoa; espezie barruko nahiz espezieen arteko gurutzaketa askotan ikusi da zigotoaren ezaugarriak amaren genotipoak zehazten dituela aldez aurretik —«ama-efektu» deitzen zaio normalean—. Hona hemen ama-efektua fenomenoaren hiru adibide. Adibide batzuetan besteetan baino egoera konplexuagoak agertzen dira, eta batzuetan besteetan baino luzaroagoan igartzen da ama-genotipoak aldez aurretik zehazten dituela zigotoaren ezaugarriak.

Toyamak (1912) deskribatu zituen lehenengo aldiz zeta-hararren ama-efektuak (*Bombyx mori*). Har horren arrazak sortzen dituzten obulu-motetan bereizi ohi dira. Obulu batzuk fusiformeak dira, eta beste batzuk biribilak; batzuk marroixkak, eta beste batzuk berdexkak edo zurixkak. Eme jakin batek sortutako obuluen ezaugarriak bat datoz beti haren arrazaren ezaugarriekin eta ez dute zerikusirik bikotekidearen arrazaren ezaugarriekin. Arrautza-motan bereizten diren arrazen arteko gurutzaketetatik ateratzen diren F_1 hibrido emeek amaren edo aitaren, bietako baten, arrazakoen obuluen modukoak sortzen dituzte (zein gene den gainartzailea eta zein azpirakorra), baina F_1 eme batek sortutako obulu guztiak antzekoak dira beti. Azkenik, F_2 belaunaldian, lau emetik hiruk gainartzailearen bezalako obulua sortuko dute, eta hirutik batek arraza azpirakorrarena bezalakoa. Hor ere banako eme batek sortutako obuluak antzekoak dira eta ez dute zerikusirik haren bikotearen arrazarekin. Herentzia-mota horren azalpena erraza da, noski: obuluaren itxura ez du ernalketaren ondoren finkatuko den osaera genetikoak erabakitzen, amaren geneek baizik, haren gorputzean garatzen baitira obuluak.

Lymnaea peregra espeziearen maskorreko espiralaren noranzkoa heredatzen dela ere (Sturtevant, 1923; Diver, Boycott, Garstang, 1925) argi eta garbi ikusten da. Eskuineranzko maskorra duen banako baten obuluak ezkerreleranzkoa duen beste baten espermaz ernaltzen direnean, eskuineranzko maskordun helduak sortzen dira. Horien endogamia gertatzean sortzen den F_2 belaunaldi osoa eskuineranzkoa da, baina belaunaldi horretan, lau banakotik hiruk eskuineranzko heldu bilakatuko diren obuluak sortzen dituzte, eta laugarrenak, ezkerreleranzko heldu bilakatuko direnak. Bi gurasoak ezkerreleranzkoak dituen banako bat eskuineranzko banako garbi baten espermaz ernaltzen denean, berriaz, ezkerreleranzko kumeak bakarrik izango ditu. Kume horien arteko

endogamiaz sortzen den F_2 belaunaldia, ordea, eskuineranzkoa da oso-
osorik. F_2 belaunaldiaren lau banakotik hiruk eskuineranzko banakoak
sortzen dituzte F_3 belaunaldian, eta lautik batek ezkereranzkoak.
Emaita horiek txundigarriak dira lehen begi-kolpean, baina aise azal-
tzen dira honetaz jabetzen bagara: banako baten maskorraren ezau-
garriak amaren genotipoak zehazten du, ez banakoaren genotipoak.
Eskuineranzko maskorren genea (D) gainartzailea da ezkereranzko
maskorren genearekiko (d). Gurutzatze-esperimentuen emaitzak ho-
nela adieraz daitezke:



Egia esan, antzera heredatzen dituzte *Lymnaea* barraskiloek es-
piralaren noranzkoa, eta zeta-harrek, obulu-ezaugarriak. Espiralaren
noranzkoa molusku helduan ikusten da, baina obuluan ezarrita dago
ernaldu aurretik ere. Obulu jakin batetik garatutako banako bat esku-
ineranzkoa edo ezkereranzkoa izango ote den nahiko argi ikusten da
hasierako segmentazio-faseetan, ardatz mitotikoaren kokapen erlati-
boak enbrioiaaren asimetriaren berri ematen baitu fase horretan.

Drosophila pseudoobscura espeziearen A eta B arrazen arte-
ko hibridoak ezberdinak dira gurutzaketa zer noranzkotan egiten den.
B ♀ x A ♂ gurutzaketatik sortutako F_1 belaunaldian, ar antzuak daude,
testikulu txiki-txikikoak. Alderantzizko gurutzaketak ere (A ♀ x B ♂)
ar antzuak sortzen ditu, baina tamaina normaleko testikuluak dituzte.
Gurutzaketa batetik eta bestetik jaiotako arren arteko ezberdintasun
hori aztertu du Dobzhansky (1935c), eta frogatu du testikulu txikiak
garatzearen arrazoia hauxe dela: B arrazako amak jarritako obuluen
zitoplasmen eta A arrazako espermatozoideek ekarritako autosomen
arteko elkarrekintza. A arrazako amek sortutako obuluetan B arraza-
ren autosomak badaude, ostera, testikulu handiak garatzeko aukera
dago (xehetasun gehiagorako, ikus IX. kapitulua).

Ez dago zalantzarik herentzia zitoplasmatikoaren kasu gehienak —guztiak ez esatearren— ama-efektuek eragiten dituztela. Alabaina, zitoplasmaren bidezko herentziaren benetako kasu batzuk ere jaso dira. Horietan ezagunenak dira landareetan klorofila daramaten plastoien transmisiokoak. Kloroplastoek, edo kloroplastoak sortzen dituzten elementu zelularrek, beren burua ugaltzeko gaitasuna dute, eta, batzuetan, gertatzen zaizkien aldaketak transmititu egiten dira geneen eta kromosomen parte-hartzerik gabe. Hala, hostotza pikarteko landareak sortzen dira; zati berde normaletan, plasto normalak izaten dituzte, eta zati berde argietan edo zurietan, klorofilarik gabeko edo oso gutxiko plastoak. Correns (1928 eta lehenago) eta Rennerrek (1934) erakutsi dutenez, ohiz kanpoko plastoak ia amaren lerroan bakarrik transmititzen dira; hala, landarearen parte berde normalean garatzen diren loreek sortutako hazietatik ondorengo berdeak sortuko dira, eta klorofilarik gabeko adarretako haziak ez dute plasto berderik. Arraren lerroan ere hereda daiteke klorofila falta hein batean, baina plastoak polenaren bidez edo enbrioi-zakuen bidez transmiti ditzaketen landare jakin batzuetan bakarrik.

Goroldio batzuen herentzia-mekanismoa (Wettstein, 1924) ez dago hain argi; izan ere, espezieen arteko bi hibrido posibleek elkarrekin dituzten ezberdintasunak ez dira nahitaez izaten plasto-mota ezberdinak izatearen ondorio. Wettstein-ek erakutsi du gurutzaketa gurutzatuen arteko ezberdintasun horrek iraun egiten duela belaunaldiz belaunaldi, eta, beraz, ama-efektua baztertu egin behar dela. Antzeko emaitzak lortu zituzten hainbat ikertzailek *Epilobium* generoko espezieen arteko hibridoak aztertuta (ikus Michaelis, 1933). *Epilobium hirsutum* ♀ x *Epilobium luteum* ♂ gurutzaketatik lortutako hibridoa eta *Epilobium luteum* ♀ x *Epilobium hirsutum* ♂ gurutzaketatik lortutakoa ezberdinak dira. Bi hibridoak ama moduan erabiliz gero eta hainbat belaunalditan *hirsutum*ekin polinizatuz gero, bi ametako batetik gai izan behar luke *hirsutum* zitoplasman *hirsutum* kromosomak bakarrik dituzten landareak lortzeko batetik, eta *luteum* zitoplasman *hirsutum* kromosomak dituztenak, bestetik. Zitoplasma ez badu herentzia kromosometatik aparte transmititzen, bi landare-motek berdina izan behar lukete. Michaelisen ustez, ordea, hibridoen zazpigarren belaunaldiraino irauten dute gurutzaketa gurutzatuen arteko ezberdintasunek, txikiagotuz joan arren.

Lan asko egin behar da herentzia zitoplasmikoari lotutako arazoak argitzeko, bai horixe. Ez dago argi fenomenoaren zenbateraino dagoen zabalduta, zer mekanismo dauden era horretako herentzia transmititzeko, eta, batez ere, zitoplasmako aldakuntzak nola sortzen diren. Dena dela, egun ditugun datu osagabeak aintzat hartuta, herentzia zitoplasmikoa oso ohiz kanpoko da herentzia genetikoaren aldean, eta, beraz, haren mendeko zeregina besterik ez du izango eboluzioaren bilakaera orokorrean.

IV

ALDAKETA

KROMOSOMIKOAK

KROMOSOMAK, GENE-ERAMAILE

ZELULAREN osagaietatik kromosomek jaso izan dute gehienbat ikertzaileen arreta. Zitologian, urrats ikaragarriak egin dira azken berrogei urteotan, eta gehientsuenak kromosomen inguruan. Beste elementu zelularren azterketak itzalpean daude oraingoz, eta segurtasunik eza eragiten dute ikertzaile batzuegan; batez ere, zelularen azterketatik (zitologia) nukleoaren azterketara (kariologia) eta kromosomologiara egindako jauzi horren aurrean uzkur ageri direnengan. Prozedura horretaz dena delakoa pentsatuta ere, historikoki frogatuta dago kromosomak herentziaren eramaile fisikoak direla. Mendelismoa berriro agertu baino lehen frogatu zen hori, hemeretzigarren mendeko zitologia eta biologia esperimentalaren ikertzaileei esker. Hala ere, frogatu gabe geratu zen 1903an Sutton-ek esan zuena, hots, geneen transmisioa ulertzeko geneek kromosometan egon behar dutela, nahitaez.

Suttonez geroztik, makina bat froga atera dira herentziaren teoria kromosomikoaren alde. Gainera, hozi-plasmen eta horien eramaile fisikoen arkitekturaz xehetasun asko jakin ditugu, genetikako datuetatik ondorioztatuta, batik bat. Boveri-k eta, bereziki, Morgan-ek eta Bridges-ek frogatu dute kromosoma bakoitza banako bat dela, hots, gene-komplexu jakin bat daramala. Kromosomen barruko gene-antolaketa linealaren teoria Sturtevant-ek atera zuen, eta genetika eta zitologia modernoaren funtsezko irakaspen bilakatu zen berehala. Kromosoma baten barruko geneak konstanteak dira, motaren aldetik ez ezik, elkarrekiko kokapenaren aldetik ere bai. Duela ez hainbeste, Painter, Muller, Dobzhansky eta beste batzuek lan batzuk atera zituzten X izpien eraginez aldatutako drosofila-kromosomei buruz, eta lan horiei esker frogatu da, hein handi batean, kromosometako geneen antolaketa lineala eta oro har herentziaren teoria kromosomikoa zuzenak direla.

Herentziaren teoria kromosomikoaren ondorioz, beste konstante biologiko bat, kariotipoa, aztertzeke premia agertu zen. Banako, arraza edo espezie bakoitzak genotipo konstantea du, arbasoengandik heredatutako faktore eta gene guztien batura. Genotipoa egonkorra denez, organismoaren karaktere ikusgaiak bere horretan iraungo dute. Baina geneak kromosometan garraiatzen dira; organismo bakoitzak kromosoma-kopuru zehatz bat du, eta kromosoma bakoitzak gene-konplexu zehatza, ordena lineal finkatu batean antolatua. Egitura-ezaugarri egonkor horiek osatzen dute kariotipoa. Kromosomak, geneak bezalaxe, bere burua ugaltzen du, eta nahi adina kopia berdin sor ditzake, ahal izatez. Hala ere, kariotipoaren egonkortasunak ere baditu muga jakin batzuk, genotipoarenak dituen bezalaxe. Kromosomaren egiturak, nolanahi ere, aldaketak izan ditzake, eta aldatutako kromosoma horrek —gene mutanteek bezala— *ad infinitum* jarraitu dezake bere burua ugaltzeko gaitasuna izaten.

Genotipoaren eta kariotipoaren arteko harremana zertan datzan argi utzi behar da gure eztabaidarekin jarraitu baino lehen. Kromosoma-egitura organismoaren osaera genetikoak zehazten ote du? Ala kariotipoa, bere kasa, genotipotik aske, garatzen ote da? Bestela esanda, zer da kariotipoa, gorputz-morfologiaren eremu espezializatu bat bakarrik? Ala genotipoan nolabait ezarrita dagoen zerbait? Kariotipoaren eta genotipoaren arteko harremanak bi aukera horiek hartzen ditu, neurri batean.

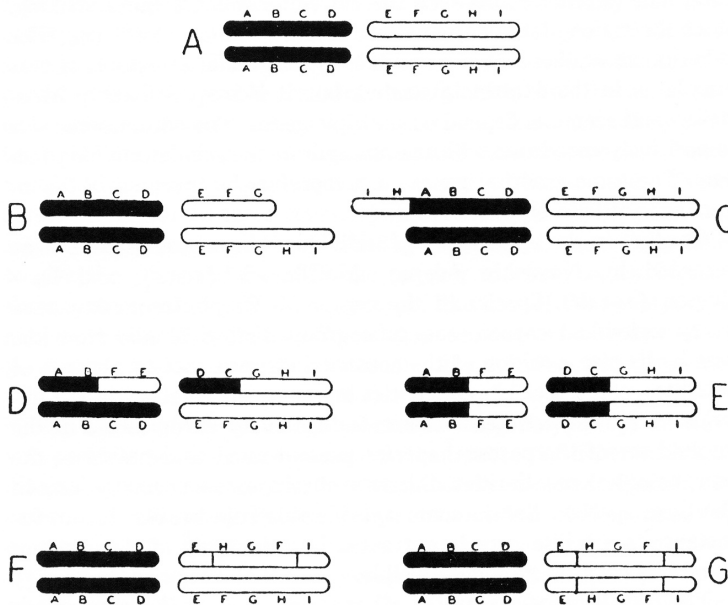
Kromosomen ezaugarri ikusgaiak geneek zehazten dituzte, hein batean. Mann-ek eta Frost-ek (1927) deskribatu dutenez, ahuntz-prakaren andui batean (*Matthiola incana*) espezie bereko beste anduietan baino kromosoma meiotiko askoz luzeagoak daude. Bi andui gurutzatuz gero, F_1 belaunaldiko banakoek kromosoma laburrak dituzte, eta, F_2 belaunaldian, lau landaretik hiruk laburrak, eta batek luzeak. Badirudi kromosomen luzera gene bakar batek zehazten duela; laburra gainartzailea da luzearekiko. Goldschmidt-ek (1932b) azterketa xehea egin du *Lymantria dispar* sitsaren arraza geografikoen kromosoma-tamainari buruz. Arraza batzuek kromosoma handiak eta beste batzuek txikiak dituztela ikusi zen. Hortik ondorioztatzen denez, arraza jakin baten kromosoma guztiak —espezie horretan, hogeita hamaika haploide— proportzionalki handiagotzen edo txikiagotzen dira. Muturreko arrazen arteko ezberdintasunak nahiko ha-

rrigarriak dira, kromosoma-bolumenen arteko proportzioak 261:154 mailakoak dira eta. Arrazen arteko gurutzaketetan, kromosoma-tamainaren herentzia ez da *Matthiola* anduietan bezain sinplea, baina mendeldarra da dudarik gabe, eta gene anizkoitzen mendekoa, antza. Kromosoma-tamainak korrelazio positiboa du sexua erabakitzen duten faktoreen indarrarekiko. Bi ezaugarrien herentzian, gene-talde bera sartuko da, hortaz.

Banakako kromosomen itxuran aldaketak ikusi izan dituzte Navashin-ek (1934), McClintock-ek (1934) eta Darlington-ek (1932b). *Crepis* landare konposatuaren espezieen banakako kromosomak oso ondo bereizten dira besteetatik, tamainan, konstriktzioen kokalekuan, satelliteak dituzten ala ez... Ezaugarri horiek, normalean, hibridoek pasatzen zaizkie. Bi espezieren arteko hibrido batek gurasoen sorta haploideko kromosoma bakoitzetik bat dauka, eta, horregatik, espezie puruetan kromosomak dituzten bitxikeria morfologiko berberak izango dituzte. Baina, hibrido batzuetan, arau hori hautsi egiten da; adibidez, satellite bat uzkurту egin daiteke kromosomaren gorputz barruan, eta ezkutuan gelditu.

Kromosomen itxurak izaten dituen aldaketa horiek guztiak fisiologikoak direlako ustea ez da hori besterik, ustea. Gogoan izan behar da kromosoma, mikroskopioz ikusten den eran, material genetiko osatuta dagoela, bai eta beste substantzia konkomitante batzuez ere; substantzia horien artetik badirudi batez ere azido nukleikoei zor zaizkiela elementuaren tindatze-ezaugarriak. Badirudi gene-aldaketek (mutazioek) aldatu egin dezaketela zelulan sortutako azido nukleikoen kantitatea bai eta kromosomen itxura ere (diametroa, luzera, uzkurdura-maila).

Aldaketa genetikoek kromosomen itxuran eragiten dituzten aldakuntzez gain, badago oso bestelakoak diren aldakuntzen multzo handi bat. Kromosomak bikoiztu egin daitezke edo galdu, eta, beraz, gene jakin batzuk soberan edo faltan dituzten banakoak sor ditzakete. Kromosoma batean egoten diren gene-blokeak betiko kokalekutik askatu eta beste kromosoma batzuetara joan daitezke. Kromosoma barruan ere, geneen kokaleku erlatiboak aldatu egin daitezke (4. irudia). Halako aldakuntzek kromosomaren morfologiaren ageriko aldaketak eragin ditzakete ala ez, baina, hereditarioak badira, kariotipoaren eraldaketa iraunkorrak eragiten dituzte, eta aldaketa horiek arraza- edo espezie-ezaugarri gisa joko dezakete.



4. irudia. (a) Kromosoma normalak; (b) murrizketa; (c) bikoizketa; (d) translokazio heterozigotikoa; (e) translokazio homozigotikoa; (f) alderantzikatze heterozigotikoa; (g) alderantzikatze homozigotikoa. (Iturria: Dobzhansky).

Horiek guztiak aldaketa kromosomikoak dira adiera her-tsian, ez geneek kromosometan eragindako aldaketak. Aldaketa kromosomikoak mutaziotzat hartzen dira terminoaren adiera zaba-lean (ikus goian), baina, gene-mutazioek ez bezala, kromosomen egitura orokorra aldatzen dute banakako geneen egitura baino ge-hiago. Bi organismok gene berdin-berdinak izan ditzakete baina era ezberdinetan antolatuta, kromosoma-sorta gehiagotan edo gu-txiagotan. Aldaketa kromosomikoen fenomeno gene-mutaziotik aparte hartzea komeni da, nahiz eta azken urteotan jakin dugun ez direla hasieran uste zen bezain independenteak (ikus kokapen-efektuei buruzko eztabaida).

ALDAKETA KROMOSOMIKOEN SAILKAPENA

Bi motatako aldaketa kromosomikoak daude, nagusiki. Ko-puru-aldaketek kromosoma-kopurua aldatzen dute, baina bere horre-

tan uzten dute kromosomaren barruko gene-educia eta -antolaketa. Egitura-aldaketek, berriz, kromosomaren barruko gene-kopurua edo -banaketa aldatzen dituzte. Mota horien azpimota gehiago ditugu eskema honetan:

I:Kopuru-aldaketak (kromosoma-kopuruari eragiten diote)

Nukleoan dauden kromosoma-sorten kopurua aldatzea

- a. Haploidia. Goi-mailako organismo gehienak diploideak dira bizizikloaren zatirik handienean, hau da, mota bakoitzeko bi kromosoma dituzte zelula gehienen nukleoan. Gametoak eta gametofitoak (landareetan), ostera, haploideak dira eta mota bakoitzetik kromosoma bat daramate. Esperimentu batzuetan, organismo diploide batzuek, ohiko banako diploideak sortu beharrean, aberrazio haploideak sortzen dituzte, hots, kromosoma-sorta bakarreko banakoak. *Datura*, *Crepis*, *Oenothera*, *Triticum*, *Nicotiana*, *Solanum* eta beste zenbait landaretan agertu dira halako haploideak.
- b. Poliploidia. Organismo diploideek, batzuetan, kromosoma homologo bi sorta baino gehiago dituzten formak sortzen dituzte. Forma horiei poliploide deritze. Triploideak (hiru sorta), tetraploideak (lau sorta), pentaploideak (bost sorta), hexaploideak (sei sorta) eta kopuru handiagoko poliploideak daude. Autopoliploideak eta alopoliploideak bereizi ohi dira. Kromosoma-pare bakoitzean bi kromosomek gene-educia eta -antolaketa antzeko samarra badute, autopoliploidea sortzen da. Aldiz, diploidea hibridoa bada, hau da, bi osagarri kromosomikoak ezberdinak badira, kromosomak bikoizten direnean alopoliploide bat sortzen da. Autopoliploideen eta alopoliploideen arteko muga ez da argi-argia, mailak baitaude kromosomen arteko antzekotasunean eta ezberdintasunean. Espezie batzuk —landareak, batik bat— poliploideak izan ohi dira, alopoliploidiaz sortu zirelako, ziur asko.

B. Kromosoma-sorta batean banakako kromosomen kopurua aldatzea

- a. Kromosometako bat galduz gero, monosomikoak sortzen dira. Monosomikoak diploideak dira, baina kromosoma bat falta zaie sorta osagarri normalean. Monosomikoen endogamia gertatzen denean, kromosoma hori erabat falta duten zigotoak ager daitezke, eta halakoak bideraezinak izaten dira. Monosomikoak aberrazio kariotipiko moduan ikusi dira *Drosophyla*, *Datura* eta beste espezie batzuetan.
- b. Kromosometako bat hiru aldiz (trisomiko) edo gehiagotan duten banakoak polisomikoak dira. Monosomikoen kontrakoak dira, bistan denez. Monosomikoak eta polisomikoak poliploideetatik nahiz diploideetatik erator daitezke. *Datura* generoan, adibidez, tetraploide batzuetan, kromosometako bat edo gehiago hiru, bost edo sei aldiz agertzen dira, eta ez lau.

II. Egitura-aldaketak (kromosomen gene-edukiari eragiten diote)

A. Kromosoma batean dauden gene batzuk galtzea edo bikoiztea

- a. Murrizketa (delezioa). Kromosoma batek gene bat edo gene-bloke bat galtzen du (4B irudia). Kromosoma normal batek *EFGHI* geneak badi-tu, kromosoma akastunek itxura hau izango dute: *EFG*, *GHI* eta abar. Organismo bat heterozigotoa edo homozigotoa izan daiteke murrizketa batekiko. Murrizketa txiki bat, zitologikoki begiratuta kromosomaren tamaina murriztu dela ez ikusteko bezain txikia, gene-mutazioekin na-has daiteke. Egia esan, drosofilan gertatzen diren mutazio hilgarrietako batzuk murrizketek eragindakoak dira.
- b. Bikoizketa. Kromosoma-zati bat betiko lekuan ez ezik, beste leku batean ere badagoenean (4C irudia). Kromosoma normalek *ABCD* eta *EFGHI* geneak badituzte, bikoiztutakoek *IHABCD*, *EFGHI* edo antzekoren bat izango dute. Hortaz, banako batek hiru aldiz izan ditzake gene batzuk (bikoizketa heterozigotoa) edo lau aldiz (bikoizketa homozigotoa).

B. Geneen antolaketa normala aldatzeak eragindako aldaketak

- a. Translokazioa. Bi kromosomak (esaterako, *ABCD* eta *EFGHI*) zatiak truka ditzakete, eta kromosoma berriak eratu (*ABFE* eta *DCGHI*). Translokazio gurutzatua da hori (4D irudia). Era berean, kromosoma bat puskatu egin daiteke, eta puska horietako bat beste kromosoma bati erants dakioko —*AD* eta *EFBCGHI* (translokazio arrunta)—. Banako bat heterozigotoa edo homozigotoa izan daiteke translokazio batekiko (4D eta 4E irudiak). Espezie batean kromosoma berean dauden geneak, beste espezie batean kromosoma ezberdinetan egon daitezke. Seguru asko, filogenian translazioak gertatu direlako daude ezberdintasun horiek espezieen artean. Drosofilan, artoan eta beste hainbatetan egin-dako esperimenduetan, translokazioak sortu izan dira. Translokazioak genetikoki atzemateko, kontuan hartu behar da translokazioekiko heterozigotoak diren banakoek sortzen dituzten gametoak murrizketak eta bikoizketak dituztela kromosoma-atal batzuetan (ikus IX. kapitulua xehetasun gehiagorako). Hortaz, gutxienez lau motatako gametoak sor ditzake 4D irudiko osaera duen banako batek: (1) *ABCD*, *EFGHI*, (2) *ABFE*, *DCGHI*, (3) *ABCD*, *DCGHI* eta (4) *ABFE*, *EFGHI*. (1) gametoa arrunta da; (2) gametoak translokazioa darama, baina gene bakoitza behin ageri da; (3) gametoak *EF* falta du, baina *DC* bi bider dauka; (4) gametoak *DC* falta du, baina *EF* bi bider dauka. Murrizketak eta bikoizketak daramatzaten gametoak hil egiten direnez edo zigoto bide-raezinak edo anormalak sortzen dituztenez, lotura moduko bat sortzen da translokazioan parte hartzen duten kromosomen artean. Translokazioak atzemateko metodo zitologikoak aipatuko ditugu orain.
- b. Alderantzikatzea. Kromosoma baten barruan gene-bloke batek duen kokapena 180° alderantzikatu daiteke. Hortik ateratzen den kromoso-

mak jatorrizkoaren gene berberak ditu, baina antolaketa aldatuta dauka: *EFGHI*-tik *EHGFI*-ra, *EGFHI*-ra edo beste batera (4F irudia). Atal bat alderantzikatua duten banako heterozigotoetan (4F irudia), askoz gutxiagotan gertatuko dira gaingurutzaketak kromosoma horretan, bai atal alderantzikatuaren mugen barruan, bai kanpoan. Alderantzikatze batekiko homozigoto izanez gero (4G irudia), gaingurutzaketa ohiko maiztasunez gertatzen da, baina geneen arteko lotura-erlazioak aldatu egiten dira.

Populazio naturaletan kromosomen egitura-aldaketak nola gertatzen diren aztertuko dugu datozen paragrafoetan. Kopuru-aldaketei dagokienez, poliploidiak arazo *sui generis* batzuk ditu, eta VII. kapituluaren jorratuko ditugu. Badirudi monosomikoek eta polisomikoek, fenomeno independente gisa hartuta, oso zeregin txikia dutela organismo-talde gehienen eboluzioan, salbu eta sexua erabakitzean sexu bateko banakoak kromosoma jakin bat bikoiztuta daukanean eta beste sexukoak behin bakarrik (hala ere, ikus X. kapitulua).

ALDAKETA KROMOSOMIKOEN JATORRIA

Aldaketa kromosomikoak, gene-mutazioak bezalaxe, aldakortasun germinalaren berezko agerralditzat hartu ziren hasieran. De Vries-ek *Oenothera*-ren berezko mutante batzuk deskribatu ditu, eta ikusi du horietako batzuk aldaketa kromosomikoak direla. *Drosophila melanogaster*-en atzemandako lehen murrizketak, bikoizketak, translokazioak (Bridges, 1917, 1919, 1923) eta alderantzikatzeak (Sturtevant, 1917, 1926) berezkoak ziren, itxura guztien arabera. *Datura stramonium*-en ere, berezko polisomikoak, monosomikoak, poliploideak, haploideak eta translokazioak aurkitu zituen Blakeslee-k (1922).

Baina X izpien bidez gene-mutazioak eta aldaketa kromosomikoak sortzeko modua aurkitu zutenean (Muller, 1928a), bi fenomenoek ikerketak berebiziko bultzada hartu zuen. Genetikoki ondo aztertutako formetan, drosofilan eta artoan esaterako, nahi adina kromosoma-aberrazio lor daitezke orain. X izpiek kariotipoan duten eragina aurkitu zenez geroztik (hamar urte eskas), nahita eragindako aldaketa kromosomikoak tresna moduan erabili dira esperimentu genetiko askotan; arrakasta izan dute, gainera. Herentziaren teoria kromosomikoari, oro har, eta geneen antolaketa linealaren teoriari, zehazki, funtsezko azterketa bat egin zaie, eta, horri esker, frogatuta gelditu

da teoria horiek koherenteak direla. Arazo batzuk landu ziren, eta hein batean konpondu ere bai; karaktere hereditarioen transmisioaren genetikari zegozkion arazo gehienak (ikus goian). Beste era bateko arazoak badirudi albo batera utzi direla; guk, ordea, garrantzi gehiago eman diegu liburu honetan. Ezer gutxi dakigu aldaketa kromosomikoen maiztasunari buruz. Kromosomen disjuntzioa berez gertatzen ez bada, banako monosomikoak eta polisomikoak sortuko dira, eta badirudi hori nahiko normala dela; *Drosophila melanogaster*en, behintzat. X kromosomaren kasuan, 1:2.000 da ratioa, eta, laugarren kromosoma txikiaren kasuan, are handiagoa itxuraz. Egitura-aldaketen berezko jatorriaren maiztasunaz ez dakigu ezer zehatzik; ohiz kanpokoak direla besterik ez. Oliverrek (1932), adibidez, *Drosophila melanogaster*en X kromosoman X izpien bidez eragindako mutazio hilgarriekin zerikusia duten translokazioak eta alderantzikatzak aztertu ditu. X kromosoman gaingurutzatzea hein batean edo osorik saihesten duten aldaketak bakarrik antzeman zituen, eta, beraz, kromosoma-aberrazio batzuk ez zituen aintzat hartu. Oliverrek X izpien bost tratamendu aplikatu zituen, eta t_1 -etik t_{16} -rako segida osatu zuen. Segida horretan, kide bakoitza aurrekoaren bikoitza zen, eta gutxieneko dosia 385 Röntgen unitateren parekoa zen. Emaitzak 11. taulan daude laburbilduta.

X izpien tratamendua bikoiztuz gero, nahita eragindako mutazioen maiztasuna ere bikoiztu egiten da; aldaketa kromosomikoen maiztasuna, ordea, neurri gabe handitzen da tratamendu gogorren ondoren. Beraz, badirudi berezko mutazio baino aldaketa kromosomiko gutxiago sortu behar lirатеkeela.

11. TAULA

*Drosophila melanogaster*EN X KROMOSOMAN X IZPIEN
TRATAMENDUEN BIDEZ ERAGINDAKO MUTAZIO HILGARRIEN ETA
KROMOSOMA-ABERRAZIOEN MAIZTASUNA (OLIVERREN ARABERA)

TRATAMENDUA	MUTAZIO HILGARRIEN EHUNEKOA	KROMOSOMA-ABERRA- ZIOEN EHUNEKOA
t_{16}	16,09	5,52
t_8	9,87	2,43
t_4	4,90	0,35
t_2	3,23	0,40
t_1	1,24	0,075
Kontrola	0,24	0,0

Kromosomen egitura-aldaketak sortzeko mekanismoei buruz bi iritzi agertu dira. Horietako bat Belling-ek sortu zuen (1927), eta, batez ere, Serebrovsky-k (1929) eta Dubinin-ek (1930) landu zuten. Iritzi horren arabera, kromosometan «legez kontrako gaingurutzaketak» gertatzen dira batzuetan kromosoma ez-homologoaren artean. Prozesu horretan bi kromosoma ezberdinek parte hartzen badute, gene-blokeak truka daitezke eta translokazioa eragin. Kromosoman begiztak eratzen badira, eta, horren ondorioz, lotura berriak ezartzen badira kromatidak gainjartzen diren lekuan, alderantzizaketa, murrizketak eta bikoizketak gerta daitezke. Beste iritziaren ikuspegitik begiratuta, kromosomak zatitu egiten dira eta zatiak galdu egiten dira edo beste konbinazio batzuetan elkartzen dira. Ez dugu frogarik bi aukera horietako bat baztertzeko. Drosofilan eta artoan, zehatz-mehatz jakin daiteke nolakoa den berrantolatutako kromosomen egitura. Horri esker, ikusi da bi organismo horietan translokazio gurutzatuak maizago gertatzen direla arruntak baino. Translokazio arruntak —kromosoma baten zati bat beste baten bukaerari eranstea— ez dira ia inoiz gertatzen. Gertaera horiek legez kontrako gaingurutzaketaren hipotesiaz azaltzen dira ondoen, baina ez dira erabat bateraezinak zatitu eta, ondoren, eranstearen hipotesiarekin.

Kromosoma-aberrazioei buruzko azterlanetatik gauza garrantzitsu bat jakin da; alegia, ardatzaren lotunearen locusak kromosoman gelditzen direla. Zitologo batzuen iritziz, mitosian zuntz uzkurkor batek lotzen ditu ardatzaren poloa eta kromosomaren puntu jakin bat, eta zuntz horrek gidatzen du kromosomaren mugimendua. Ez dakigu zuntz horiek zelula bizidunetan dauden edo lotzeko gailu gisa bakarrik agertzen diren. Hala ere, ez dago zalantzarik kromosoma bakoitzak puntu jakin bat duela, ardatzaren lotune deiturikoa, kromosomen mugimendua gidatzen zeregin berezia duena. Kromosomen artean atalak trukutzen direnean, beraz, kromosoma berriak bi ardatz-lotune izan ditzake edo bat ere ardatz-lotunerik ez. Dena den, drosofilan, artoan eta beste hainbat espezieetan translokazio asko aztertu badira ere, ez da inoiz halako kromosomarik ikusi. Kromosoma-zati batek ardatz-lotunearen locusa ez badu, galdu egiten da edo locus hori duen beste kromosomari edo kromosoma-zatiari lotzen zaio. Dobzhanskyk (1930b) ondorioztatu du kromosoma bat zelula-belaunaldi batetik hurrengora normal transmititzeko ardatz-lotune bat eta bakarra behar dela, eta horrekin nahikoa dela. Ardatz-lotuneak ez dira *de novo* eratzen. Geroa-

goko lan guztiek baztertu egin dute ideia hori. X izpiez irradiatutako zelulen ondorengo azterketari esker (adib., Mather eta Stone, 1933), badakigu gaur egun bi ardatz-lotune dituzten edo bat ere ez duten kromosomak eratu eratu daitezkeela, baina, zelula-zatiketan jokabide anormala dutenez, azkenean desagertu egiten direla. Kromosoma bakoitzeko ardatz-lotune bat izan beharrak muga jartzen dio kromosomak berrantolatze askatasunari.

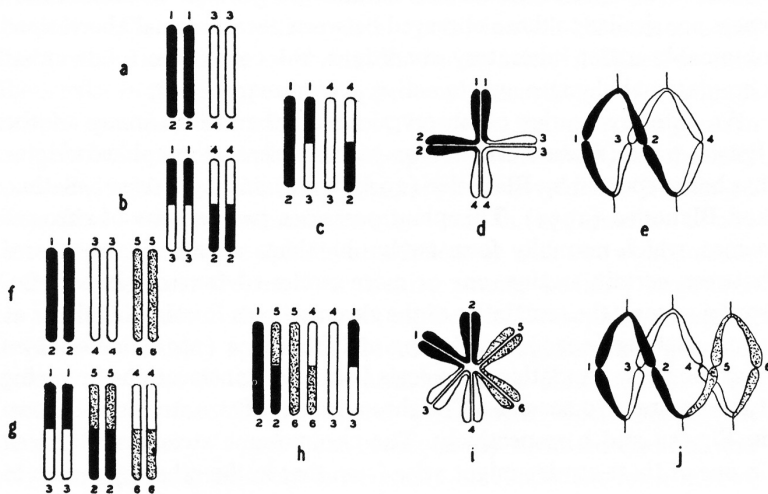
TRANSLOKAZIOA, ARRAZA-KARAKTERE GISA

Lehen esan dugu laborategiko esperimentuetan gene-mutazioak gertatzeak ez duela frogatzen eboluzioa haiek eragiten dutenik. Gauza bera esan daiteke aldaketa kromosomikoei buruz ere. Kritikari batzuek azkarregi esan dute ezen, X izpiak bezain eragile suntsitzaileek mutazioak eta aldaketa kromosomikoak eragin baditzakete, aldaketa horiek endekapena eragingo dutela, ez eboluzioa. Kritika horrek ez du zentzu handirik. Dena den, aldaketa kromosomikoek eboluzioan duten zereginari buruzko ideiak zorrotz aztertzeke, ez dugu teoriara jo behar; aitzitik, arrazen, espezieen eta beste talde naturalen arteko ezberdintasunak aztertu behar dira. Izan ere, ezberdintasun horiek eta laborategian lortutako kromosoma-aberrazioen artekoak antzekoak badira, ondoriozta dezakegu aldaketa kromosomikoak eboluzio-eragile aktibo direla.

Jatorri geografiko ezberdineko *Datura stramonium* edo asma-belarraren kromosomen behaketa asko egin dituzte Blakeslee-k (1929, 1932) eta Bergner-ek, Satinak eta Blakeslee-k (1933). Landare horrek hamabi kromosoma-pare ditu, eta hamabi bibalente eratzen dira meiosian. Andui jakin batzuk gurutzatzen direnean, lau edo sei kromosomako biribil bat edo batzuk agertzen dira; gainerako kromosomek bibalenteak eratzen dituzte, ohi denez. Belling-ek (1927) eta Belling-ek eta Blakeslee-k (1926) erakutsi dutenez, bi kromosomaren edo gehiagoren translokazioen eraginez sortzen dira biribilak meiosian. 5a eta b irudietan bi anduiren kromosomak ageri dira. Andui horietako baten kromosoma-egitura beste anduikotik erator daiteke translokazio bidez; esate baterako, 1.2 eta 3.4 kromosomek (5a irudia) atalak truka ditzakete, eta 1.3 eta 2.4 kromosomak sortu (5b irudia). Kromosoma-zatiak meiosian bildu eta bikoteka jartzen direnez, gurutze-formako konfigurazioa

(5d irudia) osatu daiteke bi anduien arteko hibridoan. Lehen zatiketa meiotikoaren metafasean, gurutze-formako irudia biribil bihurtuko da (5e irudia). Hiru kromosoma ezberdini atalak trukurazi dizkien translokazioaren ondorioz, sei kromosomako biribila sortzen da (5j irudia); bi kromosoma-pare ezberdinen arteko bi translokaziok bi biribil sortzen dituzte, lau kromosomakoa bakoitza; eta abar. Datu genetikoetan oinarrituta ondorioztatu da 5d eta i irudietakoak bezalako kromosoma-konfigurazioak sortzen direla, eta ikusi ere egin dira zitologikoki *Daturaren*, artoaren (Burnham, 1930; McClintock, 1931), drosofilaren (Dobzhansky eta Sturtevant, 1931) eta beste organismo batzuen translokazio naturaletan nahiz eragindakoetan.

*Datura stramonium*en hamabi kromosomak genetikoki bereiz daitezke, eta batzuk zitologikoki ere bai. Landare horren anduietako bat ausaz hautatu da, konparaketa-estandar gisa, eta andui horretako kromosoma bakoitzaren amaiera askeak zenbakiz izendatu dira (1, 2, 3... 23, 24). Horrenbestez, andui estandarrak kromosoma hauek ditu: 1.2, 3.4, 5.6... 21.22, 23.24.



5. irudia. Bi kromosomaren arteko translokazioa (b-e) eta hiru kromosomaren artekoa (g-j); kromosoma normalak (a, f); translokazio-homozigotoak (b, g); translokazio-heterozigotoak (c, h); parekatzean sortutako kromosoma-antolaketak (d, i); kromosomen antolaketa, zatiketa meiotikoaren metafasean (e, j).

Beste andui batzuetako kromosomen egitura beste metodo batzuen bidez jakin ahal izan da —baina ez ditugu orain xehetasunez deskribatuko—. «2. tipo nagusia» izenpean bildutako anduietan, 1.18 eta 2.17 kromosomak daude, eta ez estandarreko 1.2 eta 17.18 kromosomak. Argi dago «2. tipo nagusia» bi kromosoma horien translokazioaren eraginez sortu dela estandarretatik abiatuta; estandarraren eta «2. tipo nagusiaren» arteko hibridoek, berriz, lau kromosomako biribila eta hamar bibalente sortzen dituzte meiosian. «3. tipo nagusiko» anduiek 11.21 eta 12.22 kromosomak dituzte, 11.12 eta 21.22 kromosoma estandarrak izan beharrean; «4. tipo nagusiak», berriz, 3.21 eta 4.22 kromosomak ditu, 3.4 eta 21.22 izan beharrean. Beste «tipo nagusiek» —bai naturan daudenek, bai X izpien edo radioaren bidezko tratamenduez eragindakoe— lerro estandarraren kromosoma-zatien konbinazioak dituzte.

Datura stramonium belarra ia-ia kosmopolita da banaketa alde-tik, gizakiak batetik bestera eraman baitu oharkabea, nekazaritzako produktuekin batera. Ez dakigu seguru zer herrialdetatik datorren berrez. Gizakiaren eragin handia izan duten organismoen kasuan, ez da espero izaten garbi zehaztutako arraza geografikorik aurkitzea; hala ere, interes handia piztu zen ikusi zenean eskualde ezberdinetako *D. stramonium* populazioek kromosoma-osaera ezberdina dutela. Hainbat lekutan (Estatu Batuetan, Antilletan, Brasilen, Frantzian, Portugalen, Italian, Japonian, Portugalen mendeko Afrika mendebaldean eta Australian) bildutako hazietatik atera diren landareek lerro estandarraren kromosoma berdin-berdinak dituzte itxura batean. Brasilgo eta Estatu Batuetako populazioek (kosta atlantikokoek izan ezik) kromosoma estandar bakarra dute, antza. «2. tipo nagusiak» banaketa zabalagoa du; asko dago Amerika Erdialdean eta Hego Amerikan (Brasilen eta Argentinan izan ezik), Estatu Batuetako kosta atlantikoan, Europan, Asian (Japonian izan ezik) eta Afrikan (mendebaldeko kolonia portugaldarretan izan ezik). «3. tipo nagusia» Perun, Txilen eta Amerika Erdialdean bakarrik dago, baina Espainian ere aurkitu da behin. 4. eta 7. «tipo nagusiak», berriz, Estatu Batuetako ekialdean, Antilletan, Europako hegoalde mediterraneoetan, Afrika Hegoaldean eta Australian ageri dira. Peruko eta Txileko populazioak badirudi homozigoto direla 1.18, 2.17, 11.21 eta 12.22 kromosomekiko (2. eta 3. «tipo nagusien» nahasketak); beraz, andui estandarren eta Peru edo Txilekoen arteko F_1 hibridoek lau kromosomako bi biribil eta zortzi bibalente dituzte meiosian.

Meiosian kromosoma-eraztunak nola sortzen diren espezie askotan ikusi da, ez *Daturan* bakarrik. Håkansson-ek (1929a, 1931a, 1934), Sansome-k (1931) eta Pellew-ek eta Sansome-k (1932) ilarretan (*Pisum sativum*) izan ohi diren translokazioak deskribatu zituzten; Gairdner-ek eta Darlington-ek (1931) *Campanula persicifolia* izaten direnak; J. Clausen-ek (1931) *Polemonium reptansek*oak; Philp-ek eta Huskins-ek (1931) *Matthiola incanako*ak; Håkansson-ek (1931b, 1933) *Clarkia elegans* eta *Salix phylicifolia* espezie-etakoak; Levan-ek (1935a) *Allium amorphillum*ekoak; Kattermann-ek (1931), Müntzing-ek (1933, 1935a) eta Rancken-ek (1934) hainbat belar-espezietaoak. Animalietan, *Trimerotropis citrina* espeziean, translokazio nabarmen-nabarmena ikusi du Carothers-ek (1931); eta nahiko segurua da *Jamaicana subguttata* (Woolsey, 1915), *Hesperotettix* eta *Mermiria* (McClung, 1917) ortopteroen meiosian deskribatutako «kromosoma anizkoitzak» eta *Diaptomus castor* kopepodoan (Heberer, 1924) deskribatutakoak —denak ez badira ere, batzuk behintzat— translokazioak eragindakoak direla. Ikerketa horietan, ez da argitu lortutako kromosoma-egiturak zer diren, banakoen ezaugarriak edo arrazenak. Gene-mutazioak bezalaxe, translokazioak maiztasun aldakorretan ager daitezke populazioetan, eta, zentzu horretan, ez dago banakoaren eta arrazaren aldakortasunak kualitatiboki bereizterik. *Tradescantia* generoan, banakoen nahiz arrazen artean kromosoma-ezberdintasunak aurkitu dituzte Darlington-ek (1929a), Sax-ek eta Anderson-ek (1933), Anderson-ek eta Saxek (1936) eta beste batzuek. Genero horretako espezie batzuk ez dira batere konstanteak kariotipoen aldetik; sarritan, poliploidia, translokazioa eta kromosoma-zatitzea gertatzen dira, eta, horien ondorioz, zati bikoiztuak eratzen dira. *Oenothera* generoko espezie batzuen ohiz kanpoko jokaera misterioa izan da genetikan hainbat urtez, baina, azkenean, argitu dute translokazioen ondorioa dela. *Oenothera* generoko espezie asko translokaziozko heterozigoto iraunkorrak dira. Translokazioetan kromosoma askok parte har dezakete, eta mutur-muturreko egoera litzateke zatiketa meiotikoan kromosoma guztiek biribil handia eratzea (Darlington, 1929b; Blakeslee eta Cleland, 1930; Cleland eta Blakeslee, 1931; Emerson eta Sturtevant, 1931).

Translokaziozko heterozigoto guztietan ez dira kromosomen biribilak eratzen meiosian. 5c irudian ageri den translokazioan, kromosomen erdiak edo aldatzen dira. Translokazio horrek gurutze-

formako konfigurazioa (5d irudia) eta biribil bat (5e irudia) sortzen ditu gehienetan. Translokazioa desorekatua ere izan daiteke, ordea: hau da, kromosoma baten atal labur-labur baten ordeztu, beste kromosomaren atal luze samarra ager daiteke, edo bi kromosomak trukatzatzen dituzten atalak laburrak izan daitezke kromosomen orotarako luzeraren aldean. Hortaz, 5d. irudian ageri den gurutzearen besoak oso ezberdinak izan daitezke translokazio batzuetan. *Drosophila melanogaster* espeziean translokazio-mota askok duten jokabidea genetikoki konparatu denetik (Dobzhansky, 1931, 1932, 1933a) uste da atal translokatu txikiak ezin direla guztiz parekatu, edo gurutzatu, behintzat, ezin direla gurutzatu, eta, horren ondorioz, kromosoma-katea eratzen dela, eta ez eraztuna. 5d gurutzean aurrez aurre dauden bi beso beste biak baino askoz laburragoak badira, meiosisian ez da eraztunik eratuko, bikotekide ezberdineko bi bibalente baizik. McClintockek (1932) eta Burnham-ek (1932) berretsi egin dituzte ondorio horiek *Zea mays*en translokazioak zitologikoki aztertuta. Beste ikertzaile batzuek hainbat objekturen inguruan eginiko lanak ere erakusten du translokaziozko heterozigotoetan eraztunak edo kromosoma-kateak edo bibalente ezberdinak ager daitezkeela.

Bibalente ezberdinak translokazioa ez den beste prozesuren batez ere ager daitezke, jakina. Kromosoma baten atal bat murriztuta edo bikoiztuta daukalako bereizten bada arraza bat beste batetik, hibridoaren meiosisian bibalente desorekatu bat eratuko da. Kromosometako baten atal bat —ardatz-lotunea duena— bikoizten bada, kromosoma horrexen edo beste baten atal bat translokatu egin daiteke ardatz-lotune berria dagoen tokira, eta, hala, baliagarri bihurtu. Horren ondorioz, arbaso-arrazak baino kromosoma bat gehiago duen arraza bat eratuko da; arraza berriaren bi kromosoma eta arbasoaren kromosoma bat homologoak izango dira, eta hibridoak hiru kromosomako talde bat izango du meiosisian. Aldiz, ardatz-lotunea galdu eta geratzen den puska beste kromosoma batera translokatzatzen bada, emango du bi kromosomak gorputz bakarrean bat egin dutela. Arbaso-arrazaren eta eratorritako arrazaren arteko hibridoak, era berean, hiru kromosomako taldea izango du meiosisian. Espezie baten kromosoma-kopuruaren aldaketak areagotu edo murriztu egin daitezke, ardatz-lotuneak *de novo* eratu ezean. Dubinin (1934, 1936) saiatu zen *Drosophila melanogaster*en andui batzuk lortzen —betiko lau kromosoma-pareko anduien ordeztu bost eta hiru kromosoma-pareko anduiak— eta arrakasta izan zuen.

Espezie jakin batzuen filogenian era horretako aldaketak gertatzen direla erabat frogatuta dago, bibalente desorekatuak agertzen direlako eta arrazen artean kromosoma-kopuruan eta kromosoma-morfologian ezberdintasunak daudelako. Ikuspuntu genetikotik eta zitologikotik begiratuta egokiak ez diren gaietan, zaila izan daiteke kariotipoan gertatutako aldaketaren izaera zehatza ezagutzea. Alabaina, ezagutzen diren translazioekin duten antza kontuan hartuta, nahiko segurua da translokazio-motako kromosoma-aberrazioak daudela tartean.

Phragmatobia juliginosa sitsaren kromosoma-kopuruan dagoen arraza-ezberdintasun berezi bat deskribatu du Seillerrek (1925). Arrazetako batek besteak baino kromosoma-pare bat gehiago du; hibridoan, tribalentea eratzen da meiosian, lehenengo arrazaren bi kromosoma txiki bigarrenaren kromosoma handi batekin parekatzen baita. *Viola kitaibeliana* (J. Clausen, 1927) eta *Ranunculus acris* (Sorokin, 1927) espezieetan, ez dago *Phragmatobian* bezain argi zerk aldatu duen kromosoma-kopurua. Translokazioak, monosomikoak eta polisomikoak egon daitezke tartean. *Galtonia candicans* espeziean (S. Nawaschin, 1912, 1927), bi eratako banakoak daude: batek bi satellite handi ditu kromosoma-pare jakin batean, eta besteak satellite handi bat du kromosoma batean eta txikia bestean. Satellitearen tamaina heredatu egiten da. Satellite ezberdinak dituen anduiaren endogamia gertatzen bada, teorian bi satellite txikiko andui bat agertu behar litzateke, baina, Nawashinen arabera, andui hori ez da bideragarria. Satellite handiaren atal bat murriztu edo translokatu delako sor daiteke satellite txikiko kromosoma. *Vicia angustifolia* espeziean kromosoma-morfologia ezberdineko bi arraza daude (Sweschnikowa, 1928). Ortopteroen hainbat generotako espezie batzuetan bibalente desorekatuak ikusi dira (Robertson, 1915; Carothers, 1917; Helwig, 1929; eta beste batzuk). Helwig-en ustez, *Circotettix verruculatus* espeziean, leku bateko eta besteko populazioak ezberdinak izan daitezke bibalente desorekatua duten banakoen maiztasunetan. Orduan hasi ziren espezieak kromosoma-arraza geografikoetan bereizten.

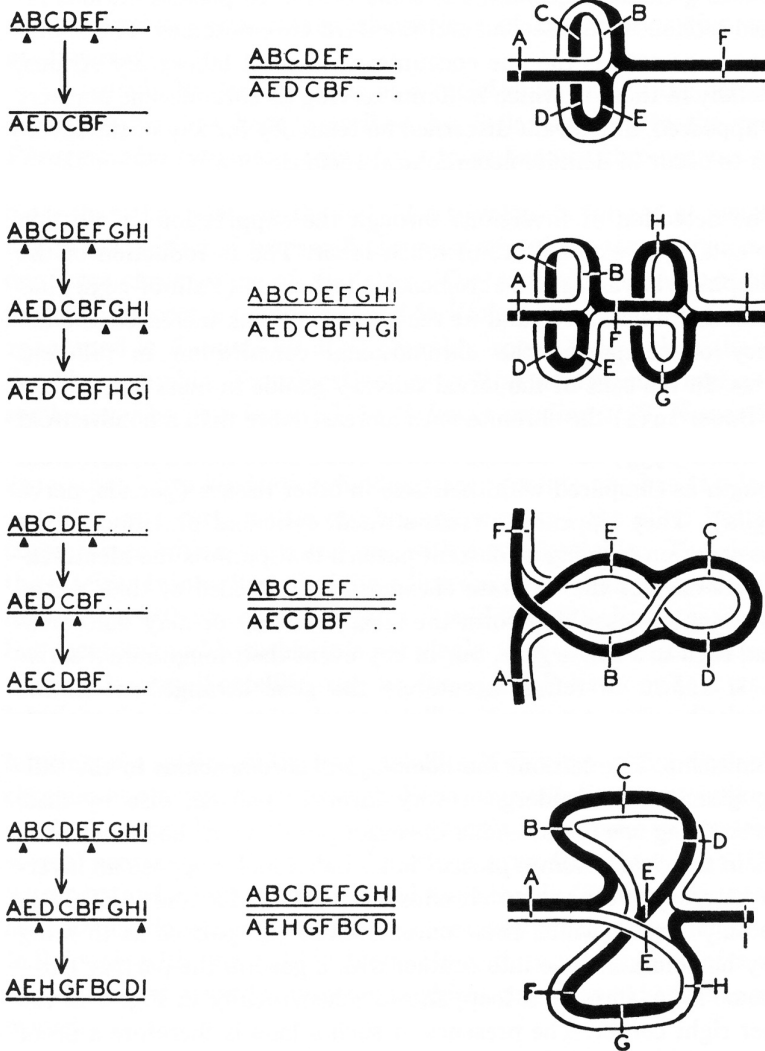
ALDERANTZIKATZEA ETA ARRAZA-BEREIZKETA

Alderantzikatze gehienek murriztu egiten dute kromosomaren gaingurutzaketa maiztasuna heterozigotoak direnean, eta horixe da

alderantzikatzeak atzemateko teknika genetikoaren oinarria. Teknika horretaz baliatuz, Amerikako eta Europako hainbat lekutan bildutako guraso basatietatik datozen *Drosophila melanogaster*en andui batzuk aztertu ditu Sturtevant-ek (1931). Andui gehienek gene-antolaketa estandarra dute, baina zenbaitek atal alderantzikatu asko dituzte bigarren eta hirugarren kromosometan. Antolaketa estandarra laborategiko andui gehienetan aurkitutakoa da, batez ere kromosoma-adierazle gisa balio duten mutanteak agertu direnetan. Sturtevantek ez zuen ondorioztatu alderantzikatze jakin batek eskualde geografiko zehatz batean gertatzeko joerarik duenik.

Alderantzikatzeak gaingurutzaketak ezabatuz aurkitzea oso lan nekeza da. Drosofilaren listu-guruineko kromosomaren teknika agertu denez geroztik (Painter, 1934), askoz errazago eta zehatzago erkatzen dira anduien kromosoma-osaerak. Euli gehienen larbaren listu-guruineko zeluletan (Heitz eta Bauer, 1933) kromosomak ehun aldiz handiagoak dira beste ehunetan baino (gonadak, nerbioguruinak). Zeharkako marrez hornitutako zilindroak edo zintak dirudite; zeharkako marra horiek diseinu jarraitua dute, eta, horri esker, aparteko kromosomak ez ezik, haien atalak ere bereizten dira. Marra bakoitza osatzen duten disko tindagarri bakoitzak gene bat adieraz dezake, ala ez. Nolanahi ere, luzetarako segidak nahiko zehatz adierazten du kromosomako gene-antolaketa. Gainera, listu-guruineko zelulen nukleoetan dauden kromosoma homologoak estu-estu parekatzen dira, diskoz disko; hortaz, zehatz-mehatz jakin dezakegu disko homologoek zer kokapen duten banakoaren kromosometan. Demagun alderantzikatze-heterozigoto batek bi kromosoma dituela: *ABCDEF* eta *AEDCBF*. Kromosoma horiek parekatzean, gene homologo guztiek harremanetan jarri behar dute kromosoma bikotekideko gene homologoarekin; horretarako, kromosomak begizta bat osatu behar dute (6. irudian ageri da, goian, eskuinean). Horrenbestez, begiztak alderantzikatze bat gertatu dela frogatzen du; begiztaren luzerari eta amaierari begiratuta, kromosomak berak andui ezberdinetan izan ditzakeen alderantzikatzeak bereiz daitezke.

Arrazetako eta espezieetako kromosoma-egiturak konparatzeko aukera asko ematen ditu metodo horrek, baina, tamalez, halako kromosoma harrigarriak dauden euli-ordenan bakarrik (*Diptera*) erabil daiteke.



6. irudia. Kromosoma-parekatzea, alderantzikatzearen ondorioz heterozigoto diren banakoen listu-guruineko zeluletan.

Lehenengo ilaran, alderantzikatze bakarra gertatu da; goitik bigarrenean, bi alderantzikatze independente; goitik hirugarrenean, bi barne-alderantzikatze; beheko ilaran, azkenik, alderantzikatze gainjarriak gertatu dira.

Metodo horren bidez, alderantzikatzeak ez ezik, gainerako aldaketa kromosomiko guztiak ere hauteman daitezke; ez dago metodo zehatzagorik. Alderantzikatzeen bidez, kromosoma-egituren filogeniaren segimendua egiteko aukera dugu kasu berezi batzuetan. Demagun *ABCDEFHI* dela kromosoma baten jatorrizko gene-antolaketa, arbasoena. *B*-tik *E*-rako atala alderantzikatu egin da, eta *AEDCBFGHI* antolaketa sortu da (6. irudia). Kromosoma horretan bertan beste alderantzikatze bat gerta daiteke. Bigarren alderantzikatze hori lehenengoaren mugetatik kanpo gerta daiteke: *AEDCBFGHI* → *AEDCBFHGI*. Hala gertatzen denean, alderantzikatze horiek independenteak direla esan daiteke. *ABCDEFHGI* eta *AEDCBFHGI* kromosomekiko heterozigoto den banako batek, listu-guruineko zelulen nukleoetan, begizta bikoitza izango du alderantzikatzea gertatu den kromosoman (6. irudian, goitik hasita bigarren ilaran ageri den itxura izango du). Baina bigarren alderantzikatzea lehenengoaren barruan gerta daiteke, eta, orduan, barne-alderantzikatzea sortuko da: *ABCDEFHGI* → *AEDCBFGHI* → *AECDBFGHI* (6. irudian, behe-tik hasita bigarren konfigurazioa). Azkenik, bigarren alderantzikatzeak mutur bat lehenengo alderantzikatzearen mugen barruan izan dezake, eta kanpoan bestea. Halako alderantzikatzeei «alderantzikatze gainjarri» deritze: *ABCDEFHGI* → *AEDCBFGHI* → *AEHGFBCDI* (6. irudian, behean, eskuinaldean).

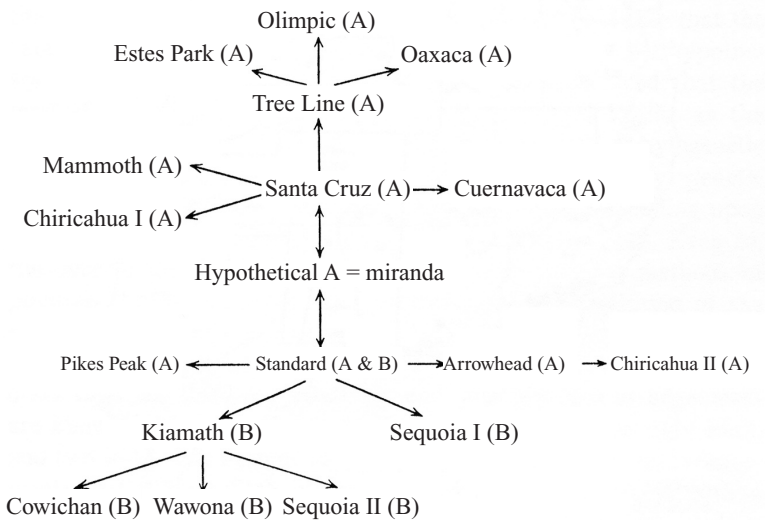
Bereziki alderantzikatze gainjarriez arituko gara orain. Demagun hiru gene-antolaketa hauek ikusi ditugula andui ezberdinetan: *ABCDEFHGI*, *AEDCBFGHI* eta *AEHGFBCDI*. Lehenengoa bigarrenetik sor daiteke edo, alderantzikatze bakar baten ondorioz, lehenengoak bigarrena sor dezake. Bigarrenarekin eta hirugarrenarekin gauza bera betetzen da. Baina hirugarrena lehenengotik sortzeko, eta alderantziz, prozesuak bigarren antolaketatik pasatu behar du, eta, beraz, bigarrena ezinbesteko urratsa da ondorengoen lerroan. Lehenengotik hirugarrena zuzenean, edo alderantziz, nekez sor daiteke. Izan ere, horretarako, kromosoma lau lekutan apurtu beharko litzateke aldi berean (*A*-ren eta *B*-ren artean, *D*-ren eta *E*-ren artean, *E*-ren eta *F*-ren artean eta *H*-ren eta *I*-ren artean), eta, horrez gain, hortik ateratako zatiek ausaz elkartzean antolamendu zehatz bat osatu beharko lukete; lehen azaldutako bi urratseko prozesuaren bidez lortuko litzatekeen bera. Lehenengo eta hirugarren antolaketak bakarrik aurkitzen baditugu ere, seguru esan daiteke andui ezeza-

gun batzuetan bigarrena ere badagoela, edo noizbait egon izan dela, behintzat. Hirurak ikusten baditugu, lehenengoa eta hirugarrena bigarrenaren bidez egongo dira lotuta, seguru-seguru. Laburbilduz, lehen aipatutako hiru gene-antolaketen arteko erlazio filogenetikoa $1 \rightarrow 2 \rightarrow 3$ edo $3 \rightarrow 2 \rightarrow 1$ izan daiteke, baina ez $1 \leftrightarrow 3$. Alderantzikatzeko independenteak eta barne-alderantzikatzekoak zer sekuentzian sortu diren zehazterik ez dago; anbiguoak dira alde horretatik. Alderantzikatzeko buruzko teoria praktikan jarri da *Drosophila pseudoobscurae* populazio naturalen aurkitutako gene-antolaketa aztertzean (Sturtevant eta Dobzhansky, 1936a; argitaratu gabeko datuak ere badaude).

Listu-guruinaren metodoaz baliatuz, Tan-ek (1935) eta Koller-ek (1936) erakutsi dute *D. pseudoobscura* espezieko bi arrazak, A eta B, lau atal alderantzikatu bereizten dituztela; horietako bi X kromosoman daude, bat bigarrenean eta beste bat hirugarrenean. Bi arraza horiek, gurutzatutakoan, ar antzuak sortzen dituzte F_1 belaunaldian (Lancefield, 1929); geroxeago eztabaidatuko dugu antzutasuna zerk eragin duen eta «arrazak» nolakoak diren. Tan-ek ikusi zuen, era berean, eskura zituen A arrazako andui gehienek hirugarren kromosoman zuten gene-antolaketa bera zutela B arrazako andui batzuek. Hortaz, arrazen artean ez ezik, arrazen barruan ere ezberdina izan daiteke gene-antolaketa. Sturtevantek eta Dobzhanskyk (1936b) *D. pseudoobscura* espezieko anduiekin gene-antolaketek buruzko azterlan sistematikoa egin dute, espeziea bizi den eremu geografiko osoan bildutako eulietatik abiatuz. Harrigarria da zenbat gene-antolaketa aurkitu ziren espezie beraren barruan.

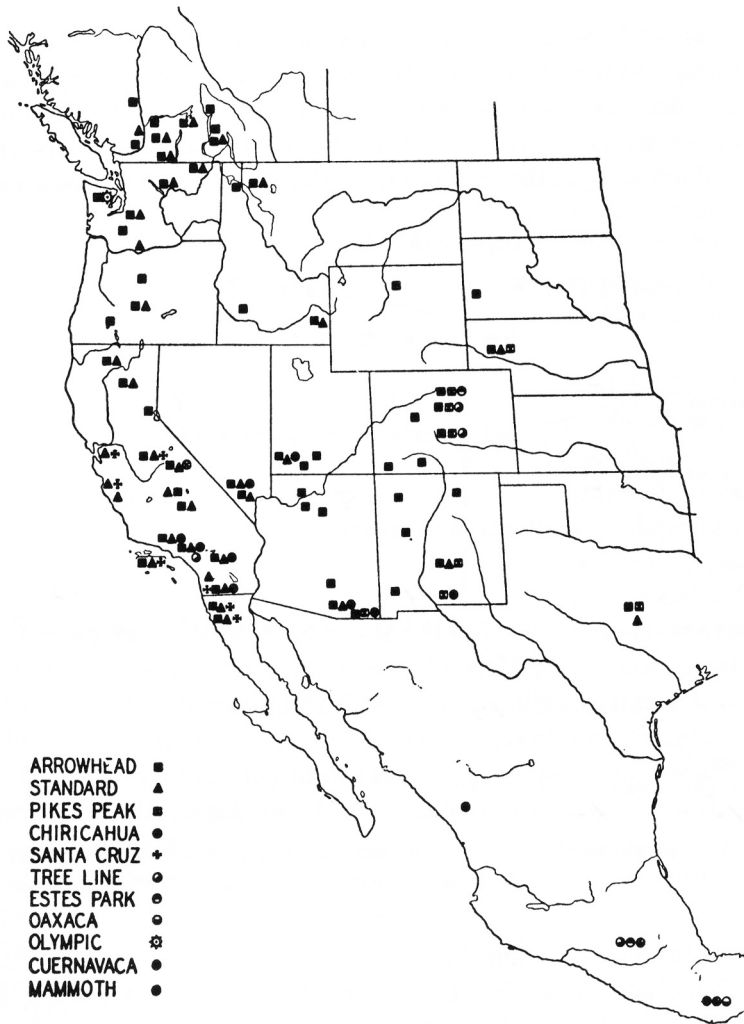
Gene-antolaketa bereziki aldakorra da hirugarren kromosoman, guztira hamazazpi gene-sekuentzia ezberdin jaso baitira hor. Gene-antolaketa horiek guztiak bata bestetik sor daitezke kromosoma-atel batzuk alderantzikatzen direnean, eta, bitxia bada ere, ia guztiak lehen aipatutako alderantzikatzeko gainjarriak bezalaxe zeuden elkarrekin erlazionatuta. Hori jakinda, hirugarren kromosomaren gene-antolaketen eskema filogenetikoa (7. irudia) egin ahal izan da. Antolaketa bakoitza lehenengoz zer leku geografikotan aurkitu den, izen horixe jarri zaio eskeman. 7. irudian bi antolaketa gezi batez lotuta agertzeak esan nahi du alderantzikatzeko-begizta bakarra ematen dutela heterozigotoan. Agian, esan behar da antolaketa horietako

batzuk (Santa Cruz, Tree Line) beste antolaketen arteko «katebe-
gi galdu»tzat aipatu izan direla teorikoki, nahiz eta gerora benetan
aurkitu izan diren, andui gehiago aztertutakoan. Antolaketetako bat
(ikus 7. irudia) hipotetikoa da oraindik, *D. pseudoobscura* espeziean
behintzat bai; *D. miranda* espeziean, ordea, antolaketa hipotetiko ho-
rren funtsezko ezaugarriak dituen bat aurkitu da.



7. IRUDIA. *Drosophila pseudoobscuraren* A eta B arrazen hirugarren kromosoman aurkitutako gene-antolaketen eskema filogenetikoa.

7. irudian agertzen diren antolaketetatik bat ere ez da espezie
aren banaketa-eremu osoan gertatzen. Halere, batzuek («Standard»,
«Arrowhead») eremu zabal samarra hartzen dute; beste batzuek
(«Pikes Peak», «Sequoia») nahiko eremu txikiak hartzen dituzte; eta
beste batzuk leku bakar bateko andui batean edo gutxi batzuetan beste-
rik ez dira ikusi orain arte. Zenbait lekutan, populazioa nahasia da, hau
da, bi antolaketa edo gehiago (lau ere bai) ditu, maiztasun ezberdinetan
normalean. Eskualde zabal batzuetan, aldiz, hirugarren kromosomako
gene-antolaketarekiko homogeneoa den populazioa dago.



8. irudia. *Drosophila pseudoobscura*ren A arrazaren hirugarren kromosoman aurkitutako gene-antolaketaren banaketa geografikoa.

Ez dago gene-antolaketaren banaketa geografikoaz eztabaidatu beharrik, eta, komeni ere, ez da komeni. Nahikoa da esatea tar-teko aldaera guztiak bi egoera hauen artekoak direla: egoera batean,

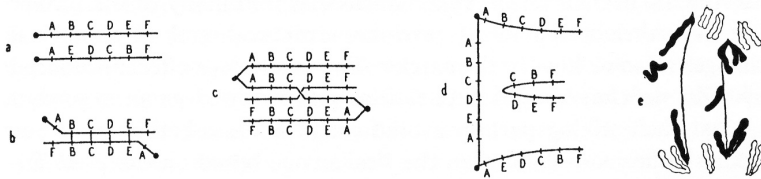
gene-antolaketa jakin bat «bariazio indibidualtzat» har daiteke leku batetik datozen eulietan, eta, bestean, kromosoma-egitura jakin bat arraza-ezaugarritzat har daiteke espeziearen multzo batean (8. irudia). 7. irudian ageri diren antolaketen artetik hamaika A arrazan gertatzen dira; bost bakarrik B arrazan; eta bakarra, «estandarra», bi arrazetan. Hortik ondorioztatzen da antolaketa «estandarra» arbasoena dela, baina beste hipotesi batzuk ere badaude. Oro har, nabarmendu behar da alderantzikatzeko gainjarrien metodoa zehatza dela zuhaitz filogenetikoaren adarren konfigurazioa ezartzeko, baina ez zuhaitzaren sustraia kokatzeko. 7. irudian ageri den zuhaitz filogenetikoa hainbat modutan irakur daiteke, zein antolaketa jotzen duzun arbasoen antolaketatzat. Hala ere, alderantzikatzeko gainjarrien metodoa ona da filogenetika aztertzeko beste metodo batzuen aldean, aukera ematen baitu ikusitako aldaeren arteko erlazioak deskribatzeko.

D. pseudoobscuraren hirugarren kromosoman ez besteetan, ez dago hainbeste gene-antolaketa ezberdin. Halere, bost antolaketa daude bigarrenetan, bi laugarrenean, hiru X kromosomaren eskuineko adarrean eta bi ezkerrekoan. X kromosomaren eskuineko adarraren antolaketa batzuk ezaugarri genetiko bitxi batekin lotuta zeudela ikusi zen: antolaketa hori zuten arrek ondorengo emeak sortzen zituzten batez ere. Leku ezberdinetako populazioetan, «sexu-proportzioaren» ezaugarri hori banakoen % 0-30ek duela ikusi zen, gero eta gehiagok hegoaldera hurbildu ahala (Sturtevant eta Dobzhansky, 1936b). Kasu batzuetan, ikusi zen alderantzikatzeko gainjarriaren metodoa aplikatu zitekeela, eta, halakoetan, bigarren kromosomaren eskema filogenetikoa lortu zen.

D. pseudoobscura espeziean ez ezik, beste espezie batzuetan ere atzeman dira alderantzikatzeko populazio basatien listu-guruine-tako kromosomak aztertuz; adibidez, *D. melanogaster* eta *D. funebris* espezieetan (Dubinin, Sokolov, Tiniakov, 1936), *D. repleta* eta *D. sulcatan* (Frolova, 1936), *D. ananassaen* (Kaufmann, 1936), *D. aztecan* eta *D. athabascan* (Bauer eta Dobzhansky, argitaratu gabe). Egia esan, bila ibilitako espezie guztietan aurkitu dira. Bauer-ek (1936) Chironomidae familiako euli-espezie askotan aurkitu zituen alderantzikatzeko. Antza denez, hein handi batean behintzat, alderantzikatzeko ondorioz dibertsifikatzen da kromosoma-egitura drosofilan subdibisioetan. Alderantzikatzeko ez bezala, translokazioak oso ohiz kanpokoak dira

drosofilen populazioetan. Egia esan, ez da ondo finkatutako translokazioirik hauteman. Beste organismo batzuetan translokazio asko egon ohi dira, lehen aipatutako landareetan gehienbat. Orduan, zergatik ez dago halakorik drosofilan? Oraingo, susmoak bakarrik ditugu galdera horri erantzuteko. Alde batetik, animalien populazio basatietan landareetan baino translokazio gutxiago izaten direla uste da. Translokazio-heterozigotoek sortzen dituzten gametoeak, sarritan, faltan edo sobran izaten dituzte kromosoma-atal jakin batzuk (ikus goian). Landareetan, murrizketak eta bikoizketak ezabatu egin ohi dira gametofito-sorkuntzan, eta, horren ondorioz, obulu eta polen funtzional gutxiago sortzen da. Animalietan, berriz, kromosoma-eduki normala nahiz anormala duten gametoeak bideragarriak dirudite, baina anormalek, normalekin elkartzean, zigoto bideraezinak sortzen dituzte. Horregatik, translokazio-heterozigotoek homozigotoek baino sexu-zelula gutxiago sortzen dituzte landareetan, eta ondorengo bideragarri gutxiago animalietan. Ondorengo batzuk hiltzen badira, hautespen naturalak ezabatu egingo ditu translokazioak agertu eta berehala. Alderantzikatzeko-heterozigoto gehienek gameto anormal gutxi sortzen dituzte, edo bat ere ez.

Orain arte bi metodo azaldu ditugu alderantzikatzeak antzemateko: gaingurutzaketen maiztasunak aztertzea eta listu-guruineko kromosomak ikertzea. Bistakoa denez, organismo askotan ezin da ez bata ez bestea erabili. Organismo horietan beste metodo bat erabil daiteke alderantzikatzeak detektatzeko. Lehen azaldu dugun legez, listu-guruineko zeluletan, alderantzikatze-heterozigotoetako kromosomek begiztak osatzen dituzte parekatutakoan (6. irudia). McClintock-ek (1933) lehenengoz erakutsi zuen eran, begizta horiek meiosiaren profasean ikus daitezke *Zea mays*en alderantzikatze-heterozigotoetan. Gaingurutzaketa-prozesua alderantzikatutako atalaren barruan gertatzen bada, bi kromatida normal sortuko dira; bata bi ardatz-lotuneko, eta, bestea, ardatz-lotunerik gabea (9. irudian ageri da diagrama). Lehenengo zatiketa meiotikoaren anafasean, bi lotuneko kromatidak «kromatina-zubia» eratuko du, ondorengoan bi kromosoma-taldeak elkartuko dituen (9e irudia). Zuntzik gabeko kromosoma bat geldituko da ardatzean. Kromatina-zubia eta zuntzik gabeko zati horiek zitologikoki ikusi izan dira —McClintock-ek (1933) artoan, Stone-k (1933) X izpiez irradiatutako *Tulipan*, eta Mather-ek (1934) *Vician*—, eta segurutzat jo dira drosofilaren alderantzikatze-heterozigotoetan (Sturtevant eta Beadle, 1936).



9. irudia. (d) Alderantzikatze-heterozigotoen gaingurutzaketa eta hortik sortutako kromosomak, bi ardatz-lotunekoak edo lotunerik gabekoak; (e) *Lilium martagon* x *Lilium hansonii* hibridoaren kromatina-zubiak (Richardsonen arabera).

Beraz, meiosian «kromatina-zubiak» badaude, horiek dituen banakoa alderantzikatze-heterozigotoa izango da. Kromatina-zubiak, izatez, hainbat aldiz ikusi izan dira: *Matthiola incana* espeziearen an- dui batzuetan (Philpand Huskins, 1931), *Trillium erectum* espeziean (Smith, 1935), zekalean (Lamm, 1936), *Aesculus hippocastanum* es- peziean (Upcott, 1936) eta *Chorthippus* generoan (Darlington, 1936). Ardatz-lotuneak kromosomaren amaiera askeekiko duen kokalekua tokiz aldatzen bada alderantzikatzeen eraginez, bibalente ezberdinak sor daitezke. Nabarmendu beharra dago, dena den, kromatina-zubiak eratzeke, atal alderantzikatuak gaingurutzatu egin behar direla; baina alderantzikatzeak ez dira beti gaingurutzatzen. Translazio genetikoek, murrizketek, bikoizketek zein alderantzikatzeek bibalente desoreka- tuak eragin ditzakete. Organismo batean kromatina-zubirik eta biba- lente desorekaturik ez antzemateak ez du frogatzen alderantzikatzerik ez dagoenik.

MURRIZKETAK ETA BIKOIZKETAK

Murrizketak edo bikoizketak gertatzen direnean, geneak galdu edo bikoiztu egiten dira. Alde horretatik, ez dira funtsean transloka- zioak eta alderantzikatzeak bezalakoak, bi fenomeno horiek gene- antolaketa bakarrik aldatzen baitute, ez gene-kopurua. Murrizketek edo bikoizketek ondorio fenotipikoak izaten dituzte; translokazioa edo alderantzikatzea jasan duen banako batek, aldiz, ez du zertan ar- baso-formaz bestelakoa izan (alderatu, hala ere, kokapen-efektuekin). Dagoeneko ikusi dugun moduan, drosofilaren murrizketa gehienak hilgarriak dira homozigotoak direnean, eta «mutazio» hilgarri asko kromosoma-atal laburren murrizketak izaten dira. Oro har, bikoizke-

tek murrizketek baino efektu leunagoak dituzte; hala ere, bikoizketa asko hilgarriak dira, edo nolabait aldatzen dute eramailearen egitura eta fisiologia. Murrizketa eta bikoizketa gehienek eragiten dituzten efektu kaltegarriak argumentutzat erabil daitezke eboluzio-prozesuetan parte hartzen ez dutela esateko; baina laborategiko mutazio suntsitzaileetan oinarritutakoaren antzekoa da argumentu hori, eta hura bezain baliogabea. Bi-bietan froga erabakigarriak lortzeko, populazio basatien bariazioaren izaera genetikoa aztertu behar da lehenik, eta, hala, jakingo dugu, ala ez, zein den laborategian gertatutako aldaketamota hori eragin duen bariazioa.

Drosophila pseudoobscura ohiz kanpoko bariazioa du Y kromosomaren itxuran (Dobzhansky 1935b, 1937c). Espezie horretako andui batzuek V-formako kromosoma handi bat dute, besoak zertxobait ezberdinak dituen (Y kromosoma). Beste andui batzuetan, berriz, V irudia osatzen duten besoetako bat, edo bestea, edo biak laburragoa da; badirudi hasieran aipatutako tipoan zegoen materialaren zati bat galdu dutela. Beste andui batzuetan, Y kromosoma J-formakoa da, eta beste anduietako Y kromosomaren erdia ere ez da luzeran. Guztira, zazpi tipoko Y kromosomak aurkitu dira espeziean, eta bakoitza banaketa-eremuko inguru jakin batean bizi diren populazioetan bakarrik ikusi da. Zazpi tipoetatik hiru nahiko zabaldua daude; gainerako laurak nahiko eremu txikian ageri dira. Adibidez, tipo bat Kalifornia hegoaldean bakarrik aurkitu da, beste bat Colorado iparraldeko Rocky Mountains-en goialdean soilik, eta beste bat ipar-mendebaldeko Puget Sound inguruan, besterik ez.

Drosofilaren Y kromosoma osatzen duen materialari «bizigabe» esaten zaio, beste kromosomek baino gene gutxiago dituelako luzera- edo bolumen-unitateko. Mutazio gutxi gertatzen dira edozein espezieren Y kromosoman. Listu-guruineko nukleoetan, Y oso uzkurtuta agertu ohi da beste kromosomen aldean, eta horrela zaila da aztertzea. Y osoa falta bada, edo bi Y badaude, ez da ageriko aldaketarik gertatzen euliaren morfologian. Propietate horiek direla eta, ez dago *D. pseudoobscura* espezieko Y kromosoma ezberdinak aztertzerik edo konparatzerik, baina, era berean, propietate horietan azaltzen dute Y kromosoma bat zergatik alda daitekeen hain erraz eramailearen bideragarritasuna izugarri kaltetu gabe. Nahiko argi dago Y kromosomaren zazpi tipoak prototipo bakar batetik sortu

direla, prototipoaren gene-eduki batzuk galduta (murrizketak) edo bikoiztuta. *Drosophila ananassae* (Kaufmann, 1935) eta *D. simulans* (Sturtevant, 1929b; Heitz, 1933) espezieetan ere ikusi dira Y kromosomaren bariazioak.

Bridges-ek azterlan xehea egin zuen (1935) *D. melanogaster*-ren listu-guruineko kromosomei buruz, eta erakutsi zuen kromosoma bereko bi parte ezberdinetan disko-eredu berdin-berdineko atalak egon daitezkeela. Gainera, «errepikatuak» deituriko atal horiek elkar erakartzen dutela ikusten da, eta zelula batzuetan elkarrekin parekatzeko joera dutela. Gene-blokeak homologoak diren ala ez jakiteko, bi gauza bakarrik hartzen ditugu kontuan gaur egun: kromosoma-atalen disko-ereduak antzekoak diren, eta atalak listu-guruineko nukleoetan parekatzen diren. Bridges-ek ondorioztatu zuen errepikatuak gene antzekoez edo berdinez osatuta daudela. Hori hala bada, *D. melanogaster*-en diploide arrunt batean, gene gehienak bikoiztuta daude, eta batzuk —atal errepikatueta daudenak, batik bat— lau aldiz agertzen dira. *D. melanogaster*-en errepikatuak jokoera estandar finkatuarekin bat datozen kromosoma-atalak *D. pseudoobscura*, *D. miranda*, *D. athabasca* eta *D. azteca* ere ikusi ditu idazleak (argitaratu gabe).

Ezbairik gabe, orain eskura dugun informazioa baino askoz gehiago bildu behar da errepikatuak ebaluazio kritikoa egin ahal izateko. Errepikatuak aztertzea baliagarria izan daiteke organismo diploideen filogenian gene berriak nola eratzen diren argitzeko; izan ere, auzi hori ezin izan da orain arte aztertu. Baliteke bikoizketen ondorioz errepikatuak sortuz ugaltzea geneak. Errepikatuak eratu bezain azkar, atal «errepikatuak» edo bikiek gene-talde berdin-berdinak dituzte. Baina mutazio-prozesuak gene batzuk alda ditzake bikietako batean eta ez bestean, edo, bestela, mutazioak gene berdin-berdinetan gerta daitezke baina noranzko ezberdinetan. Atal errepikatuak bereiziz joan daitezke pixkanaka, eta, horren ondorioz, organismo eratorriak arbasoak baino gene-mota gehiago izan. Hipotesi hori espekulazio hutsa da oraingoz. Baina lan gehiagok berresten badute, lehendik dauden geneak bikoiztuz errepikatuak eratzeke fenomeno ebolutzio-prozesu garrantzitsutzat jo beharko da. Espezie basati bereko anduiak atal errepikatuak izateagatik edo ez izateagatik bereiztea ez da orain arte gertatu.

ESPEZIE EZBERDINETAKO METAFASE-KROMOSOMEN MORFOLOGIA

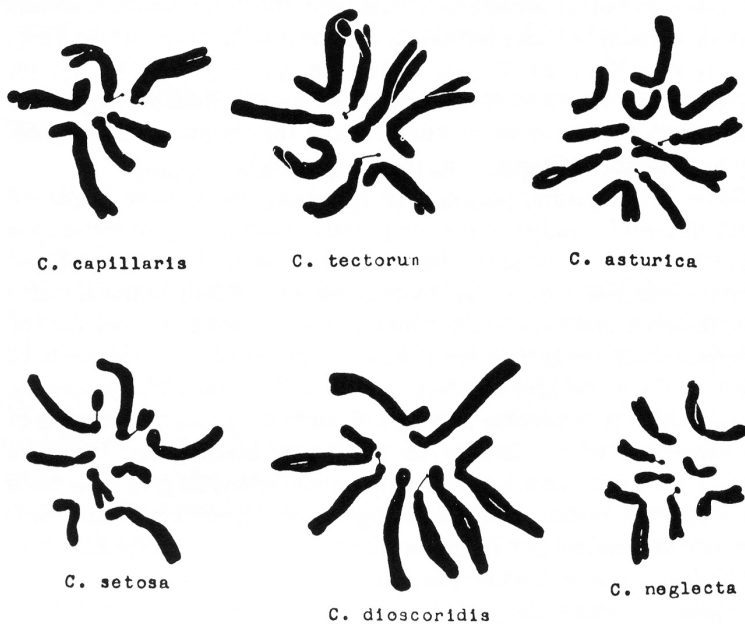
Espezie bakoitzeko kromosoma kopuruaren, tamainaren, formaren eta egituraren iraukortasun erlatiboa aspalditik finkatutako printzipio zitologikoa da. Eta ondo dakigu espezieak oso ezberdinak izan daitezkeela ezaugarri horietan guztietan. Espezieek kromosoma bat izan dezakete (haploidea), bi (*Ascaris megalocephala*), hiru (*Crepis capillaris*, *Crocus* generoko espezieak, *Drosophila earlei*) edo ehunka (erradiolarioak). Nukleo batean dauden kromosomek bete dezaketen bolumena mikrometro kubiko batetik (onddo batzuk) milaka mikrometro kubikotara (*Drosophyllum lusitanicum*) doa. Literatura zitologikoan asko hitz egiten da genero bateko eta besteko espezieen kromosoma-kopuruez, bai eta kromosoma-morfologiaz ere. Kromosomak ziklo mitotikoaren metafaseko behe-mailan agertzen diren bezala landu ditugu gehienbat lan honetan, teknikoki horixe aztertzen baitira errazen.

Kromosoma-ezberdintasunen izaeraz eta eragileez jardutea egoeraren deskribapen zuzena egitea baino zailagoa da. Kromosoma-kopuruari dagokionez, badirudi bi ezberdintasun-mota daudela erlazionatutako espezieen artean. Landare-genero askotan eta animalia gutxi batzuetan, genero bateko espezieen kromosoma-kopuru haploideek gutxieneko edo «oinarrizko» kopuruaren multiploen segida arrunt bat osatzen dute (adibidez, 7, 14 eta 21 gari-espezieetan). Ziur asko, historia filogenetikoan osagarri kromosomikoa behin eta berriz bikoiztu delako (poliploidia) agertu dira ezberdintasun horiek, VII. kapituluan ageri den moduan. Animalia gehienetan eta landare askotan ez da ikusten poliploidia-segidaren arrastorik. Erlazionatutako espezie batzuk antzekoak dira kromosoma-kopuruan, -tamainan eta -morfologian; beste batzuk antzekoak dira kromosoma-kopuruan, baina ez tamainan, ardatz-lotuneen kokapenean, bigarren mailako konstriktzioen kokapenean, sateliteetan (batzuek badituzte, beste batzuek, ez) ez eta beste egitura-karaktere batzuetan ere; beste espezie batzuek, ostera, kromosoma-kopuru aldakorra dute, eta ez dute multiplo-segida garbirik osatzen (adib., 11, 13, 14, 15, 19, 21, 23, 25, 27,

28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 37, 38, 49, 51, 56, 87, hainbat tximeleta eta sitsetan, Beliajeff, 1930); eta beste batzuek, azkenik, kromosoma-kopuru zein -morfologia dute aldakorra (*Crepis*, 10. irudia; *Drosophyla*).

Azken urteotan bereziki, zenbait ikertzailek interes handia jarri dute erlazionatutako espezieetan dauden metafase-kromosomen morfologia konparatiboan. Izan ere, haien ustez, morfologia- eta banaketa-metodo konparatibo klasikoekin konbinatuz tresna egokia izan daiteke familia bateko generoetako espezieen gertutasun edo urruntasun sistematiko erlatiboa zehazteko. Erlazio filogenetikoak ezagutuz gero, azkenean prozedura zehatza izango dugu ikertzaile jakin baten iritzia izan beharrean. Dagoeneko ikusi dugun legez, alderantzikatze gainjarriei buruzko azterketak direla bide, kromosoma-egitura jakin batzuen filogenia finkatzeko metodo zorrotz bat sortuko den itxaropena dugu. Baina metafase-kromosomak helburu zabalago bat lortzeko aplikatzean —espezieen eta generoen filogeniak aurkitzeko—, tentu handiz jokatu behar dugu.

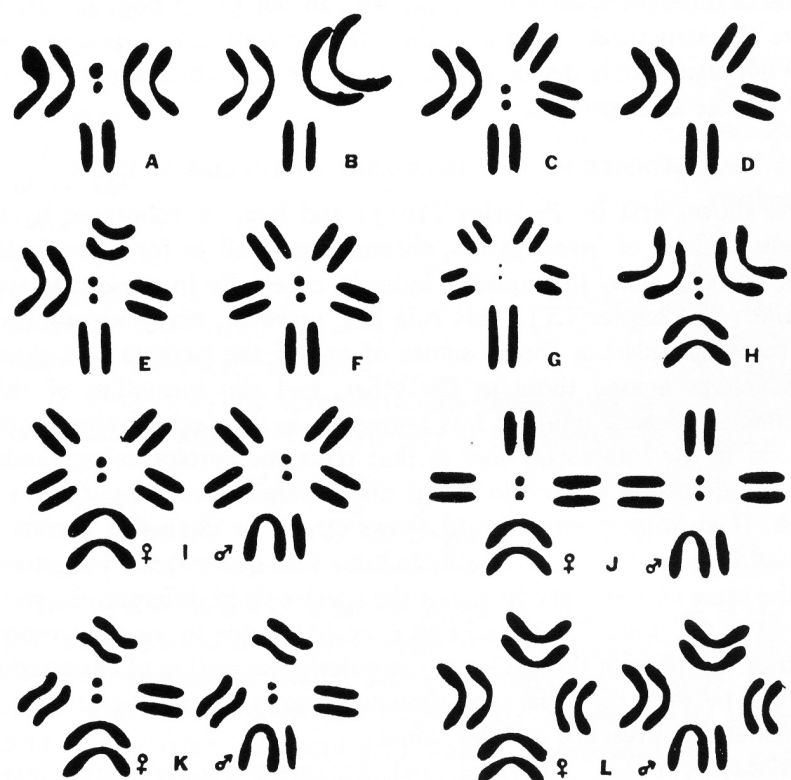
Lan-hipotesi gisa, zitologo eta genetikari gehienek uste dute era askotako egitura-aldaketek (translokazioak, alderantzikatzeak, murrizketak eta bikoizketak) eragin dituztela espezieen arteko kromosoma-ezberdintasunak (poliploidia izan ezik). Hipotesi hori apurka-apurka garatuz joan da, eta hainbat eta hainbat autorek azaldu dute; horrenbestez, ezin da esan sortzaile jakin bat duenik. Hala ere, ikusi dugu kromosoma-morfologia geneek kontrolatzen duten kasurik ere (ikus gorago); izan ere, kromosomen egituraren zitologikoki ikus daitekeen ezberdintasun batek ez du zertan egitura-aldaketen ondorioa izan. Baikorak izanda, ohar hori garrantzi gabekotzat jo dezakegu; arauaren arabera, kromosomek eutsi egiten diete morfologia-bitxikeriei baita kariotipo hibridoan ere. Hala ere, ziurgabetasuna eragiten du espezie puruen kromosomak konparatzen diren bakoitzeko. Askoz ere garrantzitsuagoa da hau: metafaseko plakan ikusten diren kromosomen antzekotasunak edo antzekotasunik ezak eta kromosomen gene-antolaketen antzekotasunak ez dute proportzionalak izan beharrik.



10. irudia. Metafase-kromosomen plakak, *Crepis* generoko sei espezieetan (Babcock eta Navashinen arabera)

11. irudian ageri diren kromosoma-tipo gehienak drosofilaren zenbait espezieetan daude. Halere, espezie batzuek, mikroskopioz begiratuta metafase-kromosoma berdin-berdinak dituzten arren, gene-antolaketa antzekoa dute batzuetan eta oso ezberdina beste batzuetan (Dobzhansky eta Tan, 1936). Hortaz, metafase-kromosomen konfigurazioak ustez berdinak izateak ez du frogatzen barruko kromosoma-egitura berdina denik, ez eta ezberdina denik ere. Kromosoma batean alderantzikatzeko errepikatuak gerta daitezke; ondorioz, gene-antolaketa errotik alda daiteke eta, hala ere, baliteke kromosoma horren ezaugarri ikusgaiak metafasean dauden bezalaxe gelditzea, betiere alderantzikatzeek ardatz-lotunearen locusa aldatzen ez badute.

Aldiz, ardatz-lotunea hartzen duen alderantzikatze bakar batek nahiko nabarmen aldatzen du metafase-kromosomaren itxura. Drosofilan espezieetan ezagutzen diren metafase-konfigurazio guztiak zotz-formako bost elementuren eta puntu-itxurako elementu baten arteko konbinazio gisa irudika daitezke (11. irudia), noizbehinkako translokazio eta alderantzikatze eta guzti (Metz, 1914). Irudikapen ho



11. irudia. Metafase-kromosomen plakak, *Drosophila* generoko hainbat espezetan (iturria: Metz)

rrek badu nolabaiteko oinarria (Sturtevant eta Tan, 1937), baina gaur egun badakigu filogenian gertatzen diren alderantzizkatze asko ez direla metafase-kromosomaren morfologian igartzen. *Crepis* generoko espezie baten eta bestearen metafase-konfigurazioak konparatuz ezin dugu jakin kromosomen egitura-aldaketak noraino heltzen diren, eta, beraz, ez da zilegi gene-antolaketa antzekoa zein espeziek duten eta zeinek ez erabakitzea.

TRANSLOKAZIOAK ETA ALDERANTZIKATZEAK, ESPEZIEEN ARTEKO HIBRIDOETAN

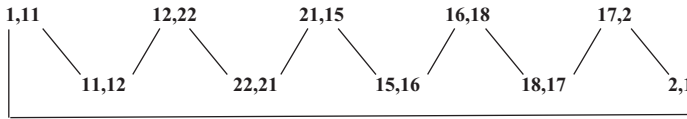
Federley-k (1913) lehen aldiz erakutsi zuen eran eta gero hainbat ikertzailek berretsi zuten eran, espezieen arteko hibridoetan —batez ere,

antzueta— kromosomek ez dute lortzen meiosian bibalenteak eratzea (ikus IX. kapitulua). Arau horrek salbuespen asko ditu, ordea. Hibrido batzuetan, gurasoetako baten kromosomek bestearenetan aurkitzen ditu homologoak, eta nahiko normal jarraitzen du bibalenteak eratzen. Espezieen arteko hibrido horiek eta arrazen artekoak antzekoak dira gauza batean: bietan metodo zitologiko berdinak erabil daitezke translokazioak eta alderantzikatzeak antzemateko. Espezieen arteko hibrido batek kromosomen biribilak edo kateak baditu meiosian, normala da ondorioztatzea espezieetarikoa batean kromosoma berean ondoz ondo dauden geneak kromosoma ezberdinetan egongo direla beste espeziean. Filogenian translokazioak egon direlako gertatuko zen hori, ziur asko. Era berean, zatiketa meiotikoetan aldentzen diren kromosomen artean kromatina-zubiak eratzeak adierazten du alderantzikatzeak egon daudela.

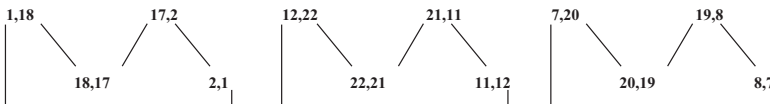
Datura generoko espezieen arteko hibridoetan kromosomek zer jokaera duten aztertu dute Blakesleek (1932), Bergnerrek eta Blakesleek (1932, 1935) eta Bergnerrek, Satinak eta Blakesleek (1933). Genero horretako espezieek batzuetan ezberdintasun morfologiko handiak badituzte ere, guztiek dituzte hamabi kromosoma haploidean, eta hogeita lau diploidean. Espezie batzuetan, translokazioz sortutako arrazak ere badaude; arraza horien arteko hibridoek, kromosomen biribilak edo kateak dituzte meiosian, bibalenteez gain (ikus 83. or.). Espezieen arteko hibridoetan ere antzeko zerbaiz gertatzen da. Hortaz, *D. stramonium* eta *D. leichardtii* lerro estandarren arteko hibridoak lau kromosomako bi biribil eta zortzi bibalente ditu; *D. leichardtii* x *D. meteloides* hibridoak zortziko biribil bat du, lau hiru biribil, eta bi bibalente; *D. leichardtii* x *D. innoxia* hibridoak zortziko biribil bat du, lau bi biribil, eta lau bibalente; *D. innoxia* x *D. meteloides* hibridoak seiko biribil bat du, lau bi biribil, eta bost kromosoma bibalente.

Datura generoko espezieetan kromosoma-zatiak nola antolatzen diren deskribatzeko, *D. stramonium* espeziearen andui estandarrean ikusitakoaz baliatu dira Blakeslee eta lankideak, forma horixe ezagutzen baita ondoen zitologiaren eta genetikaren aldetik. *D. stramonium*en hamabi kromosomen amaierak zenbakiz adierazten direnez, honela idatz daiteke espezie horren kromosomen «formula»: 1.2, 3.4, 5.6, 7.8... 19.20, 21.22, 23.24. *D. discolor* espeziearen kromosometatik zazpi *D. Stramonium*en antzekoak dira, eta bost ezberdinak. *D. discolor*en kromosoma bereizgarriak 1.11, 2.17, 12.22, 15.21 eta 16.18 dira. *D. stramonium* x *D. discolor* hibridoan, zazpi bibalente

eta hamar kromosomako biribila edo katea ageri dira. Hona hemen biribilaren egitura:



Eskema horretan, *D. discolor*en kromosomak goiko lerroan ageri dira eta *D. stramonium*enak behekoan. *D. quercifolia* espeziean, sei kromosoma *D. stramonium*en antzekoak dira, eta sei ezberdinak. *D. quercifolia*ren kromosoma bereizgarriak 1.18, 2.17, 12.22, 11.21, 7.20 eta 8.19 dira. *D. stramonium* x *D. quercifolia* hibridoak sei bibalente eta hiru biribil ditu, lau kromosomakoa bakoitza. Hona hemen biribilen egitura (*D. quercifolia*ren kromosomak goiko lerroan, eta *D. stramonium*enak behekoan):



Kromosoma-konfigurazio horiek agertu dira *D. stramonium*en lerro estandarra eta *D. discolor* eta *D. quercifolia* espezieena gurutzatuta. Baina *D. stramonium* espeziearen barruan kromosoma-egituran bereizten diren arrazak ere badaudela ikusi dugu. Hala, Perun eta Txilen, *D. stramonium* populazioak 1.18, 2.17, 11.21 eta 12.22 kromosomak ditu, estandarren 1.2, 11.12, 17.18 eta 21.22 izan beharrean. Halere, Peru eta Txileko *D. stramonium* populazioaren kromosoma berezi guztiak *D. quercifolia*en ere badaudela ohartuko gara, eta horietako bi (2.17 eta 12.22) *D. discolor*en ere bai. Gero, Txileko *D. stramonium* *D. quercifolia*arekin alderatuta, ikusten da bi kromosoma bakarrik dituela ezberdinak (*D. stramonium*ek 7.8 eta 19.20 kromosomak ditu, *D. quercifolia*ren 7.20 eta 8.19 kromosomen ordeez); lau kromosomako biribil bakarra eta hamar bibalente besterik ez ditu ematen meiosian. Ez dirudi bi espezieen arteko aldea —*D. stramonium* eta *D. quercifolia*— *D. stramonium* espezieko arrazen artekoa baino handiagoa denik.

Nola *D. discolor*ek, hala *D. quercifolia*ak 12.22 kromosoma dute. *D. discolor* x *D. quercifolia* gurutzaketan ikusten da kromosoma

horrek hibridoan eratzen duen bibalenteak bi atal desorekatu dituela. Bibalentearen desorekak erakusten du ezen 12 eta 22 zenbakiko amaierak kromosoma berean egon arren bi espezieetan —*D. discolor* eta *D. quercifolia*— kromosoma hori modu batean dagoela eratuta espezie bakoitzean. Horrek argi uzten du kromosoma-egitura aztertze-ko ez dela egokia hibridoetan biribilak nola eratzen diren aztertzea. Lehen nabarmendu dugun bezala, translazio genetikoek biribilak edo kateak eratzen dituzte meiosian, baldin eta kromosoma-atal handiak trukutzen badituzte. Atal txikiak bakarrik trukutzen badira, berriz, bibalente desorekatuak sor daitezke, baina desoreka hori oharkabean pasatzen da. Bi hibrido ezberdinetan kromosoma berdinen biribilak agertzeak ez du frogatzen bi kasuetan atal berdin-berdinak trukatu direnik translokazioan. Blakeslee-k berak esan zuen bezala, *Datura* generoko espezieen kromosoma-egiturak konparatzea lehen urratsa izan da espezieek kromosoma-egituran dituzten ezberdintasunak argitzeko bidean. Dena den, lehen urrats horrek berak ere argi eta garbi uzten du translokazioa eragile aktiboa dela eboluzio-prozesuan.

Arestian aipatu ditugun *Datura* generoko espezieetan ez ezik, espezieen arteko hibrido askotan ere ikusi dira kromosomen biribilak eta kateak. Gari-espezieen (*Triticum*) eta *Aegilops* generoko espezieen arteko hibridoetan ere ikusi dituzte Kihara-k eta Nishiyama-k (1930), Kiharak eta Lilienfeld-ek (1932, 1935), Lilienfeldek eta Kiharak (1934), Matherrek (1935), eta beste batzuek. J. Clausen-ek (1931a, b) *Polemonium* nahiz *Viola* generoetako espezieen arteko hibridoetan aurkitu zituen; Håkansson-ek (1931b, 1933, 1935) *Godetia amoena* x *Godetia whitneyi* hibridoan, *Salix* zume-espezieen arteko hibridoetan, eta *Pisum humile* x *Pisum arvense* hibridoan. Levan-ek (1935a) *Allium cepa* x *Allium fistulosum* hibridoan aurkitu zituen. *Orgyia antiqua* eta *Orgyia thyellina* sitsen arteko hibridoan, espezie bateko kromosoma baten zatiak beste espeziearen bi kromosomarekin parekatzen zirelako zantzuak ikusi zituen Cretschmarrek (1928); zatiketa meiotikoaren metafasean kromosoma askoz osatutako multzoak daudenez, badirudi biribilak edo kateak eratu direla. Zeta-harrak (*Bombyx mori*) hogeita zortzi kromosoma haploide ditu; harekin zerikusia duen *Bombyx mandarina* espezieak, aldiz, hogeita zazpi. Horien arteko hibridoan tribalente bat ageri da, *B. mori*ren bi kromosoma *B. mandarinaren* kromosoma batekin parekatu delako, antza (Kawaguchi, 1928). Antzeko zerbait gertatzen da *Vicia sativa* (sei kromosoma haploide) eta *V.*

amphicarpa (bost kromosoma) espezieen arteko hibridoan; tribalente bat du meiosian, edo, bestela, bibalente desorekatu bat eta unibalente aske bat (Sveshnikova eta Belekova, 1936). Meurman-ek (1928) *Ribes* generoko hibridoetan ere ikusi zituen bibalente desorekatuak, eta Liljefors-ek (1936), «garia x zekalea» hibridoetan.

Hibridoen zatiketa meiotikoaren anafasean edo telofasean aldentzen ari diren bibalenteen bi erdien artean kromatina-zubiak sortzeak esan nahi du gurasoak kromosoma batzuetan atal alderantzizatuak dituztelako bereizten direla. Müntzing-ek (1934) deskribatu zituen lehenengoz espezieen arteko hibridoetan ageri diren kromatina-zubi horiek (*Crepis divaricata* x *C. dioscoridis*), eta garrantzia aitortu zien. Bi *Crepis* espezie horiek lau kromosoma haploide dituzte. Hibridoaren meiosian, zero eta lau bibalente artean agertzen dira; anafasean, kromatina-zubi batzuk eta zuntzik gabeko kromosoma-zati batzuk. Kromosoma-zati horien kopurua aldakorra da (batetik bestera, zelula bakoitzean), baina gehienetan bat egon ohi da. Antzeko aurkikuntzak egin zituzten Müntzing-ek (1935) *Nicotiana bonariensis* x *N. langsdorffii* hibridoan, Richardson-ek (1936) *Lilium martagon* x *Lilium hansonii* hibridoan, eta Liljefors-ek (1936) *Triticum turgidum* x *Secale cereale* hibridoan. Sipkov-ek (1936) irudi batzuk marraztu zituen *Triticum durum* x *Agropyrum glaucum* hibridoaren meiosia azaltzeko, eta haietan ere ikus daitezke kromatina-zubiak eta -zatiak, alderantzizkatzeak dituzten kromosomen arteko gaingurutzaketatik sortuak.

GENE-ANTOLAKETA, DROSOFILA GENEROKO ESPEZIEETAN

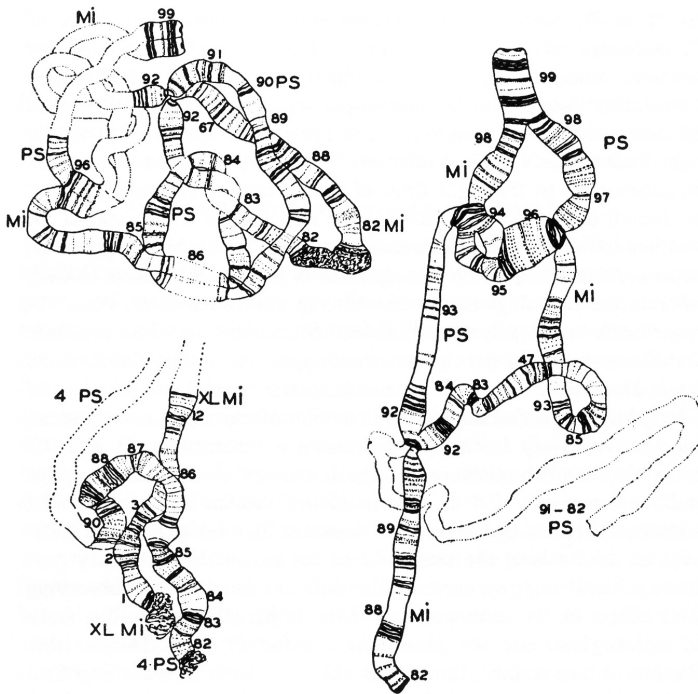
Hainbat urtez drosofila generoko espezieen gene-antolaketa aztertutako gene mutanteen arteko erlazioak aurkituz eta kromosomen mapa genetikoak eginez. Prozesu horretan lan mordoa egin behar den arren, metodo hori ez da zaharkituta geratu, listu-guruinetako zeluletako kromosomak konparatzeko metodoa baino hobeto egokitzen baita materialaren berezitasunetara. Sturtevant eta Plunkett (1926) eta Sturtevant (1929) ohartu ziren *Drosophila melanogaster* eta *D. simulans* gene mutanteen locusak antzera antolatuta daudela kromosomen mapa genetikoetan, hirugarren kromosomako alderantzizkatze luze bakar hori gorabehera. Patau-k (1935) eta Kerkis-ek (1936) arazo hori aztertu dute, eta hibridoen listu-guruinetako zeluletan kromosomak nola pare-

katzen diren ikusi dute. Haien emaitzak bat datoz Sturtevantekin, eta gainera erakusten dute X kromosomaren amaiera askean zertxobait aldatzen dela gene-segida. *D. melanogaster* eta *D. simulans* kanpotik oso antzekoak diren arren, nahiko harrigarria da gene-antolaketa hain antzekoak diren bi «espezie on» aurkitzea. Kromosoma aldetik bi espezie horiek baino ezberdinaoak diren anduiak lor daitezke bi espezieen barruan ere (*D. melanogaster* eta *D. simulans*).

*D. melanogaster*en mapa genetikoak *D. pseudoobscuraren* eta beste espezie batzuen mapekin konparatu dituzte Crew-ek eta Lamy-k (1935), Donald-ek (1936) eta Sturtevantek eta Tanek (1937). *D. melanogaster*en metafaseko kromosoma-konfigurazioa 11A irudian ageri da, eta *D. pseudoobscuraren*, 11J irudian. Lehenengo espezieak zotz-itxurako X kromosoma bat eta V-formako bi autosoma ditu, eta besteak, V-formako X kromosoma bat eta zotz-itxurako hiru autosoma. Bakoi-tzak puntu-itxurako bi autosoma ditu. *D. pseudoobscuraren* X kromosomaren bi adarretako batean dauden mutanteak eta *D. melanogaster*en X kromosoman daudenak antzekoak direla ikusi da. *D. pseudoobscuraren* X kromosomaren beste adarrak badirudi *D. melanogaster*en V-formako hirugarren kromosomaren ezker-adarrean dauden geneak dituela. Itxura batera, hauek dira homologoak: *D. pseudoobscuraren* zotz-formako bigarren kromosoma eta *D. melanogaster*en V-formako hirugarrenaren eskuin-adarra; *D. pseudoobscuraren* hirugarrena eta *D. melanogaster*en bigarrenaren eskuin-adarra; *D. pseudoobscuraren* laugarrena eta *D. melanogaster*en bigarrenaren ezker-adarra; eta, azkenik, badirudi puntu-itxurako autosomak homologoak direla. Bi espezieetan kromosoma homologoetan geneek duten antolaketa erlatibora itzultzen bagara, aldiz, ikusiko dugu nabarmen ezberdinak direla. Sturtevantek eta Tanek ondorioztatu dutenez, drosofilan generoan *D. melanogaster* eta *D. pseudoobscura* espezieek osatzen duten atalean kromosoma-atalen alderantzizaketa izan dira batez ere kromosomen eboluzioaren eragile nagusiak, eta nahiko translokazio gutxi gertatu dira. Esan beharra dago *D. melanogaster*en eta *D. pseudoobscuraren* gene mutanteen homologia ezartzeko (eta ezinbestekoa da hori kromosomen homologia ondorioztatzeko) oinarri bakarra dagoela, hau da, kanpotik ikusten diren ondorioak; zuzeneko proba egiterik ez dago (ezin ditugu mutante ezberdinak gurutzatu eta espezieen arteko hibridoan dituzten efektuak ikusi, *D. melanogaster* eta *D. pseudoobscura* ez baitira behar bezala gurutzatzen). Ziurtasuna falta bada ere, Sturtevantek eta Tanek lortutako emaitzak oso

koherenteak dira eta haietatik ateratako ondorioak edozein konbentzitzeko modukoak dira.

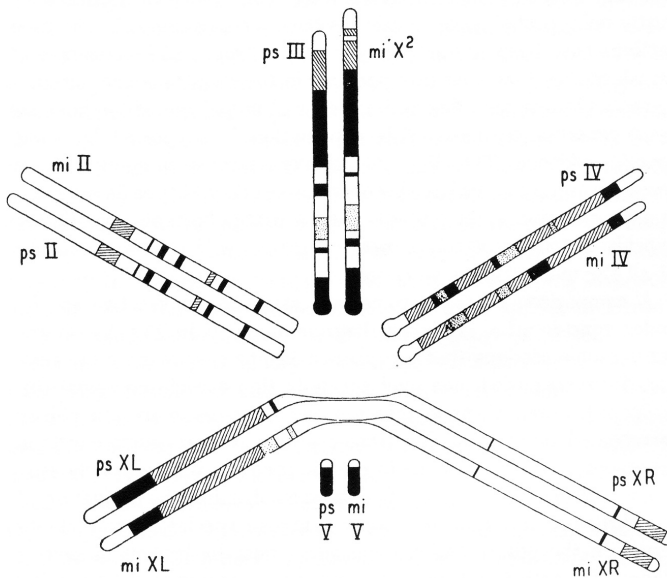
Gurutzatzen diren eta gutxienez larba hibrido helduak sortzera iristen diren drososifila-espezieen gene-antolaketak konparatzeko metodorik errazena da espezieen listu-guruinetako kromosometan disko tindagarriak nola antolatuta dauden begiratzea. Gene homologoak dituzten kromosoma-atalak parekatu egin behar lirатеke hibridoetan, noizean behin bada ere. Atalak horrela parekatzen diren bakoitzeko apuntatu egiten da, eta, hala, pixkanaka argitu daiteke ikergai den espeziearen kromosoma-egitura. Metodo hori erabili dute Dobzhanskyk eta Tanek (1936) *D. pseudoobscura* eta *D. miranda* espezieen gene-antolaketak konparatzeko; bi espezie horiek antzekoak dira, *D. melanogaster* eta *D. simulans* bezalatsu.



12. irudia. Kromosoma-parekatzea *Drosophila pseudoobscura* x *D. miranda* hibridoaren listu-guruinetako zeluletan. Ezkerrean goian, laugarren kromosoma biak; ezkerrean behean, *D. pseudoobscuraren* laugarren kromosoma eta *D. mirandaren* X kromosomaren ezker-adarra neurri batean parekatuta; eskuinean, laugarren kromosomak (Dobzhanskyren eta Tanen arabera).

D. pseudoobscura eta *D. miranda* emeen metafase-kromosomen taldeak berdin-berdinak dira. Hala ere, bi espezie horien kromosomen gene-antolaketa ikaragarri ezberdina dela ikusi da.

D. pseudoobscura eta *D. miranda* espezieen gene-antolaketen ezberdintasunak sakon-sakonak dira; hori dela eta, hibridoaren listu-guruinetako zeluletan kromosomak ezin dira parekatu, eta, parekatze-kotan, konfigurazio hagitz konplexuak eratzen dituzte (adibideak 12. irudian daude). Gene batzuk, espezie batean elkarren ondoan egonda ere, beste batean kromosoma berean oso urruti egon daitezke. Horrek erakusten du *D. pseudoobscuraren* eta *D. mirandaren* garapen filogenetikoan alderantzizkatzeak gertatu direla bien ustezko arbaso komunetan.



13. irudia. *Drosophila pseudoobscuraren* eta *D. mirandaren* gene-antolaketen konparaketa. Bi espezieetan gene-antolaketa berdinak dituzten atalak zuriz adierazi dira; atal alderantzizatuak marra okerdunak dira; translokazioak, puntudunak; beste espeziean homologorik ez duten atalak, beltzak.

Gene batzuk kromosoma berean egon daitezke espezie batean, eta kromosoma ezberdinetan bestean. Badirudi translokazioak gertatzen direlako daudela alde horiek. Azkenik, *D. pseudoobscuraren* kromosoma-atal batzuen homologoak desagertuta daude *D. mirandan*, eta alderantziz.

Espezie batean bakarrik dauden atal horiek nondik datozen ez dakigu. Beharbada, arbaso komunek gene gehiago izan zituzten bizi-rik iraun zuten ondorengoek baino, eta gene-materialaren galera hori finkatu egin da eboluzioan. Hala ere, bada beste azalpen fidagarriago bat: kromosoma-atal batzuk hainbeste berrantolatu dira etengabeko alderantzikatzeko eta translokazioen eraginez, ezen listu-guruinetako kromosomen disko-ereduek ez baitute jada elkarren antzik, eta, ondorioz, gene homologoak ezin dira parekatu. Azalpen horrek frogatzen du genetiko batzuk dituzten bere alde. Hainbat gene mutante azpirakor dituzten *D. pseudoobscura* anduiak eta *D. miranda* andui basatia gurutzatu dira, eta hortik sortutako hibridoetan ikusi da gene mutanteak ezabatu egin direla. Hortik ondorioztatzen da honela aztertutako gene mutante horien guztien alelomorfo basatiak dituela *D. miranda*.

Bi espezie horien kromosoma-egituren konparaketa 13. irudiaren diagraman ikus dezakegu. Espezie batean bakarrik dauden kromosoma-atalak denbora batean oharkabea pasatzen badira, ondorioztatu dezakegu *D. pseudoobscura* eta *D. miranda* espezieen arteko kromosoma-ezberdintasunak alderantzikatzeko errepikatuek eragiten dituztela batik bat. Translokazioak alderantzikatzeko baino gutxiagotan gertatzen dira, eta, gertatzen direnean, gene-bloke nahiko txikiak hartzen dituzte. Erraza izaten da ikustea espezie batean dagoen kromosoma-egitura bat beste espeziearen egituratik eratortzen dela. Kromosomak hainbat lekutan apurtu behar dira, zatitan desegin, eta gero berregin zatiak segida lineal berri batean jarri. Ez da pentsatu behar zatiketa bat-batean gertatzen denik, leherketa handi bat bezala; aitzitik, apurka-apurka gertatzen da alderantzikatzeko eta translokazioen bidez. Dobzhanskyren eta Tanen kalkuluen arabera, gutxienez berrogeita bederatzi lekutan apurtu behar da, prozesu hori gertatzeko. Alabaina, zenbait atalen homologoak ezin dira beste espeziearen identifikatu, eta, beraz, gutxienez kopuru hori motz gelditzen da; benetakoa horren bikoitza izango da gutxienez.

Kromosoma ezberdinak ezberdin berreginda daude *Drosophila pseudoobscura* eta *D. miranda*. X kromosomaren eskuin-adarrak eta bigarren kromosomak nahiko antzekoak dira. Hirugarren eta laugarren kromosomak, aldiz, errotik eraldatuta daude (13. irudia). Hirugarren kromosoma da gene-antolaketako aldakorrena, baita *D. pseudoobscura* espeziearen barruan ere. Kromosoma-egituren filogenia aztertzeko, alderantzikatzeko gainjarriaren metodoa erabil daiteke *D. pseudoobscura*.

ran eta *D. miranda* (ikus gorago). *D. pseudoobscura* espeziearen «A arraza» eta «B arraza» lau kromosometako bost alderantzikatzetan bereizten dira (Tan, 1935). *D. miranda* espeziearen kromosoma-egitura eta *D. pseudoobscuraren* edozein arrazena oso ezberdinak dira. Kontuz konparatzen baditugu, ordea, ikusiko dugu *D. mirandaren* gene-sekuentziak alde txikiagoa duela *D. pseudoobscuraren* «A arrazarekin» «B arrazarekin» baino. Kromosoma ezberdinak daudela kontuan hartuta, oso froga sendoa ateratzen da: «A arrazatik» «B arrazatik» baino alderantzikatzeturrats bat gutxiago behar da *D. mirandaren* antolaketa lortzeko. Drososofila generoko beste espezie batzuen kromosoma-egituraz gehiago dakigunean alderantzikatzet gainjarriaren metodoak zer aukera emango dituen neurtzea zaila da gaur egun.

Drososofila-espezieen beste bikote batzuen listu-guruinetako kromosomak konparatzen, hasierako azterketak besterik ez dira egin. Patau eta Kerkis-ek *D. melanogasterekin* eta *D. simulansekin* eginiko lana aipatua dugu dagoeneko. *D. azteca* eta *D. athabasca* espezieak Bauerrek eta Dobzhanskyk aztertu dituzte (argitaratu gabe); oso antzekoak dira kanpotik, baina F_1 hibrido antzuak sortzen dituzte. Alde handia dute gene-antolaketan, *D. pseudoobscurak* eta *D. mirandak* dutena baino handiagoa. Kromosometan, berriz, ez da antzekotasunik igartzen lehen eta bigarren espezie-parearen artean, sistematikoki urrutiegi ez badaude ere. *D. melanogaster* eta *D. pseudoobscura* konparatzeko ahaleginak emaitza negatibo samar bat azaleratu du: ez da antzematen kromosoma-atal antzekorik (Dobzhansky eta Tan, 1936). Bi espezie horiek gurutzatzen ez direnez, konparaketa ez da horien arteko hibrido batean egin, espezie puruetan baizik. Konparaketa horren kontrako arrazoi batzuk badaude, baina lortutako emaitza negatiboa ez doa Sturtevant eta Tanen (1937) aurka: homologotzat jotzen zituzten *D. pseudoobscuraren* kromosomak eta *D. melanogasterenak*. Drososofilen espezieetan kromosomak bereizteko faktore nagusia alderantzikatzet baldin badira, bi espezieren kromosomek gene berdina izan ditzakete, eta, hala ere, guztiz itxura ezberdina izan, azkenekoaren ordena izugarri aldatu delako.

KOKAPEN-EFEKTUAK

Banakoak, arrazak eta espezieak kromosoma-egituran bereiz daitezkeela ikusi dugu. Ezberdintasunak txikiak dira batzuetan, eta

ikaragarriak beste batzuetan, baina, era batekoak nahiz bestekoak azaltzeko, pentsatu behar dugu filogenian alderantzikatzek eta translokazioak gertatzen direla, bai eta murrizketak eta bikoizketak ere, ziur asko. Ezin da ukatu egin berri diren ikerketek bi arloak lotu dituztela: laborategian igarritako kromosoma-aberrazioak eta egoera basatian kromosoma-egituretan aurkitu diren bariazioak. Organismo batzuetan (adib. *Daturan*), ez da igartzen espezieen arteko kromosoma-ezberdintasunak arrazen artekoak baino handiagoak direnik, eta, horregatik, ez dirudi korrelaziorik dagoenik maila sistematikoaren eta kromosoma-bereizketaren artean. Ondorio hori ezin da ziurtasunez finkatu, ez behintzat mota guztietako aldaketa kromosomikoak hautemateko ditugun zailtasun teknikoak gainditu artean. Dena dela, aldaketa kromosomikoak eboluzioaren eragile nagusietako bat dira, dudarik gabe.

Alderantzikatzek eta translokazioak eboluzio-eragile gisa hain garrantzitsuak izatea paradoxikoa irudituko zaigu, beharbada. Izan ere, gene-ordena bakarrik aldatzen dute, ez gene-kopurua edo -kalitatea, eta, beraz, ez dute fenotipoan efekturik zertan izan. Onartu beharra dago oraindik ez dugula behar bezala ulertzen alderantzikatzek eta translokazioek zehazki zer zeregin duten. Halere, antzutasun hibridoko forma batzuk genesian eraginkorrak direla erakusten saiatuko gara IX. kapituluan, horrek garrantzi handia baitu eboluzioan. Hor esan behar da kokapen-efektuen aurkikuntzaren bidez jakin dugula kromosoma barruko gene-kokapena aldatzek ere ondorio fenotipikoak izan ditzakeela, ez bakarrik gene-mutazioek, gene-bikoizketek eta gene-galerek.

Genetika klasikoaren arabera, material hereditarioa, hau da, hozi-plasma, material ez-jarraitua da guztiz. Hozi-plasma partikula diskretuz (genez) osatutako materiala da. Geneak elkarren independentzat jotzen dira, nola herentzian, hala eboluzioan. Gene bakoitzak mutazio-aldaketak izan ditzake, edo alboko geneetatik banandu daiteke gaingurutzatuz edo kromosomak apurtuz, alboko geneetan eragirik izan gabe. Kromosoma, hortaz, saltxitxa moduko bat da, barruan geneen geruza-kopuru zehatz bat duena, ordena jakin baina ausazko batean antolatua. Saltxitxa barruko geruzak berrantolatzeak bakarrik ez du zertan eragin geruzen edo saltxitxaren ezaugarrietan.

Beraz, hozi-plasma ez-jarraitua edo partikulatua da, inongo zalantzarik gabe. Mendelen legeen ondorioa da hori; horrez gainera,

oinarrizko partikula hereditarioak edo geneak oso finkatuta daude, molekulak eta atomoak bezalaxe. Gero eta frogak gehiagok erakusten dute, ordea, geneak ez direla uste bezain independenteak eta sorgorrak aldamenekoen eraginaren aurrean; genearen egiturak eta kromosoman duen kokapenak zehazten baitute garapenean zer eragin izango duen gene horrek. Geneek kromosoma batean duten ordena lineala aldatzen bada, baliteke geneen kopuruak bere horretan jarraitzea, baina geneen funtzionamendua aldatu egingo da. Ikuspuntu horren oinarrian dagoen ebidentzia labur-labur azalduko dugu hemen. Auzi hori gaur egun zertan den zehatzago jakin nahi baduzu, ikus Dobzhansky (1936c, d).

*Drosophila melanogaster*en Bar gene mutanteak nahiko maiz eragiten ditu «mutazioak», muturrerago dagoen beste alelomorfo bat bihurtzeko (Bar bikoitz), edo jatorrizko anduibihurtzeko. Sturtevantek (1925) erakutsi du gene edo gene-talde jakin bat bikoizten edo galtzen delako sortzen direla «mutazio» horiek, eta Bridgesek (1936) eta Mullerrek, Prokofyevak eta Kossikov-ek (1936) erakutsi berri dute jatorrizko mutazioa ere —jatorrizko anduia Bar genedun bihurtzen duena— bikoizketa bat dela, gene asko hartzen dituen kromosoma-atal labur baten bikoizketa, hain zuzen. Jatorrizko anduiko kromosoma batean, gene horiek behin daude, Bar genea bi aldiz, eta Bar bikoitza hiru aldiz. Bar eta Bar bikoitz geneetan, kromosomako atal homologoak binaka doaz elkarren atzetik. Bar eta Bar bikoitz geneek omatidio-kopurua murrizten dute, eta, horren ondorioz, euliaren begi-tamaina txikiagotu egiten da jatorrizko anduiarekin alderatuta. Lehen esan dugun bezala, Bar bikoitz genea Bar genea baino muturrerago dago. Bar genearekiko homozigoto ziren eulien omatidio-kopurua eta Bar bikoitz genearekiko heterozigoto ziren eulien eta jatorrizko anduiaren omatidio-kopuruak konparatu zituen Sturtevant-ek (1925), eta lehenengoak azkenekoak baino begi handiagoak zituela ikusi zuen. Hortaz, Bar genearekiko homozigoto den euliak lau Bar gene ditu guztira; kromosoma bakoitzean bi. Bar bikoitz genearekiko heterozigoto den euliak ere lau Bar gene ditu; hiru Bar bikoitz genearen kromosoman, eta bat jatorrizko tipoaren kromosoman. Bi motatako euliek Bar geneen kopuru berdina dute, eta bakarrik bereizten dira gene horrek kromosometan duen kokapenean. Hortaz, kokapen-efektua da bi eulien fenotipoak berdin-berdinak ez izatearen arrazoi bakarra. Bar geneak kromosoma berean

badaude, indartu egiten dute batak bestearen eragina, kopuru bera kromosoma ezberdinetan egonda baino gehiago.

Drosophilaren kromosometako geneak berrantolatzen dituzten translokazioak, alderantzikatzeak eta beste aberrazio batzuk aztertzean, ikusi da ustekabeko efektuak eragiten dituztela sarritan. Translokazioak eta alderantzikatzeak hilgarriak izaten dira egoera homozigotoan, edo, bestela, aldaketa ikusgaiak eragiten dituzte eulien morfologian (Bridges, Muller, Dobzhansky, Patterson eta beste batzuk). Batzuetan, translokazioen eta alderantzikatzeen jokaerari erreparatuta, pentsa daiteke horiek sortzean gene batzuk mutatu egin direla. Kontua da translokazio edo alderantzikatze horiek gertatzean kromosomak apurtu edo berriz elkartu diren lekuetatik oso gertu gertatzen direla ustezko «mutazio» horiek. Adibidez, jatorrizko anduitik Bar genearen aleomorfoa sortzeko «mutazioa» ikusi du Dobzhanskyk, eta, mutazio hori gertatzearekin batera, kromosoma Bar locusetik hurbil apurtu da. Gaur egun uste da halakoak ez direla gene-mutazioak, geneen beraien egitura ez delako aldatzen; kokapen-efektuak direla uste da. Demagun *ABCD* eta *EFGHI* kromosomak translokatu eta *ABFE* eta *DCGHI* eratzen direla (4. irudia). *B* eta *C* nahiz *F* eta *G* ondoz ondo zeuden jatorrizko kromosometan, baina, kromosoma berrietan, oso aparte daude. *B* eta *F* nahiz *C* eta *G*, ostera, ez zeuden elkarren ondoan jatorrizko kromosometan, baina bai kromosoma berrietan. Gene baten funtzionamendua alboko geneen arabera baldin bada, lehengo alboko geneen ordeztu berriak jartzen direnean kokapen-efektuak sor daitezke, eta genea aldatu egin dela emango du, mutazio batek genearen egitura bera aldatu izan balu bezala.

Ez dugu irizpide soil bat kromosomak birsortzean gertatutako aldaketak benetako mutazioen ondoriozkoak diren edo kokapen-efektuen ondoriozkoak diren jakiteko. Aldaketa horietako batzuk kokapen-efektuek eragindakoak direla frogatu dute Dubininek eta Sidorov-ek (1935) esperimentu burutsu batzuen bidez. *Drosophila melanogasteren* translokazio batean bazirudien kromosomaren apurketa-puntuaren inguruko gene bat aldatuta zegoela. Gaingurutzaketaren ondorioz, kromosoma normal baten zati bat desagertu egin zen, eta, haren ordeztu, aldatuta zirudien genea zeraman translokazio-kromosoma jarri zen. Kromosoma apurtuan sartutako gene berriak lehen zegoen genearen propietateak hartu zituen berehala.

Drosofilaren atzetik, *Zea mays* organismoan aztertu dira translokazio eta alderantzizkatze gehien. Harritzekoa da orain arte artoan ez hauteman izatea kokapen-efekturik, drosofilan kasu asko jaso dira eta. Ez da behar bezalako azalpenik eman horri buruz, baina egia da landareetan nekez igartzen direla kokapen-efektu hilgarriak, ezabatu egiten baitira belaunaldi haploidean. Era berean, ez dakigu *Drosophila pseudoobscura* eta *D. miranda* espezieen arteko ezberdintasunak zein neurritan diren kokapen-efektuen ondorio; susmatu bakarrik egiten dugu. Espezie horietako gene-antolaketa guztiz ezberdinek eragingo dituzte, beharbada, eramaileen propietate morfologiko eta fisiologiko asko. Kokapen-efektuetan ikusten da gene-mutazioak eta aldaketa kromosomikoak ez direla beti hasieran ematen zuten bezain ezberdinak.

V

BARIAZIOA, POPULAZIO NATURALETAN

PREMISAK

Darwinek esan zuen bezala, eboluzioaren mekanismoak ulertzeko ahalegin koherentea egitekotan, bariazio hereditarioaren iturriak ikertu behar ditugu lehenbizi. Darwin auzi horren inguruko frogak biltzen saiatu zen batik bat. Bere buruari esaten zion bariazio hereditarioak beti daudela hor, espezie basatietan zein etxekotueta, nahiz eta etxekotueta gehiago egon batez beste. Baina ez zekien ez nola sortzen diren, ez zerk ematen dien itxura hori; eta ez zen hori aitortzeko beldur izan. Hasieran, forma etxekotueta janari gehiago izateak aldakortasuna areagotzen zuela pentsatu zuen, baina epe labur batean bakarrik. Laster ikusi zen ez zela hipotesi egokia, eta, beraz, zuzeneko aldakortasunaren printzipio lamarckarrera jo behar izan zuen berriro Darwinek.

Mende honetan, bariazio hereditarioaren jatorriaren auzia argitu dugu hein batean bada ere, genetika modernoaren metodoez baliatuz. Gaur egun, argi dago gene-mutazioak eta kromosomen egitura-eta kopuru-aldaketak direla bariazioaren eragile nagusiak. Fenomeno horien azterketak, nagusiki, laborategian eta laborategiko objektu gisa balio duten organismoetan bakarrik egin ahal izan dira. Hala ere, azterketa horiexek eman dituzte, zalantzarik gabe, egungo eboluzio-prozesu historikorako materialak. Izan ere, naturan dagoen aniztasun organikoa —banakoen, arrazen eta espezieen arteko diferentziak— gene-elementuen eta elementu kromosomikoen esperimentuak eginez azaldu daiteke, elementu horiek laborategian azaleratzen diren mutazioen eta aldaketa kromosomikoen antzekoak dira eta. Laborategiko eta naturako bariazioak antzekoak izan arren ezberdin sor daitezkeela esango du norbaitek. Kritika horren aurka gauza bat bakarrik esan daiteke: prozedura zientifiko onartuaren kontra doa ez dakizkigun kon-tuak gehitzeagatik gehitzea.

Aitortu beharra dugu ez dakigula mutazio bidezko aldaketa eta aldaketa kromosomiko horiek zehazki zerk eragiten dituen, baina hori ez doa aurreko adierazpen horien kontra. Izan ere, azken aldian X izpien bidez —eta beste eragile batzuen bidez ere bai agian— aldaketa horiek eragitea lortu bada ere, ez da argitu arbaso-gene baten eta mututako gene baten arteko ezberdintasuna zerk eragiten duen, ez eta ezberdintasun hori eta kromosoma-aberrazioak zer mekanismok sortzen dituzten ere. Horrenbestez, Darwin zegoen puntu berean gaude, alde batetik: bariazio hereditarioaren barne-barneko izaera ez dugu oraindik ezagutzen. Baina, beste alde batetik, Darwin baino askoz egoera hobean gaude, mutazio-prozesuaren ezaugarri batzuk bederen ezagutzen ditugulako —«mutazio-prozesua» terminoa zentzu zabalean hartuta—.

Bariazio hereditarioen jatorria, ordea, eboluzioaren mekanismoaren zati bat besterik ez da. Gene-mutazioak eta aldaketa kromosomikoak eragiten dituzten kausa fisiologikoak ondo ezagutuko bagenu ere, eta aldaketa horiek zer erritmotan agertzen diren jakingo bagenu ere, oraindik asko geratuko litzaiguke eboluzioari buruz ikasteko. Bariazio horiek eraikuntza-materialekin erka daitetze, baina material-hornidura mugagabea izateak soilik ez du ziurtatzen eraikina egingo denik. Mutazioaren inpaktuak aldakortasuna areagotzen du normalean. Mutazioak eta aldaketa kromosomikoak etengabe azaleratzen ari dira, abiadura mugatu batean, eta, ziur asko, organismo guztietan. Baina, naturan, ez dugu aurkitzen izaki bizidunen populazio aldakor bat bera ere denbora joan ahal gero eta aldakorrago bilakatzen denik. Mundu organikoa milioi bat espezie bereizi baino gehiagotan bananduta dago, eta horietako bakoitzak bere aldakortasun-hornidura mugatua du, gainerakoen ezberdina. Espeziea egoera batetik bestera aldatzea edo populazio aldakor bakar bat populazio bereizietan banatzea —hots, espezieen jatorria, hitzaren zentzu hertsian— eta bariazio hereditarioaren jatorria bi auzi ezberdin dira, jakina.

Bariazioaren jatorria auzi fisiologiko garbia da —eta fisiko-kimikoa azken analisian— eta espezieen jatorria azaltzeko teoria oren oinarrian dago. Alabaina, bariazio hereditarioa populazio batean jada gertatu denean eta ondo txertatuta dagoenean, beste era bateko faktoreek eragiten diote, mutazioak sortzen dituzten faktoreek ez, beste-

lakoek. Faktore horiek dira, besteak beste, hautespen naturala, hautespen artifiziala, organismo zehatz horri dagokion gurutzaketa-modua, ingurunearekiko eta inguru berean bizi diren beste organismoekiko lotura; azken batean, faktore fisiologikoak, fisikoak eta kimikoak. Hala ere, faktore horien arteko elkarrekintzek *sui generis* arauetara jarraitzen diete, hots, populazioen fisiologiari buruzko arauetara, ez banakoen fisiologiari buruzkoei. Populazioen fisiologiari buruzko arauak banakoen fisiologiari buruzko arauen mende daude, gizaki baten egitura bere atalen fisiologiaren mende dagoen bezalaxe.

Ezberdintasun horren garrantziaz ohartu ezean, okerreko ideia asko sortzen dira. Hala, genetikari egotzi izan zaio inguruneak eboluzioan duen garrantzia ukatzea, inongo zentzurik gabe. Genetikak esaten du ez dagoela frogarik mutazio-prozesuan zuzeneko moldaera gertatzen dela esateko; organismoak ez du aldaketa hereditarioak sortuz ingurunearen eskakizunei erantzuteko gaitasunik. Banakoetan, organismoaren beraren egiturak erabakitzen du nagusiki zer-nolako aldaketak sortu, eta, jakina, inguruneak parte hartu du egitura hori sortu duen prozesu historikoan. Baina prozesu historikoa (ikus Dubinin, 1931), hau da, bariazio hereditarioak arraza, espezie, genero eta beste elementu batzuk sortzea ingurunearen eta hautespen naturalaren arteko konbinazioaren eta gero aztertuko ditugun beste bide batzuen ondorioa da.

Lehenbailehen esan behar da, gaur egun, eboluzioaren teoriaren barruan, populazioen fisiologia jorratzen dela gutxien, nahiz eta atalik garrantzitsuena izango den seguru asko. Aske bizi diren populazioetan, mutazioak eta aldaketa kromosomikoak sortu eta populazioaren genotipoaren parte bihurtu ondoren, zer prozesu gertatzen diren ez dugu jakin luzaroan. Azken urteotan, ikertzaile batzuek —aipagarria Sewall Wright Chicagoko unibertsitateko irakaslea da— prozesu horien analisi matematikoa egin dute, eta erregulartasun batzuk ondorioztatu dituzte herentzia-mekanismo mendeldarraren ezaugarri ezagunetatik abiatuz. Ondorio matematiko horiek frogatzeko lan esperimentalik ez da egin oraindik, eta ez dago datu bakar bat ere arlo horretako konstante garrantzitsuenak ere finkatzeko. Hala eta guztiz ere, lan matematikoaren emaitzek berebiziko garrantzia dute aurrera egin nahi badugu, esperimentuetan zer arazori heldu behar diogun argitzen lagundu baitute.

HERENTZIA PARTIKULATUAREN TEORIA

Darwinek oinarritzat hartu zuen herentziaren ideia eta eboluzio-mekanismoen ikuspuntu moderno guztien oinarrian dagoena oso ezberdinak dira, herentzia partikulatuaren teoriaren eta herentzia nahasiaren teoriaren arteko antitesia baitira (Tschetwerikoff, 1926; Fisher, 1930). Gaur egun badakigu hozi-plasma partikula diskretuen, geneen, kopuru mugatu batek osatzen duela, eta geneek eutsi egiten dietela beren propietateei herentzia transmititzeko prozesuan. Mendelen lehen legearen arabera, ilar moreak zuriekin gurutzatu ondoren, F_2 belaunaldian arbasoen kolore bereko landareak agertzen dira, lore more eta zurikoak. Lore more eta zurien geneen arteko hibridaziorik ez da gertatzen; hau da, ez da arrosa- edo krema-koloreko lorarik agertzen, esaterako. Hibridoa edo heterozigotoa gurasoen tarteko zerbait denean ere, geneek ez dute elkar kutsatzen eta hibridoetatik berreskuratutako homozigotoak gurasoen arrazak bezalakoak dira. Kokapen-efektuen aurkikuntzak erakutsi du geneak ez direla hasieran uste zen bezain diskretuak eta bananduak, baina, hori hala izanda ere, berdin-berdin esan dezakegu hibridazioak ez dituela geneen arteko ezberdintasunak ezabatzen.

Herentzia nahasiaren ideia unibertsala zen Darwinen garaian, eta oraindik ere badago biologiaren leku ezkutu batzuetan; haren arabera, gurasoen hozi-plasmak nahasi egiten dira hibridoan. Arbasoen hozi-plasmen arteko aldea galdu edo hondatu egiten zen organismo hibridoan. Konparazio baterako, koloratzaile disolbagarriak uretan nahasten diren bezalaxe nahasten dira hozi-plasmak herentzia nahasiaren teoriaren arabera. Genotipo ezberdineko formak elkarrekin gurutzatzen direnean, populazio hibridoaren hozi-plasmak koloratzaile-disoluzio uniformeak izango du azkenean. Herentzia partikulatuaren teoriaren arabera, aldiz, material solidoz eginiko blokeak bezala dira geneak; bloke horiek elkarren ondoan jartzen dira hibridoan, baina elkar kutsatu gabe banantzen dira hozi-zelulak sortzeko prozesuan.

Ondorio ezberdinak ateratzen dira bi teorietatik. Hozi-plasmak koloratzailea urarekin nahasten den bezalaxe nahas badaitezke, sexu bidez ugaltzen den eta ausaz gurutzatzen den populazio bateko bariazio-kopuruak erdira jaitsi behar du belaunaldi bakoitzeko. Demagun populazio horrek aldakortasun handia duela hasieran; gero, ikusiko dugu aldakortasuna etengabe, azkar eta atzera egin gabe murrizten

dela, erabat homogeneo bilakatu arte. Ondorio horretatik ihes egiteko, aldakortasuna etengabe *de novo* garatzen dela pentsatu behar dugu, eta gurutzatzean galdutako proportzio berean, gutxienez. Ondorio horretara iritsi ziren Darwin eta haren gertueneko jarraitzaileak, herentzia nahasiaren teoriak ezinbestean hartaratuta. Gaur egun, horrek esan nahi du mutazio berriek maiztasun miragarri batez gertatu behar dutela, esperimentuetan urrutitik ere gertatu ez den maiztasun batez.

Hoziplasma partikulatua bada, berriz, ez dago halako zailtasunik; kasu horretan, maila nahiko konstantean eusten zaio aldakortasunari, baita formak elkarrekin gurutzatzen direnean ere. Dena den, behean erakutsiko dugun legez, herentzia partikulatuan ere murrizten da aldakortasuna; oso motel, ordea. Mutazio-tasa askoz txikiagoak aski izango dira aldakortasuna areagotzeko eta materialak eboluziorako prestatzeko, apenas behar baita mutazio bidezko aldaketa berririk aldakortasunari eusteko. Geneen nahiz kromosoma-egituren bariazioetarako balio du ondorio horrek. Herentzia zitoplasmatikoan bakarrik egon daiteke, egotekotan, herentzia nahasira hurbiltzen den zerbait, baina gutxi dakigu horretaz ondorio segururik ateratzeko. Herentzia nahasiaren teoria zaharkituta gelditu zenean, desagertu egin zen eboluzioari buruzko pentsaeran aurrera egiteko zegoen oztopo handienetako bat.

Bi ideia hauek bereizi egin behar dira, noski: faktore hereditarioak nahastea, alde batetik, eta, bestetik, gene ezberdin asko dituzten forma-talde diskretuek diskretu izateari uztea elkarrekin askatasunez gurutzatuz gero. Geneak modu askean antolatzen direnez (Mendelen bigarren legea), bi talde gurutzatutakoan populazio bakar bat sortuko da, eta horko banakoek arbasoen karaktereen konbinazio guztiak izango dituzte. Gurutzatzean bariazioak ez dira gutxitzen, gehitu baizik, baina talde diskretu izandakoek talde gisa zituzten ezberdintasunak ezabatu egiten dira (ikus VIII. kapitulua).

HARDYREN FORMULA ETA OREKA GENETIKOA

Demagun gene bakar batean bereizten diren banako homozigotoen (*AA* eta *aa*) kopuru jakin bat okupatu gabeko lurralde batean (uharte batean, adibidez) jartzen ditugula, eta hantxe uzten ditugula gurutzatzen hainbat belaunalditan, etorkin berririk sartu gabe. Ausaz gurutzatzen badira, hau da, *AA* genotipoko banakoak *AA*-koekin nahiz

aa-koekin berdin-berdin gurutzatzen badira, hurrengo belaunaldian populazioaren erdia heterozigotoa (*Aa*) izango da, laurdena mota bateko homozigotoa eta beste laurdena beste motakoa. Hortaz, maiztasun hauek izango dituzte populazioko genotipoek: *1AA: 2Aa: 1aa*. Hiru genotipoetan ez badago bakar bat besteek baino bizirauteko abantaila gehiago duenik, eta, ausaz gurutzatzen jarraitzen badute, proportzio bera agertuko da (*1AA:2Aa:1aa*) bigarren eta hurrengo belaunaldietan.

Hardyk erakutsi duenez (1908), populazio bateko gene ezberdinen maiztasun erlatiboak konstanteak dira, hasierako maiztasunen balio absolutuak dena delakoak izanda ere. *AA* eta *aa* banakoak, hurrenez hurren, q and $1-q$ proportzioetan nahasten badira, populazio hau egongo da bigarren belaunaldian eta hurrengo guztietan:

$$q^2 AA : 2q(1-q) Aa : (1-q)^2 aa$$

Formula horrek deskribatzen du sexu bidez ugaltzen den eta ausaz gurutzatzen den populazio baten oreka nolakoa den, genotipoak hautespenarekiko baliokide direnean. Populazioa ez bada ausaz gurutzatzen, homozigotoen eta heterozigotoen maiztasun erlatiboak aldatu egingo dira, baina $qA:(1-q)a$ gene-maiztasunek konstante izaten jarraituko dute. Adibidez, autoernalketa gertatzen bada edo genotipo bakoitzaren eramaileek beren motakoekin gurutzatzeko joera badute, *AA* eta *aa* homozigotoen maiztasun erlatiboek gora egingo dute, eta *Aa* heterozigotoen maiztasunek, behera. Hautespena dela-eta genotipo batzuek besteek baino aukera gehiago badituzte bizirauteko eta gurutzatzeko, q eta $1-q$ balioak aldatu egiten dira. Hautespenaren indarra eta eragiteko modua nolakoak, halakoak izango dira aldaketa horien noranzkoa, eragin-eremua eta abiada. Arazo horiek matematikoki aztertu dituzte Haldane-k (1924-1932), Fisher-ek (1930) eta beste batzuek.

Hardyren formula garrantzitsua da, erakusten duelako aldakortasun hereditarioak, behin gertatu ondoren, konstante jarraitzen duela automatikoki populazioan, eta gurutzaketek ez dutela berdintzeraino murrizten. Dagoeneko esan dugun moduan, ondorio hori herentzia partikulatuaren teorian oinarritzen da, ez herentzia nahasiarenean. Oreka genetikoari eusteko faktorea kontserbadorea da, ez aurrerakoaia. Eboluzioa oreka horren aldaketa da, funtsean. Oreka aldatzen duten eragileak naturan badaudela erakutsiko dugu orain. Eragile horietako bakoitzari kontrako zeinuko beste bat jartzen zaio aurrez aurre, eta,

hala, oreka berreskuratzen da. Populazio bizidun bat kontrako indarren presiopean dago beti; talde batek besteari aurea hartzen dionean aldi baterako, eboluzioa gertatzen da.

MUTAZIOA ETA OREKA GENETIKOA

Mutazioaren presioak —terminoaren adiera zabalean, gene-mutazioek eta aldaketa kromosomikoek— Hardyren formulako q -ren balioa alda dezake, hots, gene edo kromosoma-egitura batek populazio batean duen maiztasuna. A gene edo kromosoma-egituratik a -rako aldaketa proportzio finitu batean gertatzen bada, q eta $1-q$ maiztasunek horren arabera aldatu behar dute. Demagun $A \rightarrow a$ noranzkoko mutazioa u -ren proportzio berean gertatzen dela; populazioan A -k duen maiztasuna aldatu egingo da: $\Delta q = -uq$ (A -ren maiztasuna da q). $A \rightarrow a$ noranzkoko mutazioaren kontrako faktorerik ez badago, populazioak a homozigotoa izango du azkenean.

Mutazioa itzulgarria bada, $A \rightarrow a$ noranzkoko aldaketak $a \rightarrow A$ aldaketa izango du aurka. Mutazio itzuliaren proportzioa v -ren berdina bada, A -ren maiztasuna honela aldatuko da: $\Delta q = -uq + v(1-q)$. $\Delta q = 0$ aldaketa gertatzen denean, oreka lortuko da, jakina. Hortaz, haxe da elkarren aurkako bi mutazio-tasek ezarritako oreka-balioa: $q = v / u + v$. Demagun $A \rightarrow a$ mutazioaren proportzioa belaunaldiko milioi bat gametotik bat dela ($u = 0,000001$), eta $a \rightarrow A$ mutazioarena $v = 0,0000005$ dela. Orduan, q -ren oreka-balioa $0,33$ izango da, hau da, kromosomen % $33k$ A genea izango du, eta % $67k$, a genea. Bi noranzkoetarako mutazioak antzekoak badira ($v = u$), q -ren nahiz $1-q$ -ren oreka-balioa berdina izango da, noski ($0,5$). Populazio homogeneo batean, mutazioaren presioak handitu egingo du aldakortasun hereditarioa, harik eta gene guztiek kontrako mutazio-tasek finkatutako oreka-balioak lortzen dituzten arte. Populazioa neurrigabea bada, aldakortasun-maila horrek bere horretan jarraituko du (Hardyren formulak erakusten duen eran) eragileren batek aldatzen duen arte.

Jabetu behar dugu mutazioak beti handitzen duela aldakortasuna, baita mutazio bidezko aldaketak organismoaren kalterakoak eta, ondorioz, hautespen naturalaren kontrakoak direnean ere. Eta are gehiago mutazio bidezko aldaketak arbasoaren egoerarekiko azpirakorak direnean; halakoak dira espezie askotan azaleratzen diren gehienak. Aa heterozigotoa (a bizigaitasuna murrizten duen gene mutantea

izanik) *AA* homozigoto arbasoa bezain bizigaia bada, *a* genearen maiztasuna areagotu egingo da, harik eta populazioan *Aa* banako mordoa agertzen diren arte; orduan, elkarrekin gurutzatzeko aukera asko izango dituztenez, *aa* homozigotoak sortuko dira. *aa* egoera kaltegarria bada, *aa* banakoak baztertu egingo dira, eta *a* gene mutantea ez da hainbeste hedatuko populazioan.

Hori ez da teoriarik gerta daitekeen zerbait bakarrik. Naturan gertatzen den benetako prozesu bat da, drosofilaren populazio basatien azterketa genetikoaren emaitzek frogatzen duten moduan (III. eta IV. kapituluak). Aske bizi diren drosofila-populazioek, kanpotik uniformeak diruditen arren, bariazio kromosomiko nahiz gene mutante azpirakor mordoa izaten dituzte. Aldaketa kromosomikoek ez dute eraginik bizigaitasunean, edo hala dirudi, behintzat, Sturtevantek eta Dobzhanskyk aztertutako *Drosophila pseudoobscuraren* anduietan; gene mutante azpirakor asko, aldiz, hilgarriak dira homozigoto direnean. Guztiz hilgarriak ez diren gene mutanteetan, gehienak edo handienak kaltegarriak dira nabarmen. Mutante horien efektu kaltegarriak laborategi-kondizioetan frogatu daitezke, eta, gene mutante horiekiko homozigoto diren banakoak oso urriak direnez naturan, ondorioztatu daiteke egoera basatian ere kaltegarriak direla. Eta, hala ere, espeziea «belakia bezalakoa» da, Tschetwerikoff-en metafora laburra erabiliz (1926); agertzen diren mutazioak zein aldaketa kromosomikoak xurgatzen ditu, eta, pixkanaka, aldakuntza asko pilatzen ditu, egoera heterozigotoan ezkututzen badira ere.

Populazioaren genotipoan aldaketa germinalak pilatzearen garrantzia aztertzea ez da lan erraza. Itxura batera, espezie baten hoizplasma efektu kaltegarriak gene mutantez betetzea prozesu suntsitzailea da, genotipoa hondatzen, espeziearen bizitza mehatxatzen eta, azkenean, espeziea desagerrarazten duelako. Jeremias eugenetikoen amesgaizto bat jartzen digute beti muturren aurrean: giza populazioak homozigoto direnean efektu patologikoak dituzten gene azpirakorak pilatzen ditu. Augurio txarreko profeta horiek ez dakite, antza, naturako espezie basatia inguru artifizialean bizi den gizakiaren egoera berean dagoela alde horretatik, eta, hala ere, ez dela desagertu planeta honetatik. Aldarrikapen eskatologikoak egiten dira hautespen naturalak giza populazioan huts egin duela esanez, baina sinesmen politikoetan oinarritzen dira aurkikuntza zientifikoetan baino gehiago.

Beste ikuspuntu batetik begiratuta, populazioaren genotipoan aldaketa germinalak pilatzea beharrezkoa da epe luzera, espezieak eboluzionatzeko gai izaten jarraitu behar badu. Adaptazio-prozesua organismoaren eta bere ingurunearen arteko etengabeko gatazkatzat hartu behar da. Ingurunea etengabe ari da aldatzen, eta, aldaketa motel nahiz katastrofikoak direla bide, lehengo belaunaldien genotipoa ez dago jada bizirauteko prestatua. Bietako bat gertatuko da: espeziea desagertu edo genotipoa berrantolatu. Genotipoa aldatzeko, ordea, mutazio batek edo batzuek gertatu behar dute. Baina organismoek ezin dituzte mutazio onuragarriak behar dituzten unean eta lekuan bakarrik sortu, eta ingurune aldakorren premiei nahita erantzun; natura ez da gaitasun hori emateko bezain ona. Mutazioak ausazko aldaketak dira. Horregatik, espezieak aldakortasun ezkutua, potentziala, izan behar du une oro. Espezieak era askotako aldaerak izango ditu gordeta: egoera bakar batean ere erabilgarri izango ez direnak, egoera jakin batean erabilgarri izango direnak —nahiz eta egoera hori inoiz ez gertatu— eta sortu zirenean neutralak edo kaltegarriak zirenak baina gerora erabilgarri izango direnak.

Nabarmendu dugu jada (II. kapitulua) kondizio jakin batzuetan kaltegarriak diren mutazio bidezko aldaketak onuragarriak izan daitezkeela aldatutako ingurune batean. Banaka bizigaitasuna gutxitzen duten mutazioek, beste batzuekin elkartzean, kontrako efektua eragin dezakete. Gogoan izan behar dugu hautespenak ez duela mutazio bereizietan eta gene bereizietan eragiten, gene-multzoetan, genotipoetan eta haiek sortutako fenotipoetan baizik (Wright, 1931a, 1932). Ingurune batean aldaketa bat gertatzen denean, ingurura ezin hobeto moldatuta zegoen espezie bat desagertu egin daiteke premia-kasuetarako aldakortasun hereditarioik ez badu. Eboluzionatzeko malgua izateko, mutazio kaltegarriek etengabe hil behar dituzte banako batzuk; ez dago beste biderik. Baina gaia zientifikoki landu nahi badugu, albo batera utzi behar ditugu naturaren akats horri buruzko kexak.

ALDAKORTASUNAREN BARREIADURA

Mutazioek eta aldaketa kromosomikoek etengabe areagotzen dituzte bariazio hereditarioak. Demagun populazio handi eta mugagabe bat dugula, hautespenak eta ingurune aldaketek eragiten ez diotena. Aldakuntzak pilatu eta pilatu, eta, azkenean, gene bakoitzak

hainbat alelomorfo izango ditu, eta kromosoma bakoitzak hainbat egitura-aldaera. Alelomorfo edo aldaera bakoitzaren oreka-maiztasuna mutazio-tasek bakarrik finkatuko lukete, lehen ateratako formula honen arabera: $q = v / u + v$. Era horretako populazioak alegiazkoak dira; ez daude naturan. Halakorik balego, eboluzioa gelditu egingo litzateke gene- eta kromosoma-egitura bakoitzaren oreka genetikoak lortu bezain azkar. Izatez, hautespen naturalak aldaera kaltegarri guztietatik aske uzten du populazio-genotipoa. Baina aske bizi diren populazioen dinamika ulertu nahi badugu, hautespenaz gain beste eragileren bat dagoela pentsatu behar dugu; izan ere, zerbaitek bariazio hereditarioaren hornidura murrizten du —balio adaptatiboa dena delakoa izanda ere—, eta, hala, mutazio-presioaren kontra egiten du. Ugalketa-prozesuko aldakortasunaren barreiadura da eragile hori. Horren garrantzia ia oharkabean pasatu zaie eboluzionista gehienei.

Gauzak argitze aldera, alegiazko populazio jakin bateko kondizioak aztertuz ekingo diogu bizigaitasunaren barreiadura aztertzeari. Dubinini eta Romaschoff-i jarraituz (1932), demagun populazio bateko banako-kopurua berdina dela belaunaldiz belaunaldi, eta guraso-bikote bakoitzak bi seme-alaba baino ez dituela izaten; ume guztiak iristen direla helduarora eta gurasoak ordeztzen dituztela hurrengo ugalgaraia hasi baino lehen. *A* genetik *a*-rako mutazioak *Aa* banako bakarra sortzen du. Banako horrek normal batekin gurutzatu behar du: *Aa* x *AA*. Gurutzaketa horretatik ateratako belaunaldia *IAa:IAA* izatea espero da, baina probabilitate hauek daude: % 25ekoa, sortutako bi banakoak *AA* izateko; % 25ekoa, biak *Aa* izateko; eta % 50ekoa, bata *AA* eta bestea *Aa* izateko. Hardyren formularen arabera, *a* gene agertu berriaren populazioko maiztasunak konstante jarraitu behar luke. Baina ez da beti hala; kasuen % 25ean ez da *Aa* banakorik izaten hurrengo belaunaldian, eta, beraz, *a* gene mutantea galdu egiten da betiko. Mutazioa lehen belaunaldian galtzen ez bada, hurrengo belaunaldietan desagertzeko arriskuan egongo da. Mutante batzuk galarazten dituen mekanismo horrexek maiztasuna bikoizten die beste batzuei. Baina mutazioa galtzen denean betiko izaten denez, mutante batzuk —bai kaltegarriak, bai onuragarriak— inoiz ez dira populazioan finkatzen eta galdu egiten dira espeziean.

Aldakortasun hereditarioa galtzearen prozesu horixe beste era batera frogatu daiteke. Demagun gene bakoitza behin duen populazio

bat dugula; hau da, banako bakoitzak bi alelomorfo ezberdin daramatzala, eta populazio bereko beste inork ez dituela berdinak. Ugalketa-sistema goiko adibidean bezalakoxea bada (guraso-bikote bakoitzeko bi ume), alelomorfoen % 25 galdu egingo da hurrengo belaunaldian, eta alelomorfoen % 25 bi aldiz agertuko dira; maiztasun bikoitza izango dute, alegia. Alelomorfo batzuk galduz eta beste batzuk bikoiztuz joango dira hainbat belaunalditan, harik eta populazioa alelomorfo batetikiko homozigoto bilakatu eta gainerako alelomorfoak galtzen dituen arte.

Populazio horren eredu gisa 100 puxtarri zituen ontzi bat erabili zuten Dubininek eta Romaschoffek (1932); puxtarri horietako bakoitzak zenbaki bat zuen, gainerakoen ezberdina. Ugalketa-prozesuak populazio horretan lituzkeen emaitzak imitatze aldera, ontzitik 25 puxtarri ausaz hartu eta baztertu egin zituzten. Beste 25 puxtarri atera zituzten, eta, horietako bakoitzaren ordeaz, zenbaki bereko bi puxtarri sartu zituzten ontzian. Hortaz, puxtarrien kopuru totala (100) berreskuratu zuten. Ugaldutako belaunaldi bat erakusten zuen horrek: 25 «alelomorfo» baztertuta eta beste 25 bikoiztuta. Eragiketa horixe hainbat aldiz eginez, «populazioaren» aldakortasuna etengabe murriztuz zihoala ikusi zuten Dubininek eta Romaschoffek. Ontzian gero eta zenbaki gutxiago geldituz zihoazen, baina gelditzen ziren zenbaki batzuek puxtarri asko zituzten. Azkenik, puxtarri guztiek zenbaki bera zuten, hots, «populazioa» homogeen bilakatu zen. Dubininek and Romaschoffek eginiko hamar esperimentuetan ikusi zuten «homozigototasun» osoa lortzeko 108-465 belaunaldi behar zirela, eta alelomorfo irabazle bakoitzak zenbaki ezberdina zuela, espero bezala.

Esperimentu horiek irudikatzen duten ideia Hagedoorn-ek eta Hagedoorn-ek eman zuten lehenengoz (1921), eta, gero, sakon eta banaka landu zuten Fisherrek (1928, 1930, 1931), Dubininek (1931), Romaschoffek (1931), Dubininek eta Romaschoffek (1932), eta, bereziki, Wright-ek (1921, 1930, 1931a, b, 1932, 1934, 1935). Hardyren formula populazio neurrigabe idealetan erabiltzekoa da, eta q eta $1-q$ gene-maiztasunak zerotik edo batasunetik hurbilegi ez daudenean bakarrik. Berez, populazio bizidunek ez dute izaten ausaz gurutzatzen diren banakoen kopuru mugagaberik, eta gene-maiztasunak oso txikiak eta oso handiak izan daitezke. Hardyren formulak egoera ideala deskribatzen du, eta populazio mugatuetako gene-maiztasunak ausaz

aldatuko dira. Baina ausazko bariazio horiek $q = 0$ edo $q = 1$ balioetara iristen diren bezain azkar, gene-alelomorfo jakin bat galdu egiten da populazio-genotipoan. Populazio mugatu batek aldakortasun hereditarioa galduz joan behar du bere kasa, eta genetikoki guztiz uniformeazatera iritsi behar du noizbait.

12. TAULA

BANAKO BAKAR BATEAN AGERTUTAKO MUTAZIOAK DESAGERTZEKO
ETA BIZIRAUTEKO DITUEN PROBABILITATEAK (*Fisherren arabera*)

	DESAGERTZEKO PROBABILITATEA		BIZIRAUTEKO PROBABILITATEA	
	Abantailarik ez	% 1eko abantaila	Abantailarik ez	% 1eko abantaila
1	0,3679	0,3642	0,6321	0,6358
3	0,6259	0,6197	0,3741	0,3803
7	0,7905	0,7825	0,2095	0,2175
15	0,8873	0,8783	0,1127	0,1217
31	0,9411	0,9313	0,0589	0,0687
63	0,9698	0,9591	0,0302	0,0409
127	0,9847	0,9729	0,0153	0,0271
Muga	1,0000	0,9803	0,0000	0,0197

Horren arabera, ez da mutazio berririk gertatzen.

Dubininek eta Romaschoffek asmatutako populazio-ereduak artifizialeki dira, eta aldatu egin behar dira populazio naturaletan dauden kondizioetara hobeto egokitzeko. Hasteko, sexu bidez ugaltzen den guraso-bikote batek bi ume baino gehiago izan ditzake beti. Populazio-tamainak belaunaldiz belaunaldi nahiko konstante jarraitzen du. Horrek esan nahi du ume gehienak hil egiten direla haien ugalgaraia heldu baino lehen. Fisherrek (1930) eta Wrightek (1931a) matematikoki aztertu dute populazio horietan bakarrik agertzen diren mutanteak (eta ia mutante guztiak banako bakarretan agertzen dira) populazioan geratzen diren edo galtzen diren. Fisherrek taula honetan laburbildu ditu emaitzak (12. taula).

Mutazio bidezko aldaketa eramaileari hautespen-abantailarik eman ezean, 10.000 mutanteetatik 153k bakarrik saihestuko dute desagertzea 127 belaunaldi igaro ondoren. Hautespen-abantaila % 1 bada, mutazio onuragarriek antzeko patua izango dute, baina, hala ere, 10.000tik 271k jarraituko dute, ez 153k. Populazio naturaletan

agertzen diren mutazio gehienak galdu egiten dira sortu eta belaunaldi batzuetara, organismoarentzat neutralak nahiz kaltegarriak nahiz onuragarriak izan. Irauten duten mutazioak «zorionekoak» dira eta ugaritu egin daitezke galdu beharrean. Hala ere, esperimentuetatik dakigunez, mutazio horietako gehienek kalte handia eragiten diote organismoari normalean bizi den ingurune-kondizioetan.

Wrightek arazo horrexen ikuspegi orokorragoa aztertu du. Hardyren proportzioak $-q^2 : 1q(x-q) : (1-q)^2$ populazio baten egoera arrunta deskribatzen du. Gene baten bi alelomorfo, A eta a , kopuru berdinetan badaude ($q - 1-q = 0,5$) hasierako populazioan, maiztasunak gora eta behera ibiliko dira hurrengo belaunaldietan, batezbestekoa 0,5 inguruan egongo bada ere. Wrightek erakutsi du gorabehera horiek emaitza zinez esanguratsuak eman ditzaketela, gainetik begiratuta ordenarik eta loturarik gabeko gertaerak diruditen arren. Izan ere, q -ren balioek 0 eta 1 artean dirauten bitartean, gorabeherak itzulgarriak dira funtsean, baina, azken balioak lortu bezain pronto, aldaketa itzulezina izango da: bi alelomorfoetako bat galdu egin da, eta bestea, berriz, finkatu; hots, populazioa homozigoto bihurtu da lehen alelomorfoarekiko. Beraz, hautespenik gabe ere berdin finkatu edo gal daiteke gene bat populazioan, herentzia mendeldarraren mekanismoen propietateek bakarrik eraginda. Egia esan, behean ikusten den eran, hautespen naturalaren kontra ere gerta daitezke gertaera horiek; kontrako efektu arinak sortzen dituzten geneak finkatu egin daitezke, eta onuragarriagoak direnak galdu.

Populazio biziduneko emaitzak Hardyren formulatik ondorioztatutako iraunkortasunetik zenbat desbideratzen den ikusita, esan daiteke desbideratze horrek alderantzizko korrelazioa duela populazioan ugal daitezkeen banakoen kopuru absolutuarekiko (N ikurrak «populazioaren banako-kopurua» adierazten du). Wrightek honela definitzen du populazioaren banako-kopurua (1931, 110-111. or.): «Belaunaldi batek sortutako gameto guztietatik bi lagin ausaz hartzen baditugu (N esperma eta N obulu), N ugaltzen den populazioari dagokio noski, eta ez adin guztietako banakoen kopuruari. Populazioak gorabehera handiak baldin baditu, N askoz hurbilago dago gutxieneko kopurutik gehieneko kopurutik baino. Ar eta eme helduen kopuruaren artean alde handia baldin badago, hurbilago dago kopuru txikienetik handienetik baino».

Populazioa zenbat eta handiagoa izan, ugalketen emaitzak hainbat eta hurbilago egongo dira Hardyren formulak aldarrikatutako gene-maiztasunen iraunkortasunetik. Eta populazioa zenbat eta txikiagoa izan, hainbat eta azkarrago galduko du aldakortasuna eta lortuko du amaierako uniformetasun genetikoa. Populazioaren banako-kopurua (N) garrantzitsua da, ugaltze-adinean dauden N banakoen populazioan $\frac{1}{2} N$ gene finkatzen edo galtzen direlako belaunaldi bakoitzean, Wrightek nabarmentzen duen moduan. Demagun populazio batean gene askok bina alelomorfo dituztela, hautespenarekiko berdinak; eta alelomorfo bakoitzaren hasierako maiztasuna % 50 dela ($q = 0,5$). Mutaziorik gertatzen ez bada, alelomorfo ezberdinen maiztasunek % 50etik gora eta behera egingo dute hurrengo belaunaldietan, hau da, batzuk ugariagoak eta beste batzuk urriagoak bilakatuko dira zoriz. Lehenago edo geroago % 0tik % 100erako gene-maiztasunak kopuru berdinerira iritsiko dira, eta geneen $\frac{1}{4} N$ finkatu egingo da eta beste $\frac{1}{4}$ galdu egingo da belaunaldi bakoitzean, lehen adierazi bezala (15. irudia). Pixkanaka, aldakortasun hereditarioaren hornidura agortu egiten da, ezinbestean. Wrighten formula honek deskribatzen du prozesua:

$$L_T = L_0 e^{-T/2N}$$

Ugalketaren hasierako belaunaldian eta T belaunaldian finkatu gabe dauden geneen kopuruak dira, hurrenez hurren, L_0 eta L_T ; populazioaren banako-kopurua da N , eta logaritmo naturalen oinarria, e .

Dubininek and Romaschoffek (1932) populazioaren banako-kopuruaren garrantzia azaldu dute bi eratako esperimentuak eginez puxtarriekin. Esperimentu batzuetan, ehun puxtarriko ontziak erabili zituzten, eta, beste batzuetan, hamarrekoak. Lehenengo esperimentuetan azkenekoetan baino «belaunaldi» gehiago behar izan ziren «populazioaren» uniformetasun osoa lortzeko (108tik 465 «belaunalditara» bitartean ehun puxtarrikoan, eta 14tik 51 «belaunalditara» bitarte hamar puxtarrikoan).

MUTAZIOA, TAMAINA EZBERDINEKO POPULAZIOETAN

Mutazioaren presioa eta aldakortasunaren barreiadura elkarren kontrako bi prozesu dira: lehenengoak aniztasun genetikoa areagotzen du, eta bigarrenak uniformeago egiten ditu populazioak. Gauzak argiago ikusteko, prozesu horietako bakoitzaren eragina bere aldetik hartu

behar izan genuen, hau da, jo behar izan genuen populazio bakoitzean ez zela bi prozesuetako bat gertatzen; beraz, populazio abstraktuak aztertu genituen. Mutazioak organismo guztietan gertatzen dira ziur asko, baina proportzio ezberdinetan. Mutazio-presioaren eta aldakortasunaren barriaduraren arteko elkarrekintzek arazo matematikoak sortzen dituzte (Wrightek aztertu ditu, 1931a, 1932).

Populazio handi-handietan aldakortasuna barreiatzea ez da eraginkorra, argi dago. Hautespenik ez badago, alelomorfo jakin batetik bestera (eta alderantziz) gertatutako mutazioen aurkako tasek zehazten dituzte gene-maiztasunak. Alelomorfo bakoitzak, azkenean, bere oreka-maiztasuna lortzen du, eta konstante eusten dio, bariazio txiki batzuk gorabehera. Populazio txiki-txikietan, aldiz, gene-maiztasunak ez daude mutazio-tasen menpe, azken horiek oso handiak ez badira behintzat. Horrek esan nahi du gene bakoitzeko alelomorfo batek gainerako guztiak ordeztu dituela halabeharrez, eta finkatu egiten dela; alegia, ia populazio osoa harekiko homozigoto bihurtzen dela. Tarteko tamainako populazioetan dago askatasunik handiena. Gene-alelomorfo batzuk galdu edo finkatu egiten dira ausaz; beste batzuek gorabehera handiak dituzte maiztasunean, eta balio modalak mutazio-tasek zehaztutakora hurbiltzen dira.

Wrighten ustez, populazioa tamaina ezberdineko kolonia bakartu askotan bananduta dagoen espezieetan gerta daiteke hori, oztupo naturalak edo beste eragile batzuk direla-eta banakoak kolonia batetik bestera joan ezin direnean. Orain erakutsiko dugun moduan, egoera hori ez da alegiazkoa, inondik ere; aitzitik, oso ohikoa da naturan. Denbora joan ahala, espezie horren tokiko arraza asko bereiziz joango dira hainbat generen maiztasunetan. Kolonia bakartuen populazioek antzeko osaera genetikoa dutela pentsa daiteke. Kolonia batzuek, handiek batez ere, ia aldatu gabe gordeko dute arbaso-populazioaren osaketa. Ugaltze-populazio oso txikiak dituen kolonia bakoitza berehala bilakatuko da genetikoki uniforme, aldakortasun hereditarioa agortu egingo zaio eta. Kontuan hartu behar dugu kolonia ezberdinetan gene ezberdinak galdu eta finkatuko direla, eta hori halabeharrez gertatuko dela, lehen esan dugun moduan. Horrenbestez, kolonia batzuk behintzat besteengandik genetikoki ezberdin bilakatuko dira, eta, hala, tokiko arrazak sortuko dira. Azkenik, tarteko tamaina bateko populazioak dituzten koloniak elkarrengandik eta arbaso-populazioarengandik

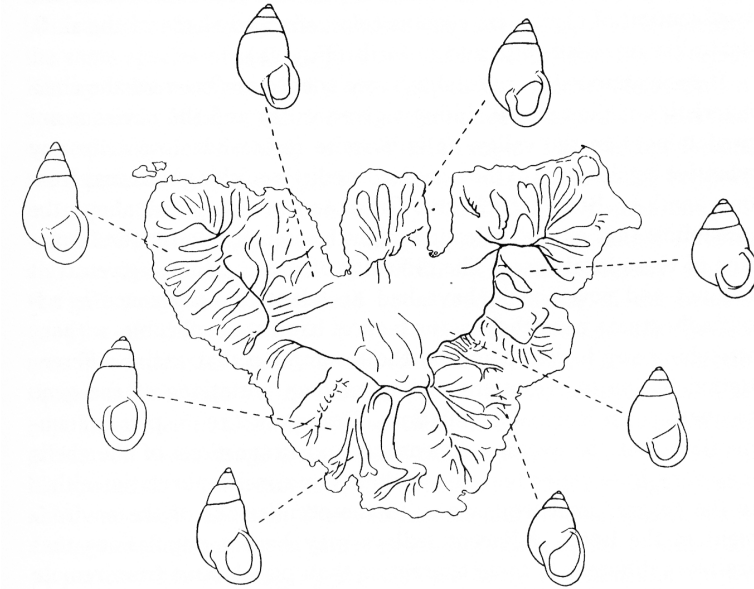
ezberdin bilakatuko dira, baina aldakortasun hereditarioaren hornidura ez zaie txikiei bezain azkar agortuko. Esan nahi baita, tarteko tamainako koloniek eboluzio-malgutasunaren zati bat izaten jarraituko dute, eta kolonia txikiek guztia galduko dute. Wrightek erakutsi duenez, aldakortasun gehiegi galdu gabe tokiko arrazak nahiko azkar bereizteko aukera ematen duen populazio-tamaina ertaina zera da: $4Nu$ eta $4Nv$ osagaiak unitatetik gertu dituenak. Ondorioz, 1:10.000 edo 1:100.000 ordenako mutazio-tasak esan nahi du ugaltzen den populazioak milaka edo hamar milaka banako dituela.

Oso ondorio garrantzitsua ateratzen da hortik: espezie bat tokiko arrazetan edo beste batzuetan bereiz daiteke hautespen naturalak parte hartu gabe. Espeziea populazio bakartuetan azpibanatzea eta behar adina belaunaldi (populazioaren tamainaren arabera) pasatzen uztea aski da arrazak eratzeke. Ez pentsatu hori esatean hautespen naturalaren garrantziari uko egiten diogunik. Horrekin esan nahi du arraza-bereizketa ez dutela ezinbestean, eta beti, hautespenaren efektuek eragiten. Hurrengo kapituluan azalduko ditugu hautespenaren, migrazioaren eta bakartzearen zereginak. Bakartzearen zeregin genetikoa erakusten duten gertaera batzuk aipatu besterik ez dugu egingo orain.

Biologiari buruzko literatura deskriptiboan behin eta berriro ageri diren iritziak erabilgarriak izan daitezke bakartzeak arraza-bereizkuntzan duen garrantzia argitzeko. Adibide batzuk aski izango dira. Lurreko barraskiloen espezieak, mugitzeko baliabide gutxi dituztenez, oso erraz azpibanatzen dira kolonietan, eta banakoak gutxitan igarotzen dira kolonia batetik bestera. Hegoaldeko itsasoetan uharte bolkaniko asko daude, eta, haietan, oso kondizio egokiak sortzen dira koloniak ondo bakartzeko.

Uharte horietako gehienek sumendia dute erdian, eta haren aldapa pikoek pitzadura sakonak dituzte, ibarrak. Ibar horiek itsasoraino heltzen dira, eta tontor estu samarrez bereizita daude. Ibarretan bizi diren barraskilo-espezieek aniztasun ikaragarria dute tokiko arrazetan, hala nola Gulick-ek (1905) Hawaiiiko uharteetan aztertutako *Achatinella* generokoek eta Crampton-ek (1916, 1932) Tahitin eta Moorean aztertutako *Partula* generokoek. Arrazetan azpibanatuta ez dauden espezieek oso banaketa estua dute eta ibar bakar batean edo ibar bateko zati bakar batean daude. Horietako bat da *Partula tohiviana*;

espezie hori nahiko ohikoa da Moorea uharteko ibar batean, 350 metroko zabalera eta kilometro batzuetako luzera duen eremuan (Crampton, 1932). Gehiago zabaldutako espezieetan, ondoz ondoko ibarren multzo bakoitzean edo ibar bakoitzean edo ibar-zati bakoitzean arraza bat bizi da, beste arrazengandik ezaugarri ezberdinak dituen: maskorraren kolorea, tamaina eta forma, eskuineranzkoa edo ezkereranzkoa den eta abar (14. irudia).



14. irudia. *Partula taeniata*ren maskorraren forma Moorea uharteko ibar ezberdinetan (Cramptonen arabera).

Badirudi ezin dela ibar jakin batean bizi den arrazaren ezaugarrien eta ibarrean nagusi den ingurumenaren arteko loturarik aurkitu. Arrazak bata bestetik bereizten dituzten berezitasunek adaptazioaren ondorio direnik ere ezin da esan. Ez Gulick-ek, ez Crampton-ek ez dute uste tokiko arraza horiek hautespen naturalaren eraginez sortu direnik. Karaktere jakin batek esanahi adaptatiborik ez duela eta inoiz ez duela izan frogatzea benetan zaila da; alabaina, beste ideia logikorik izan ezean, arraza-bereizkuntza populazio bakartuetako mutazioen eta gene-maiztasunen ausazko bariazioen eraginez gertatzen dela pentsatu behar dugu, aurrean ditugun gertaerak azaldu nahi baditugu. Crampton-ek nabarmendu du (1916, 247. or.) maskorren batez besteko ta-

maina ibar batetik bestera alda daitekeela segida geografikoarekin edo ingurunearen berezitasunekin benetako loturarik izan gabe. Ondo on-doko ibarretan bizi diren populazioek urrutiko ibarretan bizi direnek baino alde handiagoak izan ditzakete ezaugarri batzuetan (14. irudia). Lurralde berean bizi diren espezie ezberdinek noranzko ezberdineko maskorrak izan ditzakete. Uharteko beste parte batzuetako espezieen maskorrarekin alderatuz, Moorea uharteko ipar-mendebaldean bizi den *Partula taeniata*rena txikia eta sendoa da, eta *Partula suturalis*ena luzea eta dotorea; hala ere, bi espezieak janari-landare berean aurkitu dira eta ekologikoki berdin-berdinak dirudite. *Partula mooreana* eta *Partula suturalis* espezieek arraza erraldoi bana dute, baina arraza horiek nahiko ibar ezberdinetan daude, eta ibar horietako beste espezieek ez dute erraldoitasunerako joerarik (Crampton, 1932). Jakina, *Pachycephala pectoralis* espeziearen arrazak bereizten dituzten txandakako karaktereen konbinazio bakoitza (10. taula) arraza bakoitza bizi den uharteko ingurune berezira ezin hobeto moldatuta egotea itzela litza-teke.

Kinsey-k (1936, 1937) konparazio interesgarriak egin ditu Cynipidae familiako espezie «uhartetarraren» eta «kontinentalaren» artean. Euli horren espezie bakoitza janari-landare bakar bati lotuta dago; haritz-espezie bati, gehienbat. Ameriketako Estatu Batuen ekialdeko lautada eta muinoetan, haritz-mota berbera hazten da milaka milia koadrotan etenik gabe, eta, sarritan, espezie bereko eulia dago eremu osoan. Kinseyk «kontinental» deitzen die halako espezieei. Estatu Batuen hego-mendebaldean eta Mexikon, ostera, hariztiak altitude handietan bakarrik daude; mendilerroetan batik bat. Uharte-itxurako baso horien mugak bizirik ez duten lur idor zabalak dira, hau da, Cynipidae-aren populaziorik gabeak. Cynipidaeren espezie asko baso bakar batean bizi dira, edo uharte-itxura duten baina ondoz ondo dauden basoen multzo batean; horiei «uhartetar» deritze. Cynipidaeren barruko arraza- eta espezie-aniztasun horretan, forma uhartetarrak (225) kontinentalak (64) baino gehiago dira. Espezie kontinentalen batez besteko banaketa-eremua 300.000 milia koadro inguru da; uhartetarra baina askoz handiagoa da, noski (4.600 milia koadro). Gainera, espezie kontinentalaren batez besteko populazio-tamaina uhartetarrarena baino ehun aldiz handiagoa da. Kinseyk honela sailkatzen ditu espezieak: oso iraunkorrak, nahiko iraunkorrak, aldakorrak, oso aldakorrak eta ikaragarri aldakorrak. Espezie kontinentalak eta uhartetarrak ezber-

dintasun interesgarria dute aldakortasunean. Kontinentalen artean, % 74 aldakorrak dira, % 13 nahiko iraunkorrak eta % 13 oso aldakorrak. Uhartetarren artean, berriz, gehienak oso iraunkorrak dira (% 82), % 12 nahiko iraunkorrak, % 4 aldakorrak eta % 2 ikaragarri aldakorrak. Hortaz, oso forma iraunkorrak eta ikaragarri aldakorrak espezie uhartetarrean daude, baina ez kontinentalean. Populazio handiek neurrizko aldakortasuna izan ohi dute, eta txikiak edonolakoak izan daitezke, oso uniformeak nahiz ikaragarri aldakorrak.

Dubinin eta lankideek (1934) *Drosophila melanogaster* espeziean bariazio nabarmenak ikusi dituzte belaunaldi batetik bestera populazio beraren osaera genetikoan. 6. taulan ageri den moduan, Mashuk-eko populazioan gene autosomiko mutanteen % 33,1ek zituen efektu ikusgaiak 1931n, eta % 8,8k besterik ez 1932an. Eri- van-eko populazioan, % 15,6 ziren autosomiko hilgarriak 1931n, eta % 5,6, 1932an. Maiztasun horietan akats asko egon badaitezke ere, ezberdintasun esanguratsuak dirudite estatistiken aldetik. Bi urteetan populazio-laginak hartzeko metodo antzekoak erabili dituztela uste da. Aldaketa hori kontuan hartzeko, onartu behar dugu gene-maiztasunak ausaz aldatzen direla, Wrightek eta beste batzuek aldarrikatu zuten eran. *Drosophila melanogaster*en populazioak handi samarrak dira udako hilabeteetan, baina neguan asko txikiagotzen dira. Hortaz, gutxieneko populazio-tamaina eraginkorra gene-maiztasunen gorabehera handiak onartzeko bezain txikia izango da. Hala ere, egia da datu gehiago behar direla ondorio horiek ziurtatzeko.

Aldakortasuna barreiatuz arrazak bereizteko prozesuak, ordea, ez dirudi erabakigarria denik. Demagun espezie bat koloniatan bananduta dagoela eta bakoitzean populazio-tamaina jakin bat duela; Wrighten formularen bidez, kolonia horien guztien batez besteko emaitza kalkula dezakegu, baina ez bakoitzarena.

POPULAZIOAREN TAMAINA

Orain datorren eztabaidak erakusten du espezie batean ugaltzen den populazioaren tamaina eraginkorra garrantzitsua dela eboluzionatzeko aukerak izateko. Espezie gehienetako populazioak txikiak izaten badira, aldakortasunaren barreiadurak eta gene-maiztasunen ausazko bariazioek eragin handia izango dute eboluzio-eragile gisa. Bestalde, populazioak oso handiak badira —helburu praktikoe-

tarako infinitutzat hartzeko beste—, eragile horiek zeregin eskasa izango dute eboluzioan. Populazio-tamainaren arazoari buruz nolako informazioa daukagun, halako ondorioak aterako ditugu eboluzio-prozesuaren dinamikari buruz; eta ez goaz urrutiegi hori esatean. Horrenbestez, tamalgarria da biologiari buruz gaur egun daukagun literaturan horri buruzko datuak falta izatea. Espezie batean guztira dagoen banako-kopuruaren gainean ere apenas dago estatistika zehatzik, eta, populazioetako banako-kopuruak zehazteko, askoz datu gehiago behar dira.

Arestian azaldu dugun legez, populazioaren banako-kopurua (N) ez da espezie baten banakoen kopuru totala, populazioan ugaltzen diren banakoen kopurua baizik. Sinpleenera jota, uneko belaunaldiaren guraso izan ziren banakoen kopurua izango da, edo hurrengo belaunaldiaren guraso izango diren uneko bizidunen kopurua. Baina hori ez da guztia. Eredu zabal batean sakabanatutako espeziea ez da ausaz gurutzatzen; adibidez, Europan bizi diren banakoak askoz maizago gurutzatuko dira beren artean Txinan bizi diren espezie bereko banakoekin baino. Espezie gehienak banakoen kolonietan bizi dira, eta beste kolonia batzuekin nahasten dira gutxi-asko. Kolonia horietako ugaltze-populazioak zer tamainatakoak diren jakin behar dugu, baita kolonien artean zenbateraino gurutzatzen diren ere. Harrigarria bada ere, gehien ikertu den espezieari buruz ere (*Homo Sapiensi* buruz) ez dakigu halako ezer. Egoera honetan, orokortasun hutsak besterik ez ditugu populazio-tamainei buruz hitz egiteko. Gustura egongo gara datu batzuk bildu eta haietatik behin-behineko lan-hipotesiak ateratzeko moduan bagara, gero ikerketak egiteko.

Elton-ek (1927) behar bezala nabarmendu du espezie askotako banako-kopuruak izugarri handiak direla; normalean uste baino askoz handiagoak. Izaki asko oso txikiak direnez edo begien bistatik ezkutatzen direnez, banako asko eta asko oharkabea pasatzen dira beti. Putzu, aintzira eta itsasoko uretan organismo zelulabakar mordoa dagoenean sortzen den «alga-loraketa» eta antzeko fenomenoak albo batera utzita ere, askoz tamaina handiagoko organismoak ere ikaragarri pilatzen dira maiz. Urertzera arrautzak errutera hurbiltzen diren sardinazar-sardek 100.000 tonatik gora pisa dezakete. Giza populazioa (bi mila milioi) gizakia baino tamaina handiagoko animalia askoren eta landare handi (zuhaitz) askoren populazioa baino handiagoa izan-

go da, ziur asko; eta tamaina txikiagoko animalia askorena eta landare txiki askorena baino askoz handiagoa da, zalantzarik gabe. Aldi baterako ezkutuan dauden espezieetan, txikiagotutakoetan edo desagertzear daudenetan bakarrik daude kopuru nahiko txikiak. Monterreyko nekosta (*Cupressus macrocarpa*) kilometro koadro gutxi batzuetan sortzen da modu naturalean, Kaliforniako Monterrey penintsulako kostan; mila banako baino gutxiago egongo dira. Beste erlikia-espezie batzuk are urriagoak dira. Alabaina, ezin dugu ondorioztatu organismo gehienen ugaltze-populazioak neurritz kanpokoak direnik. Banako guztiak oso eremu txikian bizi diren erlikia-espezieen kasuan bakarrik pentsa daiteke ugaltze-komunitate bakarra osatzen dutela. Eremu handietan barreiatuta dauden espezieetan, leku ezberdinetan jaiotako banakoek zaila edo ezinezkoa izango dute elkarrekin gurutzatzea. Banaketa-eremuaren tamaina organismo jakin baten mugitzeko joeren arabera izango da. Txori migratzaile bat errazago joango da kontinente batetik bestera barraskilo bat zelaiko izkina batetik bestera baino. Banako asko dituzten espezieak hainbat ugaltze-komunitatetan azpibana daitezke. Komunitate horien populazio-tamainak interesatzen zaizkie genetistei, espezie osoenak baino gehiago.

Kontua ez da banako bat espezie baten mutur batetik bestera mugitzeko gai den ala ez, mugimendu horiek benetan gertatzen diren ala ez baizik. Gero eta datu gehiagok iradokitzen dute animaliek beren jaiolekutik oso hurbil ugaltzeko joera dutela, baita mugitzeko baliabide apartak dituztenek ere. Horren adibide ezin hobeak ditugu markatutako txori migratzaileen lanetan (ikus gai horri buruzko azterlana, Wachs, 1926). Zikoinak (*Ciconia ciconia*) Europan egiten du habia eta Afrikan hibernatzen du. Europako leku bakoitzeko zikoinak nahiko finkatuta dauzkate bi noranzkoetako bideak: Europa ekialdekoak Itsaso Beltzaren mendebaldeko kostara, Asia Txikira, Siriara eta Nilo ibarrera joaten dira; mendebaldekoak, berriz, Gibraltarrera eta Saharara. Habia egindako lekuan eratzuna jarri eta ikusi da urtero-urtero itzultzen direla habia berera. Gainera, 83 aldiz ikusi da markadun gazte bat toki berera itzultzen eta habia bere jaiolekutik hurbil egiten; oso garrantzitsua da hori. Markadun zikoina gutxi batzuk besterik ez dira berriro ikusten, baina horrek ez du esan nahi bizilekuz aldatzen direnik. Badakigu urteroko heriotza-tasa oso handia dela, migrazioaldian batez ere. Txoriek jaiotetxera itzultzeko joerarik ez balute, ia ezinezkoa litzateke markadun txoriak habia zaharretik hurbil aurkitzea.

Wachs-ek (1926) bi aldiz bakarrik ikusi zuen markadun zikoina bat jatorritik ehunka kilometrora. Antzinatek uste izan da enara lehengo habiara itzultzen dela urtero, eta, orain, zientifikoki frogatu da. Enarek eta haien ondorengoek habia zaharretik bi kilometroren barruan egiten dituzte habiak.

Arrain-espezie batzuetan, eskala handiko migrazioak direla bide, frogatu da populazioa tokiko azpitaldetan bereizten dela. Heincke-k egin zuen lehenengoz arazoaren azterketa sardinazarra (*Clupea harengus*) hartuta, eta, harrezkero, ikertzaile berriagoek ere berretsi dute (Scheuring, 1929-30; Schnakenbeck, 1931; eta beste batzuk). Sardinazarretan, helduak urertzera etortzen dira ugaltzera, eta gazteek bizi pelagikoa egiten dute itsaso zabalean. Ipar Atlantikoko, Ipar Itsasoko eta Baltikoko sardinazarretan andui ezberdinak daude: leku eta garai ezberdinetan ugaltzen dira, migrazio-bideak ezberdinak egiten dituzte urtero eta karaktere morfologiko ezberdinak dituzte. Ezberdintasun morfologikoak txikiak izaten dira normalean; andui ezberdinen bariazio-mugak gainjarri egiten dira, baina batezbestekoak ezberdinak dira. Heincke-k erakutsi duenez, estatistika-metodo egokiak (karratu txikiaren metodoa) erabiliz gero, banakoetan ere ezberdindu daitezke anduiak. Andui bakoitza ugaltze-komunitate bereizi bat da eta Heincke-k proposatutako «oinarrizko arraza» izena merezi du. Rabinerson-en (1925) eta Averinzev-en (1930) arabera, Itsaso Zuriko sardinazarrak sei arrazatan banatu daitezke gutxienez:

ARRAZA	UGALTOKIA	GORPUTZAREN TAMAINA	UGALGARAIA
I	Kandalaxkako badia	txikia	Apirila, izozpean
II	Onegako badia	txikia	Maiatza, izotzik ez
III	Arkhangelskeko badia	txikia	Maiatza, izotzik ez
IV	Kandalaxkako badia	handia	Uztaila, izotzik ez
V	Arkhangelskeko badia	handia	Apirila-maiatza
VI (pelagikoa)	Itsaso Zuritik kanpo	?	?

Salmonidae generokoak Ipar Amerikaren Pazifikoko kostaldeko ibaietan sartzen dira garai jakin batean ugaltzeko; ugaltzarak horiek, ordea, ezberdinak dira ibai bakoitzean. Gainera, ibai jakin batean sartzen den populazioaren ezaugarriak (ikus haragi arrosako eta zuriko banakoen ehunekoak) nahiko konstanteak dira urtez urte

(Scheuring, 1929-30). *Salmonidaeren* egoera sardinzarrenaren antzekoa da, ziur asko.

Aldizka agertzen diren txitxarren populazioak (*Cicada septendecim* eta *C. tredecim*) ugaltze-komunitate bereizietan azpibana daitezke beste metodo baten bidez. Espezie-izenek iradokitzen duten moduan, intsektu horiek hamazazpi eta hamahiru urtetan garatzen dira, hurrenez hurren. Ninfak lurpean bizi dira landareen sustraiak janez. Helduek nahiko bizitza laburra dute eta lurrazalean bizi dira; hor ugaltzen, arrautzak erruten eta hiltzen dira. *C. septendecim* Ameriketako Estatu Batuetako ekialdeko erdi osoan dago ia, Mexikoko Golkoaren kostan izan ezik; *C. tredecim* hegoalderago bizi da, hego-ekialdeko estatuetan batik bat. Bi espezieek hartzen dituzten eremuak gainjarri egiten dira zati handi batean. Badakigu leku askotan txitxar-talde handiak agertu izan direla, baina inon ez urtero; urte ezberdinetan agertu dira leku bakoitzean. *C. septendecim* espeziearen hamazazpi kumaldi eta *C. tredecimen* hamar ikusteko gai izan zen Marlatt (1907). Hala, *C. septendecimen* I. kumaldia pila handitan agertu zen 1893, 1910 eta 1927an Maryland, Virginia, Mendebaldeko Virginia, Pennsylvania hegoalde eta Ipar Carolinako zati batean, bai eta Illinois, Indiana, Missouri eta Kansaseko leku batzuetan ere. II. kumaldia 1894, 1911 eta 1928an agertu zen I. kumaldiaren eremuaren ekialde-ekialdean: Connecticut, New York hegoalde, New Jersey, Pennsylvania ekialde, Maryland, Virginia ekialde eta Ipar Carolinan —eta Indianan eta Michiganan ere bai zertxobait—. III. kumaldia (1895, 1912, 1929) Iowan, Missourin eta Illinoisko zati batean baino ez zen agertu.

Urte jakin batean txitxar-kumaldi handirik programatuta ez dagoen lekuetan, banako barreiatu gutxi batzuk besterik ez dira agertzen. Kumaldi handiko bi urteren aurreko urtean eta hurrengoan tartekoetan baino banako barreiatu gehiago egongo dira. Hori dela eta, Marlatt-ek pentsatu zuen garapenean gertatzen diren bariazioek eragiten dutela barreiadura —batzuetan, banako batek hamasei edo hamazortzi urte behar ditu bere zikloa osatzeko, eta, orduan, bigarren kumaldi txiki batzuk sortzen ditu, kumaldi handien arteko hutsuneak bete ditzaten—. Bi espezie horietako bakoitza ugaltze-komunitatetan bananduta dago, eta komunitate horiek, gutxi-asko, bakartuta daude bata bestetik, lurretik ateratzen diren garaiaren eraginez eta faktore geografikoen eraginez. Komunitate batzuek populazio-tamaina oso

handiak dituzte, eta beste batzuek oso txikiak, besteen aldean behintzat.

Organismoaren bizitza-zikloak migrazio-aldi luzeak eskatzen ez dituenean —txori eta arrain batzuen kasuan bezala— are errazago eratuko dira hein batean bakartutako ugaltze-komunitateak. Espezie batek lur-mota jakin batean bizi behar badu edo organismo jakin bat harrapatu behar badu, edo, oro har, gune ekologiko jakin bati lotuta badago, ez da segur aski bere banaketa-eremu guztian egongo. Espezieen eremuak kontinenteen arabera edo azpieremu handien arabera marrazten dituzten mapa geografikoak abstraktuak dira. Izan ere, banaketa-eremuek mosaiko-moduko bat osatzen dute, hau da, espeziea ageri den lurralde-zati txikien artean espeziea ageri ez den eremuak tartekatzen dira. Espeziea bizi den zati bakoitza kolonia bereizitzat jo daiteke. Anderson-ek (1936) behin eta berriz nabarmendu du *Iris*-en oinarrituta banaketa ez dela jarraitua. Autore horrek Michigan hegoaldeko 50 milia koadroko eskualde baten mapa argitaratu zuen, *Iris virginicak* okupatutako eta okupatu gabeko eremuak adierazita. Okupatutako eremuak eskualde osoaren zati txiki bat bakarrik hartzen du. Guztira, kolonia bereizi mordo dago, eta bakoitzak banako bat edo milaka izan ditzake. Andersonen kalkuluen arabera, ehun milia koadroko 120 kolonia daude batez beste Michiganean, 350 Michigan hegoaldean, 170 Illinois iparraldean, 30 Missouri hegoaldean eta 5 Alabaman eta Mississippin. Kolonia bereiziak osatzen dituzten populazioen artean ezberdintasun txiki baina esanguratsuak hauteman zituen Anderson-ek estatistika-metodoen laguntzaz. Horrek berehala gogora dakarkigu Hegoaldeko Itsasoko uharteetan ibar bereizietan bizi diren lurreko barraskiloak (ikus 135. or.). Idazlearen ustez, beste inor ez da saiatu Andersonen ikerketa-ildoaren antzekoak ikertzen.

Espezie bat koloniatan banantzen denean, bakartzea handiagoa ala txikiagoa izango da, banakoek zer maiztasunez migratzen duten kolonia batetik bestera. Ekologia modernoak informazio zehatz gutxi du gai horri buruz, hein batean esperimintatzeko gai zaila delako, baina, batez ere, arazoaren garrantzia aintzat hartu ez dutelako, ez ekologistek, ez genetistek. Dena delako datuak egonda ere, kontraesankorrak dira nabarmen. Behin eta berriz nabarmendu da, batez ere literatura zaharrean, banakoaren ondorengoak asko sakabanatzen dituzten «moldaerak» daudela organismo askotan. Bestalde, datu ba-

tzuek erakusten dute mugitzeko baliabide onak dituzten espezie asko sedentarioak direla. Jakina da intsektu-izurriteek eta belar gaiztoek ziztu bizian hartzen dituztela herrialdeak, eta, batzuetan, urteetan irauten dute. Organismo autoktonoek ere halaxe okupatzen dituzte berriro beren lurrak, zerbaitek flora eta fauna suntsitu ostean. Horren adibide garbia dugu Krakatoa uhartea: 1883ko sumendi-erupzioak hango bizitza suntsitu zuen; handik hiru urtera, loredun landareen 22 espezie aurkitu zituzten uhartean, eta, denborak aurrera egin ahala, espezie nahiz banako-kopurua bizkor-bizkor areagotuz joan zen. Antzeko datuak lortu dira espezie batzuen banaketa-eremuak bat-batean zabaldu diren kasuetan. *Senecio vernalis* landarea Errusiakoa da berez, baina Ekialdeko Prusian ikusi zen 1756an, beheragoko Vistula ibaian 1826an, Oder ibaian 1835ean, Berlin inguruan 1860an, Hanburgo inguruan eta Rhin ibaiaren erdialdean 1886an eta Rhinen behealdean, Suitzan, Austrian eta Danimarka hegoaldean hogeigarren mendean (Wulff, 1932).

Gorago aipatutako datuak estrapolatuz espeziearen kolonia bereizien populazioak bakartuta ez daudela frogatu nahi badugu, huts egingo dugu, gauza sinple batez ohartu ez garelako. Migratzaile batzuk espezie hori ez dagoen lurralde batera iristen badira, baliteke aurkaririk ez aurkitzea eta azkar zabaltzea, ugaltzeko potentzialak eta hedatzeko baliabideek uzten dieten bezain azkar. Bestalde, migratzaile bat espezie bereko banakoez gainezka dagoen leku batean agertzen bada, borroka egin beharko du norbaiti tokia kentzeko. Migratzaileak tokiko beste bizilagunekiko abantailarik ez badu, aukera eskasak ditu leku berri horretan umeak egiteko. Beraz, kolonien artean gene gutxi trukatuko dira, belaunaldi bakoitzeko migratzaileak kolonia arrunt batenko banakoen aldean asko izan ezean. *Sceloporus undulatus* muskerra oinarri hartuta Noble-k eginiko azterketetan (1934) ikusten da kasu batzuetan oso migratzaile gutxi egon daitezkeela, baita itxura batera hedatzeko baliabide bikainak dituzten formetan ere. Bizileku naturalean bizi ziren musker ar eta eme batzuk hartu eta marka jarri zien udaberrian; hurrengo udan, haien mugimenduak ikusi zituen. Markadun 226 muskerretatik 155 ikusi zituen berriro, eta horietako asko behin baino gehiagotan. Badirudi leku bateko banakoek banandu egiten dutela lur erabilgarria daudenen artean, banako bakoitzak bere ehiza-eremuak zaintzen dituela, ez duela kanpotarrik onartzen eta gutxitan saiatzeko delako albokoekin nahasten. Musker bat jatorritik 250 oinetara ikusi zen, baina urrunago, bat ere ez. Gainera, musker bat modu arti-

fizialean hartu eta bere lurraldetik 790 oinetara eramane zenean, hamazortzi egunean itzuli zen; 420 oinetara eramandakoa zazpi egunean. Lur-zati batekiko lotura txundigarri hori saguzar-espezie batzuetan ere ikusi da (Eisentraut, 1934).

Laburbiltze aldera esan dezakegu, eskura ditugun datu urrien arabera, populazio-tamaina eraginkorrek txikiak izan behar dutela, espezie batzuetan behintzat. Dena den, oker gaude ugaltze-populazioa eta espezie baten banako-kopurua berdinak direla ondorioztatzen badugu. Espezie batzuen populazioa txikia izango da, eta beste batzuen handia; espezie baten banaketa-eremuko zati batzuetan, handia izango da, eta, beste batzuetan, koloniak eratuko dira. Teorian argi dago espezie bereizien berezitasun horiek erabakiko dutela haiek nola eboluzionatuko duten; organismo guztiek ez dute modu berean eboluzionatu beharrik, ezta erlazionatutakoek ere. Azken ideia hori behin eta berriz azaldu dute sistematistek eta morfologoek; bide berriak irekiko genituzke horren inguruko frogak berraztertuko bagenu eta populazio-tamainaren eraginarekin korrelazioan jarriko bagenu.

ARRAZA MIKROGEOGRAFIKOAK

Espezie baten populazioa kolonia txiki askotan bereiz daiteke, eta kolonia horietako batzuek ezaugarri morfologiko bereziak har ditzakete; fenomeno horrek ez du, ordea, behar beste arreta jaso. Alor horretan lanean aritu diren biologo gehienek badakite fenomeno hori egiaz gertatzen dela. Ere mu zabalean hedatutako espezie askotan, toki bakar batean edo gutxi batzuetan dauden populazioak aurkitu daitezke, eta atentzioa ematen du horrek, espezie edo arraza jakin bateko banakoak baitira. Batzuetan, tokiko bariazio horiek nabarmen-nabarmenak dira, lehen begi-kolpean igartzeko modukoak. Baina halako gutxi daude literaturan jasota; bide batez aipatzen dira, asko jota. Baina ez gutxitan gertatzen direlako, izan dezaketen garrantzia aintzat hartzen ez delako baizik.

Zoritzarrez, alorreko biologo gehienek ideia zaharkituei eusten diete; haien arabera, bariazio geografikoa inguruneak eragiten duen aldakuntza etengabea besterik ez da, eta, beraz, garrantzirik gabeko kanpoko kausaren batek eragiten ditu tokiko aldakuntza txikiak —baina ezin dute azaldu zergatik eragin dituen leku txiki batean eta ez beste inon—. Oso leku txikian gertatzen direnez, ez dira arraza geografiko

moduan deskribatzen; izan ere, espeziaren eremuko zati handiagoetan gertatzen diren aldaketak daudenean erabiltzen da «arraza geografiko» terminoa. Espezie baten banaketa-eremuko zati txikietan gertatzen diren bariazioak aipatzeko, «arraza mikrogeografiko» adierazpena erabiltzea komeni da. Jakina, ez dago muga garbirik arraza mikrogeografikoen eta arraza geografiko handiagoen artean; bata bestearekin nahasten dira, eta lehenengoa bigarrena garatzeko igaro beharreko maila dela ere esan liteke (ikus IV. kapitulua). Arraza mikrogeografikoak garrantzitsuak dira genetisten ikuspuntutik, espezieen tokiko azpitaldeetan gene-maiztasunak ausaz aldatzea eraginkorra dela frogatu dezaketelako.

Jadanik aipatu ditugun kasu batzuek ere arraza mikrogeografikoak gogorarazten dituzte. Esaterako, *Irisen* tokiko populazioen ezaugarri arrunt askotan aurkitutako ezberdintasun txiki baina esanguratsuak (Anderson, 1936). *Partularen* aldaerak (Crampton, 1916, 1932) arraza mikrogeografikotzat joko genituzke gauza bategatik ez balitz: espezie horren banaketa-eremu totalak hain txikiak dira, non arraza bakoitzaren eremuak totalaren zati handi bat hartzen baitu. Schmidt-ek *Zoarcis viviparus* espezieko arrazetan lortutako emaitzak (1917, 1923) eta Turesson-ek landareen tokiko bariazioetan lortutakoak (1922-31) beste kategoria batekoak dira, espeziearen banaketa-eremuan ingurune-mota jakin bat dagoenean gertatzen baitira aldakuntzak.

Arraza mikrogeografikoak eratzen diren kasu argi bat ikusi du idazleak (argitaratu gabe) marigorri europarrean (*Sospita vigintiguttata*). Marigorri horrek bi forma ditu, oso ezberdinak eta hereditarioak seguru: batek elitro beltzak ditu; besteak, berriz, horiak eta hamar bibril zuri bakoitzean. Espeziea ez da oso ohikoa Europa erdialdean eta ekialdean. Toki zehatz batzuetan dago soilik: zuhaitzetan, lur zingiratsuetan hazten diren haltzetan (*Alnus*) nagusiki. Haltzaren familiako beste espezie batzuek leku batetik bestera migratzen dute, baina haltzak ez dirudi joera hori duenik, eta, beraz, gune txiki askotan banatuta dago. Kiev-etik hurbil (Errusia) eta beste leku batzuetan, espezie horretako dozenaka kolonia aztertu ziren, eta gehienek bi espezimenak zituzten, beltza eta horia, nahiko proportzio antzekoetan. Bi kolonia gainerakoek ezberdinak ziren, ordea, batek banako beltzak bakarrik zituelako, eta besteak horiak bakarrik. Horrela jarraitu zuten hiru urtez

jarraian, gutxienez. Interpretazio zentzudun bakarra da kolore beltza sortzen duen alelomorfoa galdu egin dela kolonietako batean, eta bestean, berriz, finkatu. Kolonia batetik besterako migrazioak oso ohiz kanpokoak dira, itxuraz. Horren ondorioz, gainerako espezieen ez bezalako osaera genetikoa duten populazioak bizi izan dira kolonietan, denboraldi batean behintzat. Hain nabarmena izan gabe ere, espezie amerikar batean (*Coccinella transversoguttata*) arraza mikrogeografiko bat ikusi da, Rapid City eta Deadwood artean (Black Hills, Hego Dakota).

Kalifornia hegoaldeko mendien hegalean bizi den *Anthocharis cethura* tximeletak bi kolore-forma ditu emeetan. Espeziearen ohiko forma deiturikoak punta horia du aurreko hegoan, eta *deserti* formak zuria. Charles Rudkin jaunak atseginez azaldu didanez, espeziea bildu den leku gehienetan, banako gehien-gehienak horiak dira, eta zuriak populazioaren % 5 besterik ez dira. Leku batean, ordea, zuriak % 50era iristen dira, kilometro koadro gutxiko azalera hartzen duen ibar batean, hain zuzen. Ohiz kanpoko ibar horren bi aldeetako populazioetan banako zurien eta horien maiztasun normalak jaso dira.

Lehen esan bezala, hautespen naturalak inongo arrazarik sortzen ez duela frogatzea ezinezkoa da izatez. Inoiz ez dugu hori lortzeko bezainbeste datu negatibo izango. Alabaina, hautespen naturalak *Sospita* eta *Anthocharis* generoen arraza mikrogeografikoak sortu dituela esatea urrunegi joatea da; biologo gehienek beste aukeraren baten alde egingo lukete. Egia esan, ez dirudi ohiz kanpoko populazioak aurkitutako lekuak eta populazio «normalak» bizi diren lekuak oso ezberdinak direnik. Gene-maiztasunen ausazko bariazioak itxura gehiago du arraza mikrogeografikoen iturria izateko. Gaur egun dakiguna aintzat hartuta, laneko hipotesi emankorra dirudi honek: populazioak murriztu egiten dira erdibakartutako kolonia asko sortuz, eta fenomeno hori eboluzio-eragile garrantzitsua da. Hautespena eraginkorragoa da bakartzearen ondorioz gertatzen denean, bere kasa gertatzen denean baino; hurrengo kapituluan saiaturako gara hori erakusten.

VI

HAUTESPENA

IKUSPEGI HISTORIKOA

Hautespen naturalaren printzipioa gaingiroki azaldu zuten antzinatasun klasikoko idazle batzuek, baina Darwinek eman zion teoria zientifikoaren maila. Darwinek maisutasun izugarriaz erakutsi zuen hautespen naturala izaki bizidunen ugaltzeko gaitasun ikaragarriaren ondorio zuzena dela. *Lycoperdon bovista* onddoetako banako bakar batek 7×10^{11} espora sortzen ditu; *Sisybrium sophia* eta *Nicotiana tabacum* espezieek, berriz, 730.000 eta 360.000 hazi sortzen dituzte, hurrenez hurren; izokinak 28.000.000 arrautza denboraldi bakoitzean; eta ostra amerikarrak 114.000.000 arrautza ere sor ditzake errunaldi bakar batean. Populazioa banako-kopuru aldetik egonkorra izan dadin, bizirik irtengo diren baino kume gehiago sortzen dira, baita ugalketa moteleko formetan ere. Sortutako banako gehienak hil eta suntsitu egiten dira; argi dago. Hortaz, populazio baten andui hereditario batzuk beste batzuk baino hobeto moldatzen badira ingurumenara, lehenengoen proportzio handiagoak biziraungo du. Gaur egungo hizkeran esanda, bizirik atera direnen artean gene- edo kromosomategitura jakin batzuen eramaile gehiago egongo dira arbasoen artean baino, eta, ondorioz, q eta $(1-q)$ balioak aldatuz joango dira belaunaldiz belaunaldi.

Hautespen naturalaren teoria argitara eman zenetik igarotako hirurogeita hamazazpi urteotan etengabe eztabaidatu izan da horretaz. Teoria horri egiten zaion kritika nagusia da ziurtzat jotzen duela hautespen naturalean behar diren bariazio hereditarioak gertatu gertatzen direla baina ez duela haien jatorria azaltzen. Hala ere, kritika hori egiten dutenak ez dira ohartzen eginbidezgainekea ari direla egiten: bariazioaren jatorriaren auzia eta hautespenarena aparteko bi auzi dira. Hautespen naturalaren teoria jadanik gertatutako bariazioen patuaz arduratzen da, eta horren arabera baloratu behar dira teoriaren

merituak eta demerituak. Mende honen hasieran, Johannsen-ek frogatu zuen hautespena eraginkorra dela genetikoki nahasitako populazioetan baina genetikoki uniformeetan ez dela gertatzen. Adierazpen horrek aurrerakuntza handia ekarri zuen berekin. Johannsenek lan hori egin baino lehen De Vries jabetu zen bariazio hereditarioak mutazioen bidez sortzen zirela. Aurkikuntza horren ondoren, idazle batzuek esan zuten De Vries-ek eta Johannsen-ek gezurtatu egin zutela Darwinen eboluzioaren teoria, hautespen naturalaren bidezkoa, eta mutazioaren bidezko eboluzioaren teoria asmatu zutela. Eztabaida arraro horren inguruan liskarrak sortu ziren, nola herri-literaturan, hala literatura zientifikoan; orain, ordea, badirudi hizkuntza-nahaste moduko zerbait izan zela. Ez dago berriz esan beharrik mutazioaren teoria eboluzio-prozesuaren beste maila bati lotuta dagoela, ez hautespena gertatzen den mailari; beraz, bi teoriak ezin dira elkarren aurkakotzat jo. Bestalde, bariazio hereditarioa mutazioaren bidez sortzen dela jakinda uler daiteke populazio naturaletan zergatik dauden hautespenak behar dituen materialak (material horiek gabe ez baita eraginkorra). Darwin bera ere jabetzen zen bere eboluzioaren teoria orokorrak oztopo handi bat zuela, baina, aurkikuntza horri esker, oztopoa txikiagotu edo desagerrarazi egin zen.

Hautespen naturalaren teoriak, lehen-lehenik, organismoak beren ingurumenera moldatzen hasteko zer mekanismo dauden azaldu behar du, eta, bigarrenik, eboluzioa, oro har. Biologo moderno batzuen aburuz, «moldaera» hitzak konnotazio teleologikoak ditu, eta, beraz, kendu egin behar da lexiko zientifikotik. Ez gaude ados horrekin, inola ere ez. Gauza jakina da moldaerak gertatzen direla, nahiz eta horrek ez duen esan nahi egon daitekeen mundurik onenean bizi garenik. Bizitzak aurrera jarraitu dezan, mekanismoren batek edo batzuek eutsi egin behar diote izaki bizidun baten eta haren ingurumenaren arteko oreka ezegonkorrari; eta biologoek ezin dituzte begiak itxi errealtate horren aurrean. Hautespen naturalaren teoria eta hartutako ezaugarrien herentziari buruzko teoria izan dira moldaeren jatorria azaltzeko egin diren proposamen zentzudun bakarrak. Aipatu berri dugun helbururako teoria egokiak diren ala ez da kontua.

Eta, halaber, hautespen naturalaren teoriak adaptazioaz gain eboluzioa ere azaltzen duen ala ez. Bi fenomenoak erlazionatzeko arazotik nolako ondorioa ateratzen dugun, halako erantzuna izango

du horrek. Oraindik ez gara ados jarri gai horren gainean. Fisher-ek (1936) —selekzionista modernoan artean muturrekoenetakoa, ziur asko— labur-labur eman du bere iritzia: «Bi teoria horien arabera (lamarckismoa eta selekzionismoa), eboluzioa adaptazio etengabea da, eta ez beste ezer. Sistematistek hautemateko moduko ezberdintasunak bigarren ondorio moduan sortzen dira moldakortasun hobea lortzeko prozesuan, halabeharrak eraginda». Eta hau ere bai adierazi du: «Eboluzioaren sistema arrazionalerako —gertaera ezagunenak bederen arrazoimenez ulertzeko moduan jartzen dituzten teorietarako—, prozesuaren eragile nagusitzat adaptazio etengabea dutenetara jo behar dugu». Horren kontrakoak dira Robson-ek eta Richards-ek ateratako ondorioak (1936): «Ez dugu uste hautespen naturala eboluzioaren faktore gisa baztertzekoa denik. Alabaina, horren aldeko frogak gutxi ditugunez, ez dugu eskubiderik eboluzioaren kausa nagusia dela esateko. Organismo bizidunen beste zenbait gauza haien ustezko moldaera batzuk baino zailagoak dira azaltzen».

ADAPTAZIOAREN AZTERKETA ESPERIMENTALA

Hautespen naturalaren ekintza esperimenteren bidez aztertzeko, objektu bereziki egokiak eta kondizio onak izan behar dira. Espezie gehienek ez dute gizakiaren bizialdian hautemateko bezain eboluzioaldaketa handirik izaten; hortaz, espezieen gaur egungo egoera hautespen naturalaren bidezko eboluzioak sortu duela inferentzia besterik ez da, probabilitate handikoa bada ere. Ezin dugu laborategian kondizio kontrolatuetan errepikatu zaldien edo tximino antropoideen eboluzioa, adibidez. Gainera, hautespen naturalaren gaineko esperimentu gehienetan, organismoaren ingurumena modu artifizialean aldatzen da, eta erregistratu egiten dira horrek populazioen egitura genetikoan eragiten dituen aldaketak. Batzuetan, ingurumena nahigabe aldatzen du gizakiak; aldaketa horrek aske bizi diren organismoetan duen eraginari begiratzuz gero, hautespenari buruzko informazio baliagarria lor daiteke, gehiena zeharkakoa izanik ere. Eszeptikoek esan dezakete, gizakiak ingurumena zuzenean edo zeharka aldatzen badu, horren ondoriozko hautespena ez dela «naturala». Horretan oinarrituta frogak baztertzeko prest dagoenak horixe egingo du; izan ere, edozein lan esperimentalari egotz dakioke hori.

Taraxacum officinale edo txikoria-belarraren hainbat anduiren bizigaitasun erlatiboaren gainean Sukatschew-ek egindako esperimentuak (1928) erakusbide ona dira. Leningrad inguruko zelai batean hiru landare jaso zituen; A, B eta C izendatu zituen, hurrenez hurren, eta haietan oinarrituz anduiak finkatu zituen. Anduiak morfologiari begiraturaz hautemateko modukoak ziren. Lursail esperimentaletan bi dentsitateetan landatu zituen ernamuinak, elkarrengandik hiru zentimetro-ra eta hamazortzi zentimetro-ra. Lursail batzuetan andui bakar bateko banakoak landatu zituen, eta besteetan hiru anduietakoak. Bi urte igaro ostean, bizirik jarraitzen zuten banakoak zenbatu zituen. Andui bakarra landatutako lursailean banakoen ehuneko hauek hil ziren:

DENTSITATEA	A ANDUIA	B ANDUIA	C ANDUIA
Txikia	22,9	31,1	10,3
Handia	73,2	51,2	75,9

C anduiak dentsitate txikian du bizigaitasun handiena, eta B anduiak dentsitate handian. Hiru anduiak ondoz ondo hazi eta elkarrekin lehiatzen diren lursail nahasietan, hildako banakoen ehunekoak beste hauek dira:

DENTSITATEA	A ANDUIA	B ANDUIA	C ANDUIA
Txikia	16,5	22,1	5,5
Handia	72,4	77,6	42,8

C anduia A eta B baino askoz hobea da bi dentsitate horietan. Bizirik ateratako landareak ez ezik, landare bakoitzaren lore-kopurua ere erregistratu zen. Andui ezberdinek kondizio ezberdinetan ugaltzeko zer gaitasun duten adierazten du horrek. Dentsitate txikian, andui bakarreko lursailetan, B anduiak zituen lore gehien eta C anduiak gutxien, baina, lursail nahasietan, C anduiak zituen gehien eta A anduiak gutxien. Dentsitate handian, andui bakarreko lursailetan, C anduiak zituen lore gutxien eta A eta B anduiak gehien, baina lursail nahasietan alderantziz. Argi dago andui baten lore-kopurua ez dagoela beti haren bizigaitasunari lotuta, eta andui baten biziraute-balio erlatiboa ingurumenaren araberakoa dela.

Bigarren esperimentu-sorta batean, Sukatschew-ek jatorri geografiko ezberdineko anduiak hartu, Leningradoko kondizio klima-

tikoetan landatu eta haien bizigaitasunak erkatu zituen. Tokiko bi andui (B eta C), ipar muturreko X anduia (Arkhangelsk), ipar-ekialdeko Y (Vologda) eta hegoaldeko Z (Askania-Nova, Krimea iparraldea) erabili zituen. Andui bakarreko lursailetan, heriotza-tasa hauek lortu ziren:

DENTSITATEA	B	C	X	Y	z
TXIKIA	31,1	10,3	39,6	22,9	73,0
HANDIA	51,1	75,9	63,0	71,6	82,0

Hegoaldeko anduiak (Z) ez zuen balio ingurumen berrirako, baina Vologdako anduia ondo moldatu zen; tokikoetako bat (B) dentsitate baxuan eta Arkhangelskeko anduia dentsitate handian bezain ondo bai, behintzat. Arrazoi teknikoengatik ez zen komeni bost anduiak haztegi nahasietan haztea, baina bi esperimintutan lau andui nahasi ziren. 13. taulan daude emaitzak.

13. TAULA

HILDAKO BANAKOEN EHUNEKO *Taraxacum officinal* ESPEZIEKO ANDUI
EZBERDINEN HAZTEGI NAHASIETAN (*Sukatschew-en arabera*)

DENTSITATEA	LEHENENGO ESPERIMENTUA				BIGARREN ESPERIMENTUA			
	B	C	X	Y	B	X	Y	Z
Txikia	66,3	37,5	66,6	50,0	4,2	12,5	8,3	41,6
Handia	99,5	96,3	56,0	49,2	89,0	29,3	72,8	99,0

Lortutako emaitzek paradoxikoak dirudite: lursail sarrietan, Arkhangelskeko eta Vologdako anduiak (X eta Y) tokiko anduiak (A eta C) baino askoz gehiago balio dute bizirauteko. Tokiko anduiak eta sartutako arteko lehiak tokikoak desagerraraziko dituela ondo-oriozta daiteke. Dentsitate baxuagoan, aldiz, tokiko anduiak berenari behintzat eusten diote etorkinekiko lehian. Gertaera horiek ikusita, argi dago argumentu zuzena erabili dugula mutanteen biziraute-balioez hitz egitean (II. kapitulua): ingurumenaren ezaugarriak xehetasunez ezagutu ezean, genotipo jakin baten biziraute-balioa jakiteak ez du zentzurik.

Timofeeff-Ressovskyk jatorri geografiko ezberdineko *Drosophila funebris* espeziearen anduien biziraute-balioak konparatu ditu lan esperimental burutsu batean (1933d, 1935a). *Drosophila* generoko espezie horretan eta gehienetan, arraza geografikoak morfologikoki hautemateko modukoak dira. Horrek dakarren zailtasuna gainditzeko, teknika hau erabili zuen. Haztegi-botila txiki batean *D. funebris*en andui zehatz baten arrautza-kopuru jakin bat (150) eta *D. melanogaster* espeziekoaren arrautza-kopuru berdina (150) jarri zituen, janari pixka batekin. Janari gutxi jarri zuen apropos, arrautza horietatik ateratako 300 larbak behar bezala garatzeko behar duten baino gutxiago. Larba asko eta janari gutxi zegoenez, larba batzuk hil egin ziren, eta euli heldu gutxiagok errun zituzten arrautzak botilan, 300 baino askoz gutxiagok. Arrautzak errun zituzten *D. funebris* eta *D. melanogaster* helduak zenbatuz, neur daiteke bi espezieek zer bizigaitasun erlatibo duten esperimentuko kondizioetan. Haztegi ezberdinetan, *D. funebris*en andui batzuk eta *D. melanogaster*en andui bat konparatu zituen, eta haien bizigaitasuna azkenekoarekiko proportzioan adierazi zituen (ehunekotan); hau da, *D. melanogaster* espeziearen heldu-kopuruarekiko ehunekotan adierazi zituen esperimentu bakoitzeko *D. funebris*en heldu-kopuruak. Esperimentuak hiru tenperaturatan egin zituen: 15°C, 22°C eta 29°C. 14. taularen ezkerreko aldean daude lortutako datuak.

Oro har, *D. funebris*ek *D. melanogaster*ek baino bizigaitasun eskasagoa duela ikusiko dugu. Aldea nahiko txikia da tenperatura baxuenean (15°), handiagoa tartekoan (22°), eta nabarmena altuan (29°). Esperimentutik ateratako ondorio hori bat dator erabat bi espezieek banaketa geografikoan duten aldearekin. *D. melanogaster* badirudi jatorriz tropikoetakoa dela eta gizakiak sartu zuela eremu epelean; *D. funebris*, aldiz, ez dago tropikoetan eta *D. melanogaster* baino iparralderago bizi daiteke. Datuak zehatzago aztertuta, *D. funebris*en anduien jokabidean ezaugarri-ezberdintasunak ikusten dira. Mediterraneoko herrialdeetako anduiak (14. taulan, goitik hasita bigarren taldea) *D. melanogaster* baino askoz eskasagoak dira 15 °C-an; tenperatura horretan bertan, Errusia erdialdeko eta iparraldeko anduek (behetik hasita bigarren taldea) *D. melanogaster*en pareko bizigaitasuna dute ia. 20 °C-an, Errusia hegoaldeko anduek besteek baino gutxiago sufritzen dute.

14. TAULA

JATORRI GEOGRAFIKO EZBERDINEKO *Drosophila funebris* ESPEZIEAREN
ANDUIEN BIZIGAITASUN ERLATIBOA (*Iturria: Timofeeff-Ressovsky*)

D. FUNEBRISEN ANDUIAK	DROSOPHILA MELANOGAS- TEREKIKO BIZIGAITASUNA, EHUNEKOTAN			D. FUNEBRISEN BERLINEKO ANDUIAREKIKO BIZIGAITASUNA, EHUNEKOTAN		
	15°	22°	29°	15°	22°	29°
Berlin	81	4*	18	100	100	100
Suedia	88	40	21	108,6	95,2	116,6
Norvegia	80	41	21	98,7	97,6	116,6
Danimarka	79	44	22	97	104,7	122,2
Eskozia	84	43	20	103,7	102,4	111,1
Ingalaterra	78	43	21	96,3	100,0	116,6
Frantzia	80	44	25	98,7	104,7	138,8
Portugal	71	45	28	87,6	107,1	155,5
Espainia	69	48	30	85,2	114,3	166,6
Italia	78	43	25	96,3	102,4	138,8
Gallipoli	75	44	26	92,6	104,7	144,4
Tripoli	64	47	31	79,0	111,9	172,2
Egipto	68	46	30	83,9	109,5	166,6
Leningrado	90	43	22	111,1	102,4	122,2
Kiev	91	44	28	112,3	104,7	155,5
Mosku	101	43	28	124,7	102,4	155,5
Saratov	92	42	30	113,6	100,0	166,6
Perm	98	41	26	121,0	97,6	144,4
Tomsk	96	42	28	118,5	100,0	155,5
Krimea	87	42	28	107,4	100,0	155,5
Kaukaso I	89	43	31	109,9	102,4	172,2
Kaukaso II	86	45	32	106,2	107,1	177,7
Turkestan	90	44	34	111,1	104,7	188,8
Semirechje	92	46	36	113,6	109,5	200,0

Drosophila funebris anduiak konparatzeko, ausaz hauta-
tutako andui batekiko duten bizigaitasuna adierazi da, ehunekotan.
14. taularen eskuineko aldean datuak berriro kalkulatuta daude, Ber-
lineko anduiak tenperatura guztietan 100eko bizigaitasuna duela jota.
15 °C-ko tenperaturan, Europa mendebaldeko, erdialdeko eta iparral-
deko anduiekin konparatuta, eskualde mediterraneoko anduiek bizigai-
tasun askoz eskasagoa dute, eta Errusiako anduiek askoz handiagoa.
22 °C-an, andui guztiek antzeko bizigaitasuna dute, baina 29 °C-an
Errusiako anduiek eta Mediterraneoko herrialdeetakoek askoz bizigai-

tasun handiagoa dute Europa mendebaldekoak baino. Timofeeff-Re-ssovskyk dio *D. funebris*en anduien propietate horiek zerikusia dutela jaioterriko ezaugarri klimatikoekin. Europa mendebaldean eta iparraldean klima gozoa dago; Errusiako eta Siberiako klima gogorragoa da, uda berokoa eta negu hotzekoa; Mediterraneoko herrialdeetan, berriz, negua epela da, baina uda beroa. Horri lotuta, Europa mendebaldeko anduiak sentikorrak dira beroarekiko nahiz hotzarekiko, Mediterraneokoak hobeto moldatzen dira berora hotzera baino, eta Errusiako eta Asia Erdialdeko anduiak nahiko gogorrak dira bi muturretan.

Esperimentu horiek badute desabantaila bat, ordea: ez dute frogatzen zer prozesuk edo propietate fisiologikok egiten dituzten andui esperimentalak gogorrako kondizio batzuetarako beste batzuetarako baino. *Taraxacum* generoan desabantaila hori bereziki handia da, nahiz eta emaitzak garrantzitsuak izan anduien balio adaptatibo ezberdinak frogatzeko. *Lymantria dispar* sitsaren bariazio geografikoari buruz Goldschmidt-ek egindako azterketak (1932c, 1933a, 1934b) moldaera-metodoak xehetasun gehiagoz argitzeko balio du. Intsektu horren arraza-ezberdintasunetako bat arrautzen inkubazio-denbora da. Enbrioi-garapena eten egiten da neguko aldirik hotzenean, baina tenperatura jakin batzuk igaro ondoren (inkubazio-denbora) beldar gazteak sortuko dira udaberrian. Europatik (eskualde mediterranea izan ezik) eta Asia iparraldetik (Japoniako iparraldeko uhartea barne) datozen anduiek oso denbora gutxi pasatzen dute inkubatzen, negua luzea izan arren udaberria azkar hasten eta igarotzen delako. Mediterraneoko anduiek, berriz, askoz denbora gehiago igarotzen dute inkubatzen. Goldschmidt-ek dioenez, eskualde horretan negua epela izaten denez, inkubatzen denbora gutxi pasatuz gero, janari izango diren landareei hostoak atera baino lehen sortuko lirateke beldarrak. Japonia hegoaldean eta erdialdean, inkubazio-denbora luzatu egiten da hego-mendebaldetik ipar-ekialdera joan ahala. Goldschmidten ustez, Japoniako klima bereziarekin lotuta dago hori; izan ere, Japonian Europan baino geroago garatzen da hostotza, nahiz eta tenperatura totala antzekoa izan bieran. Aztertutako andui guztietatik Mantxuriako arrazak du inkubazio-denbora luzeena; ez dakigu, hala ere, horrek adaptazioarekin zerikusirik duen ala ez.

Arrautzatik ateratzen direnetik pupa bihurtzen diren arte larbek duten garapenaren iraupenak erregulartasun geografiko ezberdi-

na du inkubazio-denborarekin alderatuta. Larba-garapenik laburrena Japoniako iparraldeko uharteko anduietan, uharte nagusiko iparraldeko puntan eta Eurasiako kontinenteko ipar partean ikusi da; toki horietan, landaretzak bizialdi laburra du, eta, agian, zerikusia du horrek. Eskualde mediterraneoan, Turkestanen eta Japonia erdialdean, landaretza denboraldi luzeagoan egon ohi da, eta, horrenbestez, larba-garapen luzeagoko arrazak daude. Japonia hegoaldean, larba-garapena laburra da berriro; Goldschmidten ustez, moldaera horri esker, intsektuak larba-fase guztiak igaro ditzake eskualde horretako tenperatura udatiar altuak iritsi baino lehen. Japonian, mendietako leku batzuetako anduiak kostako eskualde subtropikalekoak baino azkarrago garatzen dira (ikus, halaber, *Carabus* generoko arrazak, Krumbiegel, 1932).

Drosophila pseudoobscura espeziean, B arraza hiru toki haue-tan bakarrik dago banatuta: Estatu Batuetako eta Kanadako Kosta Pa-zifikokoan eta Sierra Nevadako eta Cascade mendietan. A arraza ezin da B-tik morfologikoki bereizi, eta ez da San Franciscoko badian bizi, barrurago baizik, B-kin batera; gainera, ekialdera eta hegoal-dera hedatzen da, Mendi Harritsuetaraino eta Mexikoraino. Kontuan hartu B arraza uda epeleko lekuetan bananduta dagoela, eta A arraza uda berokoetan. Anduien ugalkortasunaren eta tenperaturaren artean erlazioa dagoela ikusi du Dobzhanskyk (1933d). Oso interesgarria da hori goian ikusitako bi arrazen banaketa geografikoen aldea kon-tuan hartuta. Aztertutako anduiek guztira jarritako arrautzak (eme batek bizitza osoan batez beste jartzen dituen arrautzak) 15. taulan ageri dira.

Aزتتutako tenperatura guztietan, pupatik atera ondoren B arraza baino azkarrago iristen da A arraza gehienezko produktibita-tera. 25 °C-an, A arrazak B-k baino produktibitate hobea du bizitza osoan, eta, beraz, arrautza gehiago jartzen ditu guztira. 19 °C-an (eta 14 °C-an zer esanik ez), B arraza A baino geroago iristen da gehi-enezko produktibitate, baina denbora gehiagoz jarraitzen du puntu horretan. 27 ½ °C-an, B arraza antzua da, baina A arrazak oraindik ere jartzen ditu arrautza batzuk. 9 °C-an, oso modu irregularrean jartzen dituzte arrautzak. Jakina, arrautzak jartzeko tenperatura one-na baxuagoa da B arrazan A-n baino.

15. TAULA

ARRAUTZA-EKOIZPEN TOTALA *Drosophila pseudoobscura* ESPEZIEKO
ANDUI EZBERDINETAN (*iturria: Dobzhansky*)

ARRAZA	ANDUIA	9°C	14°C	19°C	25°C	27°C
A	La Grande	347,55	984.13	1.144,57	395,63	14,20
A	Texas	182,69	560.04	1.130,27	331,80	0,87
B	Humboldt	217,33	1.257,81	1.697,47	138,08	...
B	Seattle	104,19	1.093,49	1.591,65	75,01	2.38
B	Sequoia	415,06	1.178.79	1.229,76	35,89	...

D. pseudoobscura espezieko anduiek, laborategian 27 ½ °C-an jarriz gero, ezin izaten dituzte heldu bizigaiak sortu. Espezie horren ohiz kanpoko bi andui (A arrazakoak biak) aurkitu dira, ordea, Yumatik gertu (Arizona); laborategian, 28-29 °C-an, hiru belaunaldi garatu dira jarraian, eta heldu bizigai eta ugalkor batzuk sortu dira, nahiz eta larben heriotza-tasa handia izan (Dobzhansky, argitaratu gabe). Yuma eskualdea ezaguna da uda beroa duelako; gainera, *D. pseudoobscura* ez da normalean leku idor eta beroetan aurkitzen. Ez dago esan beharrik lotura bat dagoela Yumako anduiak beroarekiko bereziki gogorrak izatearen eta leku horretako kondizio klimatikoen artean.

ALDAKETA HISTORIKOAK POPULAZIOEN OSAERAN

Esperimentuen bidez frogatu berri dugu hautespen naturala eraginkorra dela. Era berean, erakutsi dugu anduien, arrazen eta espezieen arteko ezberdintasun batzuk hautespen naturalak berak sortu behar izan dituela, nolakoak diren kontuan hartuta. Horrek ez du esan nahi, noski, arrazen arteko edo espezieen arteko edozein ezberdintasun halakoa denik. Kasu gehiagotan ere ia segurua da ezberdintasun horiek hautespen naturalak eragindakoak direla, baina, beste batzuetan, ez dago batere argi. Hautespen naturalaren teoria gezurtatu egin nahi izan dute zenbait liburutan, azken kasu horiek nabarmenduz —prozedura harrigarri horren arabera, hautespen naturalak bietako bat izan behar du antza, ahalguztiduna edo batere ahalmenik gabea, ez dago beste aukerarik—.

Beste era bateko ebidentziaz arituko gara orain; aske bizi den populazio batean ikusi da osaera genetikoa denbora historikoaren barruan aldatzen dela. Halako aldaketak ez dira aski frogatzeko eraldaketa hautespenak eragiten duela. Aski direla pentsatuko bagenu, nabarmen geratuko litzateke frogatu nahian gabiltzala. Dena den, kasu batzuetan nahiko garbi dago hautespenak parte hartzen duela prozesuan. Weldon-ek (1899) *Carcinus maenas* karramarroan ikusitakoa aipatzen da gehien. Ingalaterrako itsasarte batean olatu-horma eraiki zuten, eta, harrezkero, lohi gehiago zegoen uretan. Itsasarteko karramarro-populazioaren oskol-tamaina neurtu zenean ikusi zen oskolaren aurrealdearen batez besteko zabalera (luzeraren eta zabaleraren arteko proportzioa) txikiagotuz zihoala behaketak egin ziren aldi horretan (1893tik 1898ra). Weldonen ustez, aurrealde zabaleko banakoak desagertzen hasi ziren zakatzeko zuloan lohia pilatzen zitzaielako, eta horren ondorioz gertatu zen aldaketa. Ondorio hori esperimendu baten egiaztatu zuen. Ur lohitsuak arrainontzi batean karramarroak jarri eta ikusi zen hildako banakoek bizirik irtenekoak baino zabalagoa zutela oskolaren aurrealdea. Weldonen emaitzei eginiko kritiken arabera (ikus Robson eta Richards, 1936), Weldonen ez zuen zuzenean zakatzeko zuloa lohi-pilaketa ikusi, eta, oskolaren tamaina neurtu beharrean, zakatzeko sarreraren tamaina neurtu behar zuen. Egia da behaketak ez direla nahi bezain osatuak; hala ere, Weldonen azalpena da sinesgarriena.

Populazio naturaletatik zientifikoki jasotako eboluzio-aldaketaren adibide garbiena sits-espezia askotan agertu eta zabalduak dira forma melanikoak (Harrison, 1920; Hasebroek, 1934 eta erreferentzia gehiago geroagoko lanean). Normalean baino pigmentazio ilunagoko aldaerak agertu ziren populazioan, eta jatorrizko forma baino ohikoagoak bilakatuz joan dira hainbat hamarkadatan, azkenerako haiek ordeztu arte. Esperimenduetan ikusi da kasu askotan gene bakar batean edo gutxi batzuetan bereizten direla forma melanikoak eta forma argiak. Ziurtasun osoz dakigu forma melanikoen lehen agerraldiak industria-hiri handietatik hurbil jasotzen direla beti, eta aldaera berriak herrialde horien industrializazioarekin batera hedatzen direla. Ingalaterrako industria-eskualdeetan hemeretzigarren mendean erdialdean jaso ziren melanismo-areagotzearen lehen datuak. *Amphidasys betularia* espeziearen forma melanikoa 1850ean ikusi zen Manchesterren, eta hogeigarren mendean forma normala ordeztu du. Alemanian, «me-

lanismo industrial» geroxeago ikusi zen, Rhin eskualdean eta Hanburgo inguruan garatzen hasi zenean. Gerora, antzeko fenomenoak agertu ziren Frantzian eta beste herrialde batzuetan.

Zoritxarrez, melanismo industrial gertatu ahala idatziz jaso besterik ez da egin; ez da aztertu zerk eragiten duen, funts handirik gabeko espekulazioak baino ez dira egin. Harrison-ek eta Garrett-ek mutante melanikoak sortu zituzten beldarrei metal astunen gatzetx hornitutako hostoak emanez jateko, eta prozesu hori deskribatu zuten (1926), baina hainbat arrazoi direla-eta emaitza horiek ez dira erabakigarritzat jotzen. Emaitzak zuzenak badira badirudi industria-eskualdeetako hondakin kimikoek areagotu egiten dutela zenbait generen mutazio-tasa, eta hortik sortzen direla melanikoak. Esan behar da, prozesu hori gertatzeko, mutazio-tasa ikaragarriak izan behar dituztela; beste organismo batzuetan izaten direnen aldean handiak. Baliteke hautespenak mutante melanikoen sorrera bultzatzea, baina ez dago arrazoi sendorik kolorazio ilunagoa babes-neurri bat dela esateko. Badirudi espezie bereko forma ilunaren eta argiaren gainean egindako konparaziozko azterketa fisiologikoak direla gaiari buruzko informazio-iturriarik oparoena.

Oso interesgarriak dira Kalifornian gutxienez hiru espezieen populazioetan (Coccidae) ikusitako aldaketak. Kokoideoen espezie horiek zitrikoen arboladiak kaltetzen dituzte; intsektu kaltegarri horiek kontrolatzeko, arbolak fumigatu egiten dira denbora-tarte jakin batzuetan, gas zianhidrikoz betetako karpa berezietan. Kokoideoen % 100 hiltzeko zer gas-kontzentrazio behar den aldiro-aldiro finkatzen eta aplikatzen da. H. J. Quayle katedratikoak eskuizkribu bat idatzi zuen fumigazio hidrozanikoarekiko erresistente diren anduien garapenari buruz, eta baimena eman dit hango datu hauek aipatzeko. Kokoideo gorria, *Aspidiotus (Aonidiella) aurantii*, oso zabalduta dago Kalifornia hegoaldean. 1914. urtean, Coronatik hurbil zeuden baratze batzuetan, fumigazioak ez zuen suntsitu kokoideo gorria, aurreko urteetan arazorik egon ez bazen ere. Harrezkero, gauza bera gertatzen da leku horretan; beste lekuetan, aldiz, populazioak ez dira erresistenteak. 1912a baino lehen, gas-kontzentrazio jakin batek emaitza onak ematen zituen kokoideo beltza suntsitzen (*Saissetia oleae*); urte hartan, ordea, Charter Oak (Los Angeles eskualdea) inguruko baratzetan, ez zen intsektua akabatzea lortu, normalean baino askoz dosi

handiagoak bota baziren ere. 1925ean, arraza erresistenteak okupatutako eremua Charter Oaketik hogeita hamar milia baino gehiagora hedatu zen, eta tinko landatutako zitrikoen eremua hartu zuen. Eremu horretatik kanpo, arraza ez zen erresistentea. *Coccus pseudomagnoliarum* espeziean lehenengoz 1925ean agertu zen arraza erresistente bat, Riverside inguruko eremu txiki-txiki batean. Hala ere, hurrengo lau urteetan zitzu bizian hedatu zen eremua, Kalifornia hegoaldean espezie horrek hartuta zituen arboladi gehienetara iritsi arte. 1933tik 1934rako neguan, ordea, espeziea desagertu egin zen ia erabat; oraindik ez dakigu zergatik.

Laborategiko esperimentu zuhurrek argi utzi dute benetako ezberdintasuna dagoela zianuroarekiko erresistente diren anduien eta erresistente ez direnen artean. Segur asko, ez dugu inoiz jakingo zer gertatu zen Kaliforniako baratzeak infektatu zirenean, andui erresistenteak eta ez-erresistenteak nahasi ziren ala ez-erresistenteak mutazioz agertu ziren. Dena den, andui erresistenteen hedatze hori da orain arte dugun frogarik onena hautespen naturala eraginkorra dela esateko.

BABESTEKO ETA ARRISKUAZ OHARTARAZTEKO KOLORAZIOAK ETA ANTZEKOTASUNAK

Badaude hautespen naturala eraginkorra dela erakusten duten froga orokor batzuk, baina, horrez gain, biologiari buruzko literaturan jasotako gertaera berezi batzuek ere frogatzen dute hautespena. Babesteko eta arriskuaz ohartarazteko kolorazioen eta antzekotasunen doktrinak, adibidez. Doktrina horren oinarriak oso ezagunak dira, eta ez dago xehetasunez azaldu beharrik. Organismoak bi eratara molda daitezke ingurumenera: beren inguru normalean ahalik eta diskretuen agertuz, edo etsai naturalek arriskutsutzat edo jatean higuingarritzat hartuko duten zerbaiten antza hartuz. Lehenengo metodoaren bidez, harrapariak ez du organismoa ikusten, edo, bera bada harraparia, harrapakinarengana hurbildu daiteke bestea konturatu aurretik. Bigarren metodoaren bidez, oster, organismoa ahalik eta nabarmenen agertzen da, etsaiei ohartarazteko han dagoela eta higuingarria dela. Arriskuaz ohartarazteko kolorazio eta forma berezi bat izatea *mimetismoa* da; kalterik egiten ez duen izaki batek izaki higuingarri den baten antza hartzen du (Bates-en mimetismoa). Arriskutsuak edo jandakoan des-

atseginak direla ohartarazteko kolorazioak dituztelako babestuta dauden formak are babestuago egongo dira elkarren antzekoak badira; hala, etsaiek zantzu desatsegin bakarra ikasi beharko baitute askoren partez (Müller-en mimetismoa).

Zerbaiten antza hartuz babesteko teoria eta mimetismoaren teoria luze eta zabal erabili eta garatu zituzten hasierako darwinistek, eta oro har maiz erabili zituzten hautespen naturalaren eta eboluzioaren ekintzaren adibidetzat. Teoria horiek hemeretzigarren mendearen amaieran eta hogeigarrenaren hasieran egon ziren bizi-bizi. Idazle batzuek zentzu kritikorik eta baliorik gabeko espekulazio asko egin dituzte alor horretan, eta teoriari izena zikindu besterik ez diote egin. Egia esan, arrisku handia dakar kolorazio jakin bat babesletzat edo mimetikotzat jotzeak. Gizakiaren begietara organismo batek gauza baten edo beste organismo baten sekulako antza badu, are handiagoa izango du harrapariaren begietara, hain zuzen ere, harengandik babestu behar baita. Izaki bati ezaugarri arriskutsu edo higuingarriak ikusten badizkiogu, ez dugu pentsatu behar, beste frogarik gabe, etsaiaren kontrako babesa direla. Babesteko eta arriskuaz ohartarazteko teknikatzat jo izan diren batzuk azaleko babesa eta museoko mimetismoa besterik ez direla ikusi da gerora. Kritika mordoa egin zaio Heikertinger-en teoria osoari (1933-36), eta hark, berriz, guztia ukatzen du, antza. Hala ere, teoriak gainditu egin ditu bi aldeak, nola kritikak, hala teoriaren bul-tzatzaile sutsuegiek eginiko kaltea, eta badirudi indartzen ari dela.

Babesteko eta arriskuaz ohartarazteko ezaugarrien garapen-prozesua ez da espezie batean ere ikusi, ez laborategian, ez naturan (ez dute balio, jakina, arrain, anfibio, narrasti eta intsektu batzuetan banako baten bizialdian gertatzen diren kolore-aldaketek). Naturan ikusten ditugun antzekotasun mimetikoak aurretik gertatutako prozesu historikoen emaitzak dira, eta hautespen naturalak eragindakoak izateko zer probabilitate dagoen ondorioztatu besterik ezin dugu egin. Badirudi salbuespen bakarra dagoela, hain zuzen ere, *Oporabia autumnata* sitsaren ondoz ondoko bi koloniatan Harrisonek ikusitakoa (1920). Kolonia bat konifero-baso batean bizi da, eta bestea urki-baso batean. Koniferoetako sitsen populazioan urkidikoan baino banako ilunagoak zeudela jabetu zen. Harrisonek nabarmentzen du koniferoan kolorazio beltzak ematen duela babesa, eta urki-basoan argiak; bi populazioak duela gutxi bereizi direla dio, kolore nabarmeneko

guztiak txoriek eta saguzarrek akabatzen zituztelako. Eta frogatu egin zuen prozesu hori benetan gertatu zela: konifero-basoaren lurrean aurkitutako *Oporabiaren* hamabost hego-paretik gehienak argiak zirela ohartu zen, baina baso bereko populazioan andui argi bakoitzeko 25 ilun ikusi zituen. Demagun lurrean aurkitutako hegoak etsaien erasoa jaso zuten sitsak zirela; adibide sendoa da gero.

Ustez babestuta edo babestu gabe dauden organismoen etsaiei zer janari gustatzen zaien aztertuta frogatuko ditugu ondoen babes-kolorazioaren eta mimetismoaren teoriak. Adibidez, hiru intsektu-espezie ditugu: batek zapore higuingarria eta arriskuaz ohartarazteko kolorazioa ditu babesteko, beste bat ez da higuingarria baina lehenengoa imitatzen du, eta bestea ez da ez higuingarria, ez imitatzailea; hortaz, harrapariak gutxiago jango dute lehenengo bietatik azkenekotik baino. Gai horren gaineko behaketa gehien McAtee-k egin ditu (1932); Estatu Batuetako 80.000 txoriren urdailak aztertu eta haietan aurkitutako intsektuak jaso zituen. Emaitzek erakusten dutenez, txoriek intsektu mordoa akabatzen dute, ustez pozoitsuak edo higuingarriak direnak, bai eta ezkutatzeko edo arriskuaz ohartarazteko koloreak erabiliz babesten direnak ere. Babesaren teoria mitoa dela ondorioztatu du McAtee-k. Zalantza egiten da, ordea, hori ote den azken ondorioa. Izan ere, ustez babestuta eta babestu gabe dauden intsektuen kasuan ez da ziurra erabat proportzionalak direnik berez akabatutakoen kopurua eta txorien bizilekuetan hiltzen direnen kopurua. Babeserako antzekotasun bat dagoenean hautespen naturalak ez du beti noranzko horretan bultzatzen eboluzio-aldaketa. Espezie baten forma «babeztua» babestu gabea baino maiztasun zertxobait txikiagoz bakarrik akabatzen badute etsaiek, espeziearen osaera genetikoa azkar alda daiteke, hala ere.

Di Cesnola-k (1904), Beljajeff-ek (1927) eta Jones-ek (1932) hainbat intsektu motaren kopuru jakin batzuk txorien aurrean jarri eta zenbat intsektu akabatzen zituzten zenbatu zuten esperimendu batzuetan. Esperimentuon bitartez, jakin zen zein intsektu-espezie gustatzen zitzairen eta zeinek eragiten zieten nazka, baina kritikari batzuek zalantzan jarri zuten datu horiek naturan dauden kondizioekin zerikusirik ba ote zuten, eta arrazoi handiz, gainera. Oro har, nire ustez, aurreiritzirik gabeko ikusle batek ondorioztatuko luke ez dagoela babeserako antzekotasunaren teoriaren aldeko esperimendu sendorik. Teoria oso zeharkako frogetan oinarritzen da oraindik, eta, hala

ere, ilusio zientifikoen linboan gorde nahi dute batzuek. Poulton-ek esan bezala (1908), gorputz-atal askok aldaketa anitz izaten dituzte eta horiek nahasiz sortzen dira babeserako antzekotasunak eta antzekotasun mimetikoak; ikusgai ez dauden atalak, antzekotasuna lortzen laguntzerik ez dutenez, ez dira aldatzen. Hori argi eta garbi ikusten da hainbat familiatako tximeletek dituzten biribil mimetikoetan; azaleko antzekotasun nabarmen horiek ez datoz bat edozein ikusleri oharkabeen pasatuko zaizkion ezkutuko ezaugarriekin, nahiz eta sistematisatek ezaugarri horiexek erabili sailkapena egiteko. Gainera, animalia-talde ezberdinetan, nahiko modu ezberdinetan lortzen da eredu beraren antza. Esaterako, inurrien antza hartzeko lau era ezberdin aurkitu zituen Poulton-ek elkarrekin erlazorik ez zuten intsektuetan. Fisher-en esanetan (1930), «ezaugarri hori giza mekanismoen oportunismoaren antzekoa da, eta normalean jaso izan duen baino arreta handiagoa merezi du, antza»; izan ere, badirudi hautespen naturalak bakarrik eragin dezakeela fenomeno hori.

BARIAZIO GEOGRAFIKOAREN ERREGULARTASUNAK

Azken hamarkadetan bariazio geografikoari buruz eginiko azterlan deskriptibo zabalei esker jakin da prozesu eragabea dirudiena erregulartasun interesgarri batzuek gidatzen dutela. Izatez, hermeretzigarren mendeko sistematista batzuek hauteman zituzten erregulartasun horietako batzuk, baina, behaketa berriei esker, material gehiagotan aztertu dira hasierako orokortzeak. Eremu geografiko jakin batean bizi diren banakoek —familia, ordena eta klase askotakoek— aldaketa konbergenteak izaten dituzte maiz; beste eremu batean bizi diren talde bereko banakoak noranzko berean aldatuko dira guztiak, baina ez lehenengo eremukoen noranzko berean, beste batean baizik. Rensch-ek (1929, 1936) duela gutxi laburbildu ditu eskura dauden frogak; batez ere, goi-mailako ornodunei buruzkoak, fenomenoak haietan aztertu baitira gehien eta sakonen. Hauexek dira finkatuen dauden «arauak»:

I. Gloger-en araua (Allen-en araua esaten zaio literatura estatubatuarrean): ugaztun eta hegaztietan, eskualde epel eta hezeetan bizi diren arrazek melanina-pigmentazio handiagoa dute eskualde hotzagoetan edo lehorragoetan bizi diren espezie bereko arrazek bai-

no; basamortuko eskualde idorretan egon ohi diren arrazek pigmentazio horia eta marroi gorrixka (feomelanina) izaten dute. Rensch-ek *Paridae* eta *Sittidae* hegazti-familietakoa hamasei espezie alderatu zituen (1936); bakoitzak bi, hiru edo lau arraza zituen eskualde klimatiko ezberdinetan bizitzen. Araua hamabost espeziatan betetzen zela eta batean hausten zela ikusi zuen. *Alaudidae* paleartikoaren artean, ez zen araua betetzen aztertutako 140 kasuetatik % 12an, eta Europa mendebaldeko ugaztunen artean arauaren salbuespen dira 34 konparaziotatik % 11,5.

Intsektuetan, pigmentazioa areagotu egiten da kondizio heze eta hotzetan, eta murriztu eskualde lehor eta beroetan; hala ere, badirudi hezetasunak tenperaturak baino gehiago eragiten duela. Dobzhanskyk erakutsi du (1933c) araua bete egiten dela Iparraldeko Eremu Epeleko marigorrietan (*Coccinellidae*), eta zenbait datuk erakusten dute beste intsektu batzuetan ere betetzen dela (Zimmermann, 1931). Marigorrietan, Asia ekialdea da (Siberiaren ipar-ekialdea eta Japonia) pigmentazio handiko arrazen erdigunea; handik hego-mendebalderantz eta hego-ekialderantz jotzen badugu, arraza gero eta argiagoak aurkituko ditugu. Azkenik, arraza argi-argien erdiguneetara iritsiko gara, hau da, Kalifornia hegoaldera, mendebaldeko hemisferioan, eta Turkestanera, ekialdekoan. Nolanahi ere, arraza ilunenak eta argienak aipatu berri ditugun «erdiguneetan» bizi ohi diren arren, «erdigune» horiek aldatu egiten dira lekuz espeziearen arabera. Mundu Zaharreko espezie batzuek Errusiako Turkestanen dute despigmentaziorik handiena, beste batzuek Txinako Turkestanen (Tarim ibaiaren sakonunean), eta beste batzuek Persian.

II. Bergmann-en araua (ugaztun eta hegaztiarako sortu zen, baina ornogabe batzuetan ere erabil daiteke): klima hotzagoetan bizi diren arrazek gorputz handiagoa dute klima epelagoetan bizi diren espezie bereko arrazek baino. Bergmann-en arauak baditu salbuespen batzuk, baina ez araua baliogabetzeko bezain beste. Rensch-en arabera (1936), salbuespen gutxi daude: % 8 paleartikoko hegazti ez-migratzaileetan, % 12,5 Sunda Uharte Txikietakoetan eta % 26 Ipar Amerikakoetan. Europako ugaztunetan ez da hain ongi betetzen araua (% 40 salbuespen), eta Ipar Amerikakoetan, berriz, hobeto (% 19 salbuespen). Banaketa horizontala ez ezik, bertikala ere hartu du arauak: mendian, gorago dauden arrazak handiagoak dira behegaragoak baino.

III. Allen-en araua: eskualde hotzetan bizi diren ugaztun-arrazek buztan, hanka eta belarri laburragoak dituzte eskualde epelagoetako espezie bereko arrazek baino. Gauza bera gertatzen zaie hegaztien mokoan, hanken eta hegoen luzerei. Rensch-ek arau horren adibide-sorta ikaragarria eman du (1936), literaturan agertzen den hainbat familiari buruzko informazioa aztertu ondoren. Arauaren salbuespenak % 10etik % 36ra bitartekoak dira.

IV. Hegaztien hegoen formari buruzko arauak dio eskualde hotzagoetan bizi diren arrazek hego estuagoak dituztela eskualde epelagoetan bizi diren espezie bereko arrazek baino. Eskualde epeletan nahiz subtropikal eta tropikaletan bizi diren espezieen lagin handi batean, % 3an bakarrik aurkitu zituen salbuespenak Rensch-ek (1936).

V. Ugaztunen ilajeari buruzko araua: herrialde epelagoetako arrazek hotzetakoek baino ile laburragoa baina lodiagoa dute, eta ez haiek bezain eroria. Rensch-ek 16. taulan agertzen diren adibideak ematen ditu (1936).

16. TAULA

ILEAREN LUZERA (MILIMETROTAN) ETA ZABALERA (MIKRATAN)
ESKUALDE KLIMATIKO EZBERDINETAKO ARRAZETAN (*Renschen arabera*)

ESPEZIEA	JATORRIA	LUZERA	ZABALERA
Felis concolor	Mexiko	31,3	78,5
" "	Amazonas	11,5	80,9
Felis pardalis	Tibet	20,5	87,8
" "	Zambezi	10,1	84,7
" "	Kongo	12,9	72,4
Lutra lutra	Ekialdeko Alemania	22,9	46,2
" "	Zeilan	15,4	95,5
Canis vulpes	Ekialdeko Alemania	45,7	77,0
" "	Algeria	39,4	77,0
Capreolus capreolus	Altai	47,5	66,2
" "	Alemania	27,8	41,6

Guztiok dakigu landareak moldatu egiten direla beren habitateko kondizio klimatikoetara eta gainerakoetara, eta, beraz, ez daukagu horretaz gehiegi hitz egin beharrik. Landare-familia anitzetako bakanakoez basamortuko ingurunean izaten dituzten aldaketa paraleloak

edo konbergenteak jartzen dira adibidetzat gaur egun, eta biologiari buruzko lan askotan deskribatzen dira. Zoologia botanika baino askoz atzerago dabil organismoaren eta inguruaren arteko erlazioak deskribatzeko arauetan. Kontuan hartu behar da ingurumenarekin bat datozen ezaugarri antzekoak dituzten arrazak edo «ekotipoak» landare-espezie askotan sortzen direla, oso urrutiko erlazioa dutenetan ere bai (ikus, bereziki, Turessonen 1922ko eta geroagoko lanak).

Azaldu berri ditugun «arau» horiek erakusten dutenez, arrazen sorreraren eta ingurumenaren artean korrelazioak daude, eta, arraroa badirudi ere, korrelazio horiek hautespen naturalaren teoriaren kontra egiteko erabili dira behin eta berriz. Garai batean ia biologo guztiek sinesten zuten hartutako ezaugarrien herentzian; horregatik sortu da pentsaeraren nahaste-borraste hori. Arraza-bereizketa ingurumenak fenotipoa aldatzearen emaitza zela uste zen, eta hozi-plasma aldaketak fenotipikoaren noranzkoan etengabe aldatzen zelako irauten zuela. Esperimentu batzuen emaitzek interpretazio hori ia erabat finkatu zutelakoan zeuden. Izan ere, emaitzok erakusten zuten arraza geografiko jakin batean ikusitako aldaketa baten antzekoa eragin daitekeela espezie bereko beste arrazetan ingurumen-eragile jakin batzuen mende jarritz. Hor ditugu Standfuss-en esperimentu klasikoak ere: Europa erdialdeko tximeleta-arraza batzuk hartu, bero-tratamenduan jarri eta espezie beraren Siriako eta Italia hegoaldeko aldaera ezagunen antzekoak lortu zituen. Halaber, Europa erdialdeko arrazak Eskandinavia iparraldeko formaren antza hartu zuen tratamendu hotza jaso ondoren. Ugaztun bat hotzetan edo berotan jarritz gero, ile luzeagoa edo laburragoa izango du, hurrenez hurren; latitude altu eta baxuetako arraza geografikoak bereizten dituzten aldaketen antzekoa da hori (ikus 16. taula). Animalia bati ingurumen-estimulu egokiak aplikatuz —tenperaturara edo hezetasuna, edo biak nahasita— aldaketak eragin daitezke; aldaketa horiek Bergmann-en, Allen-en eta Gloger-en arauen homologoak dira (ikus gorago). Gauza bera gertatzen da landareetan; kanpoko eragileen tratamenduen bidezko aldaketa fenotipikoek naturan dauden arrazen eta espezieen ezaugarriak har ditzakete.

Goldschmidt-ek dioenez (1935), teorian, hozi-plasmaren aldaketak fenotipoan eragiten duen edozein aldaketa kopiatu egin daiteke aldaketa fenotipiko huts baten bidez, baldin eta teknika esperimental egokia garatzen bada. Era berean, *Drosophila melanogaster*

espeziearen temperatura-tratamendu berezi batzuk deskribatu ditu Goldschmidt-ek (1935); haien bitartez, bariazio fenotipikoak («fenokopiak») eragiten dira, intsektu horren andui mutante batzuen nahiko antzekoak. Friesen-ek antzeko emaitzak lortu zituen drosofilaren garapenaren etapak X izpien bidez tratatu zituenean (1936). Hala ere, bistakoa da ezberdintasun garrantzitsua dagoela mutante baten eta fenokopia baten artean. Mutantea aldaketa genotipikoa da, eta fenokopia fenotipoaren aldaketa besterik ez. Fenokopia baten ondorengoak ezin dira jatorrizko anduitik ezberdindu, fenokopia eragin duen ingurune berean garatzen ez bada behintzat; mutante baten ondorengoa, berriz, mutantea izango da. Gai horretaz aritzean, gogoan izan behar dugu beti funtsezko ideia bat, biologo batzuen lanetan agertzen ez dena: izaki bizidun batek ez du karaktere morfologiko bat edo bestea heredatzen, ingurumeneko estimuluei erantzuteko eredu jakin bat baizik. *Drosophila melanogaster* «normalaren» erantzuteko ereduak ezaugarri «normalak» edo «jatorrizko anduiarenak» dituen eulia sortzen du baldin eta ingurumena normala, ohikoa, bada; ingurunea nolabait aldatuta badago, ordea, fenokopia bat sortzen du. Mutante baten erantzuteko ereduak ezaugarri aberranteak sortzen ditu ingurune estandarrean garatu diren banakoetan. Bestela esanda, mutazioak aldatu egiten du erantzuteko ereduak, baina, fenokopian, erantzuteko ereduak bere horretan jarraitzen du.

Arraza geografikoak eratzeko, aldaketa fenotipikoez gainera, hereditarioak ere behar direla erakusten duten frogak azaldu ditugu jada. Berriro diogu, taxonomia esperimentalaren eskola botanikoaren lanak (Turesson, J. Clausen eta beste batzuk) agerian utzi du landareen tokiko bariazio txikiak ere hereditarioak direla sarritan. Espezie bereko baina habitat ezberdineko banakoak lorategi esperimental batean elkartzen direnean, ez dira elkarren berdinak izan arte itxuraldatzen, nahiz eta sarritan ikusteko moduko —eta batzuetan, harritzeko moduko— aldaketa fenotipikoak izan. Era horretako azterketa sistematiko gutxi egin dira animalietan, baina ez dago froga faltarik arraza geografikoak nagusiki hereditarioak direla erakusteko. Goian aipatutako bariazio geografikoaren «arauak» aldaketa genotipikoei dagozkie, eta ez aldaketa fenotipikoei soilik, Renschek berrikusitako datu esperimentalek adierazten duten moduan (1936). Arraza geografikoak jatorriz aldaketa batzuk zirela eta gerora herentziak konpondu dituela pentsatzea dakigun guztiaren kontra joatea litzateke, eta, era berean,

zentzugabea litzateke mutazioak hereditario bilakatutako fenokopiak direla pentsatzea. Horrenbestez, arraza geografikoak eratzeo prozesuan dauden erregulartasunak ez dituzte ingurumenaren mendeetako efektu zuzenak eragin, baina aldaketa fenotipikoek prozesu horren emaitzak imita ditzakete, hein batean. Hori guztia ikusirik, aldakortasun genotipikoaren eta fenotipikoaren arteko paralelismoak beste esanahi bat hartu du, sakonagoa.

Bi metodoren bidez lor daiteke moldaera, alegia, organismoaren eta ingurumenaren arteko harmonia. Lehenik, genotipoak kanpoko estimuluei erantzuteko eredua egokitu egin daiteke kondizio «naturaletan» seguru asko aurkituko ditugun ingurumen-eragileen efektuetara. Bestela esanda, eragile horien inpaktuaren aurrean, ingurumen jakin horretan bizirauteko aukera gehien dituen fenotipoa sortuko du organismoak. Genotipo ideala edozein ingurumeni erantzunik onena emateko gai izango litzateke. Badirudi, ordea, ez dagoela halako aldakortasun-eredua garatu duen organismorik. Ingurumenera moldatzeko bigarren metodoa «espezializazio genotipiko» deiturikoa da. Genotipoan aldaketaren bat gertatzen bada, erantzuteko eredua ere aldatu egiten da; aldaketa horietako batzuei esker, baliteke genotipoak erantzun egokia ematea arbasoak huts egiten zuen lekuan. Adibidez, genotipo normalari esker, *Daphnia longispina* espezieak 20 °C-an biziraun dezake, baina ez 27 °C-an; Banta-k eta Wood-ek aurkitutako mutanteak (1927), aldiz, 30 °C-an biziraun dezake, baina ez 20 °C-an. Hautespena ez da genotipoaz arduratzen, haren propietate dinamikoez arduratzen da, haren erantzuteko ereduaz; eta horixe da bizirauteko borrokan dagoen egokitasun-irizpide bakarra.

Lamarckismoaren printzipio nagusietako bat da genotipoak ingurune «normalean» dauden ingurumen-estimuluei ematen dien erantzuna guztiz adaptatiboa izaten dela. Genetika modernoaren ikuspuntutik, ikusitako errealitatearen adierazpen zehatza da hori, betiere argi utziz genotipoak ez duela bere burua aldatuz erantzuten, fenotipo eraldatua sortuz baizik. Klima hotzean ilaje luzeagoa eta ugariagoa garatzearen balio adaptatiboa begien bistakoa da. Hori onartuz gero, ondorio hau aterako dugu: klima hotzean, gainerako kondizioak berdinak izanda, ilaje beroagoa sortzen duten genotipoen alde jokatu du hautespen naturalak. Klima beroan, genotipoaren hautespen-balioa alderantzizkoa izango da. Horrenbestez, herrialde hotzetan bizi diren

ugaztun-arrazek herrialde beroetako espezie bereko arrazek baino ile luzeagoa eta eroriagoa izateak hautespen naturala gertatzen dela frogatzen du.

Ez dira horren erraz interpretatzen aldakortasun geografikoa gidatzen duten beste arauak, ilajearen aldakuntzari buruzkoak ez direnak (gorago hitz egin dugu horietako batzuetaz). Arazoa fisiologikoa da, batik bat, baina arraza geografikoen fisiologia konparatiboan hasiberriak gara oraindik. Lan-hipotesi gisa, pentsa dezakegu Bergmannen araua (gorputz handia klima hotzean, eta txikia beroan) animaliak tenperatura erregulatzen duelako gertatzen dela. Banako batek gorputz handia badu, gorputz-azalera txikiagoa izango du proportzioan, eta, beraz, ez du hain erraz galduko beroa. Antzekoa esan dezakegu Allenen arauari buruz ere. Gorputz-atal irtenek —gorputz-adarrekin, buztanek eta belarriekin— azkarrago galtzen dute beroa. Beraz, atal horien azalera handitzea kaltegarria izan daiteke klima hotzean, eta onuragarria epelean. Ornodunei buruzko Glogerren arauak gogora dakarkigu giza azalak eguzkiarekiko duen erreakzioa, eta antzeko esanahia izan dezake (Rensch, 1936).

IZAERA GAINARTZAILEAREN JATORRIA

Fisher-ek hainbat artikulutan (1928, 1930, 1931, 1932) erakutsitakoaren arabera, aspalditik ezagutzen den eta genetikan bakarrik gertatzen den fenomeno batek, alelomorfo bat bestearekiko gainartzaile egiten duen fenomenoak, frogatu egiten du hautespen naturala eraginkorra dela populazio naturaletan. Fisherren arrazoibidearen abiapuntua ondo finkatutako errealitate bat da, hain zuzen ere, mutazioak, berezkoak nahiz X izpien tratamenduen bidez eragindakoa, jatorrizko anduiarekiko azpirakorrak izan ohi direla. *Drosophila melanogaster*en jasotako mutazioetatik berrehun baino gehiago azpirakorrak dira, eta gainartzaileak hamahiru besterik ez. Datu horietan ez da sartzen hilgarri azpirakorren kategoria handia. Izan ere, haien homologoak, hilgarri gainartzaileak, zailak dira detektatzen, eta, beraz, bi kategorien maiztasun erlatiboak ezin dira zehaztasunez zenbatetsi. Jakina, gogoan izan behar da izaera gainartzailea versus izaera azpirakorra maila kontua dela. Azpirakor kategoriako gene mutante batzuek efektu eskasa eragiten dute heterozigototasunean, eta gainartzaileetako inork ez du jatorrizko anduiaren alelomorfoen ekintza erabat

ezeztatzen. Dena den, oso argi dago mutante azpirakor gehiago daukela *Drosophila melanogaster*en eta beste espezie gehienetan. Hala ere, mutante baten gainartzaile-maila zoriak erabakiko balu, mutante gehienak tartekoak izango lirateke heterozigotoetan, ez gainartzaile, ez azpirakor. Gainartzaile izatetik hurbil dauden mutanteek eta azpirakor izatetik hurbil daudenek maiztasun antzekoa izan behar lukete; oso txikia biek ere.

Gure denbora-eskalan laborategian edo naturan ikusten ditugun mutazio gehienak espezieen historian behin eta berriz gertatu direla uste du Fisher-ek, arrazoi sendoetan oinarrituta. Uste horrek dakartzan ondorioak ere azaldu ditu. Gauza jakina da (ikus II. kapitulua) mutazio gehienek kalte egiten diotela eramailearen bizigaitasunari homozigoto direnean. Azpirakorrek direnez, heterozigotoak jatorrizko anduia baino zertxobait kaskarragoak dira, izatekotan. Populazio basatietan, mutante gehienek heterozigoto-maiztasuna homozigotoena baino askoz handiagoa da. Hori bai, mutazio «berriak» (hau da, lehenagotik behin eta berriz gertatu ez direnak) ez dira izango ez gainartzaileak, ez azpirakorrek, eta, beraz, heterozigotoak jatorrizko anduiaren eta mutante homozigotoaren tartekoak izango dira, bai karaktere morfologikoetan, bai bizigaitasunean. Hori dela eta, heterozigotoak desabantailan egongo dira jatorrizko anduiarekiko. Mutazio bat 1:1.000.000 proportzioan gertatzen bada, eta heterozigotoaren bizigaitasuna jatorrizko anduiarenaren % 99 bada, mutazio horrek 1:10.000 ($q = 0,0001$) orekamaiztasuna izango du populazioan. Bizigaitasuna % 90ekoa izanez gero, orekamaiztasuna $q = 0,00001$ da, eta % 50ekoa izanez gero, $q = 0,000002$. Hortaz, orotara populazio handia osatzen duten espezie askotan eramaile heterozigoto mordoa egongo lirateke.

Eramaile heterozigotoen bizigaitasuna hobetu egin daiteke; horretarako, gene batek edo batzuek indargabetu egin behar dituzte mutazio heterozigotoaren efektuak, hau da, mutazioa azpirakor bihurtu behar dute. Aldaketa eragiten duten gene horiek beraiek jatorrizko anduia kaltetzen ez badute, hautespen-abantaila bat izan behar dute mutazio jakin bat gertatzen ari den populazioan; hala, denboraren poderioz, baliteke espeziea aldatzaileekiko homozigoto bilakatzea. Fisherren ikuspegitik, jatorrizko anduia gainartzailea bada alelomorfo mutanteekiko, ez da berezko propietate batzuk dituelako, gene aldatzaileen sistema bat duelako baizik; izan ere, gene horiek azpirakor

bihurtzen dituzte maiz gertatzen diren mutazio gehienak. Ikuspegi horren aldeko frogak azalduko ditugu labur-labur.

Drosophila melanogaster espezieko gene batzuk behin eta berriaz mutatzeko direla ikusi da, eta propietate bereizgarriko alelomorfo batzuk (alelomorfo anizkoitzak) sortzen dituztela. Drosofilaren «white» geneak hainbat begi-kolore sortzen ditu (zuria, marfila, eosina, abrikota eta beste batzuk) betiko gorriaren ordeaz. Beste organismo batzuetan ere badaude alelomorfo anizkoitzak, nola animalietan, hala landareetan; organismo horien jokaera xehetasun osoz aztertuta da, karrikariena batez ere (Wright, 1925). Alelomorfo anizkoitzen sorta ezagun gehienei buruz esan daiteke alelomorfo mutante gehienak, edo guztiak, azpirakorrak direla jatorrizko anduiaren genearekiko, hots, espeziearen banako normaletan (askeetan) aurkitutako alelomorfoarekiko. Alelomorfo mutanteak, aldiz, ez dira elkarrekiko ez gainartzaile, ez azpirakor, eta heterozigotoak bi mutante homozigotoen tartekoak dira. Fisherren teoriarik oinarrituta, haxe espero da: bi alelomorfo mutanterekiko heterozigoto diren banakoak bakanak izango dira populazio naturaletan, eta espezieak ezin izango du halako kondizio berezia erregulatzeko aldatzailerik eskuratu. Antzekoa esan daiteke beste gertaera bati buruz: mutante bat erabat azpirakorra izan daiteke jatorrizko anduiaren alelomorfoarekiko eta gainerakoan jatorrizko andui horren berdina izan, baina izaera azpirakor hori galdu egin dezake beste gene mutante ez-alelomorfo batzuk agertzen badira. Efektu anizkoitz nabarmenak (ikus II. kapituluak) izaten dituzten gene mutanteak karaktere batzuetan beste batzuetan baino gainartzaileago izan daitezke. *Drosophila melanogaster*en «white», «yellow», «ebony» eta beste gene batzuek ez dituzte kanpo-aldaketa nabarmenak bakarrik sortzen (begien eta gorputzaren koloreak, adibidez), barruko organoetan ere eragiten dituzte aldaketa txikiak diruditenak; espermatekan, adibidez. Kanpoko efektuak azpirakorrak dira jatorrizko anduiarekiko, baina barrukoak tarteko samarrak izaten dira heterozigotoetan (Dobzhansky, 1927). Ford-ek (1930) eta Fisher-ek (1932) esandakoaren arabera, haitespenak eragina du kanpoko aldaketetan, baina barrukoetan ez, ziur asko. Hori hala izanda, izaera gainartzailearen aldatzaileak kanpoko aldaketetan garatuko dira, baina ez barrukoetan. Espezie berezi gutxi batzuetan (adib. haztegiko hegaztietan), mutazio asko gainartzaileak dira jatorrizko anduiarekiko; Fisherrek emandako azalpen bereziaren arabera, badirudi kasu horiek bat datozela teoriarekin.

Wright-en (1929, 1930, 1934) eta Haldane-ren (1930) ustez, oster, izaera gainartzailea ematen duten gene aldatzaileen hautespen-tasak oso txikiak dira, hain txikiak ezen Fisherrek azaldutako prozesu filogenetikoa oso gutxitan gertatuko baita, inoiz gertatzekotan. Beraz, beste hipotesi bat proposatu dute, hautespen naturala kontuan hartzen duena baina ez Fisherren modu berean. Geneen ekintza entzimenaren antzekoa bada (eta hala uste dute egungo ikertzaile gehienek), jatorrizko anduiaren gene bakoitzak entzima asko sortu beharko ditu, «jatorrizko anduiaren fenotipo» edo «fenotipo normal» deritzoguna garatzeko behar beste. Izan ere, gerta daiteke atariko erreakzioak maiz gertatzea, eta dagokion genearen eraginkortasuna bikoiztean edo bidertzean ez sortzea garapenaren bide normalean ageriko aldaketarik, baina jarduera erdira murriztean erreakzio-kate osoa atzeratzea edo gelditzea. Kondizio horietan, «segurtasun-faktorea» prozesatzen duten jatorrizko anduiaren alelomorfoak, hau da, premiazko gutxieneko jarduera baino askoz handiagoa dutenak, onuragarriak izango dira organismoarentzat. Gene horren jarduera zeroraino murrizten duen mutazioa azpirakorra izango litzateke alelomorfo normalarekiko.

Fisherren eta Wright-Haldane-ren hipotesiak bereizten laguntzen duten datu esperimental gutxi daude. Harland-ek (1932-36), ordea, ikerketa batzuk egin ditu kotoi-landarearen (*Gossypium*) espezie ezberdinetako gene jakin batzuen arteko nagusitasun-harremanen gainean, eta ateratako emaitzak oso interesgarriak dira. Hostoak zimurtzen dituen mutazioa, «nano zimurtua» deiturikoa, sarritan ikusi da *G. Barbadosense* espeziean. Aldaera horretan, mutazioa azpirakorra da egoera normalarekiko. *G. hirsutum* kotoi-espeziean, berriz, mutante zimurtua ez da inoiz agertu. *G. barbadense* eta *G. hirsutum* espezieetako andui jakin batzuen arteko hibridoetan, F_1 belaunaldia heterozigotoa da mutante zimurtuarekiko, baina alelomorfo normala ez da erabat gainartzailea alelomorfo zimurtuarekiko; F_2 belaunaldian, aldiz, alelomorfo zimurtua hainbat eratakoa izan daiteke —azpirakorra batzuetan, tarteko zer bait beste batzuetan eta gainartzailea beste batzuetan—. Izan ere, *G. barbadense* espeziean zimurtuak azpirakor bihurtzen dituzten aldatzaileak daude, eta *G. hirsutum*en, berriz, ez. Emaitza horiek bat datoz Fisherren teoriarekin. Nano zimurtua azpirakorra da mutazioa jasan duen forma horretan, baina, hibridoetan, forma azpirakor hori galdu egiten da eta forma ezezagun bat osatzen da.

Harland, ordea, askoz haratago joan da egoeraren azterketan. *Gossypium barbadense* espeziearen mutante zimurtua *G. hirsutum*-ekin gurutzatu da esperimentu batzuetan. Hibridoak *G. hirsutum*-ekin behin eta berriz gurutzatuz lortutako anduiek espezie horren genotipoa zuten oro har, baina kromosoma batean edo kromosoma-zati batean gene zimurtua zeramaten. *G. hirsutum* espezieko anduiak erabiliz, Harland ohartu zen jatorrizko anduia zimurtuarekiko gainartzaile izatearen arrazoa ez zirela gene aldatzaile bereziak soilik, jatorrizko anduiaren aleomorfo-aniztasun handia ere bazela. Gainerako kondizioak berdinak izanda, zimurtuarekiko erabat gainartzaileak diren jatorrizko anduiaren aleomorfoak daramatzate andui batzuek; beste andui batzuetan, zimurtuak erdi gainartzaileak direla ikusi da. Gainera, mutazio zimurturik inoiz ikusi ez zaien *G. hirsutum* espezieko andui batzuek gene aldatzaileen sistema bat dute, mutazioa azpirakor bihurtzen duena, aldatzaile horiek *G. Barbadense* espeziean ikusitakoez bestelakoak badira ere. Antzeko emaitzak lor daitezke beste era batzuetan. Horrenbestez, zimurtua azpirakorra da andui horietako edozeinen genotipoaren jatorrian; andui horiek gurutzatzean, ordea, izaera gainartzailearen aldatzaile-sistemek huts egiten dute birkonbinazio mendeldarra dela eta. Harlandek *G. barbadense* x *G. hirsutum* gurutzaketatik (ikus gorago) atera zituen hasierako emaitza haiek aldatzaile-sistemen hutsegite horrek eragingo zituen, *G. hirsutum*-en aldatzaile gainartzaileak falta izateak baino gehiago. Badirudi frogak Fisherren teoriaren aurka eta Wright eta Haldanerenaren alde egiten dutela.

HAUTESPEN-TASA ETA OREKA GENETIKOA

Hautespen naturalaren teoriaren oinarri esperimentalak ez direla egokiak guztiek onartu behar dute nire ustez, teoriaren jarraitzaileek zein aurkariak. Orain arteko lanean, batez ere frogatu nahi izan da hautespen naturala populazio basatietan gertatzen ari den prozesua dela; eta lortu da helburua, hein handi batean. Aurreko paragrafoetan aurkeztutako frogak erakusten dute hautespenak aldaketa adaptatibo jakin batzuk dakartzala berekin. Hautespenaren ekintza teoriarik baka-rrik landu da, azterketa matematikoen bitartez. Lan teorikoen emaitzek (Haldane, Fisher, Wright) ez dute argirik egiten etorkizuneko esperimentuetarako.

Hautespen naturalaren teoriaren ideia nagusietako bat da espezie baten andui hereditario batzuek besteei falta zaizkien abantaila batzuk dituztela bizirauteko eta ugaltzeko. Matematikaren ikuspegitik, adibiderik errazena hautespen genetiko deiturikoa da; a eta A gene-alelomorfoak (1-5):1 proportzioan ugaltzen dira belaunaldi bakoitzean. Hautespen-koefizienteak (s) abantaila edo desabantaila neurtzen du. Hortaz, batez beste, a daramaten 999 gametok bakarrik funtzionatzen badute eta A daramaten 1.000 gameto geldi badaude, s balioa $+0,001$ izango da. Hasierako populazioan A eta a geneen maiztasunak q eta $(1-q)$ badira hurrenez hurren, hurrengo belaunaldian a genearenak $(1-s)(1-q)/1-s(1-q)$ eta A -renak $q/1-s(1-q)$ izango dira. A genearen belaunaldi bakoitzeko maiztasunaren aldaketa, orduan, $\Delta q = sq(1-q)/1-s(1-q)$ izango da. Hautespen-koefizientea (s) txikia bada, $s(1-q)$ balioa zerotik oso hurbil egongo da eta albo batera utz daiteke; beraz, $\Delta q = sq(1-q)$ izango da formula.

Naturan oso garrantzitsua izango da hautespen zigtotikoa — aa , Aa eta AA genotipoen eramaileek, hurrenez hurren, $(1-s)$ », $(1-hs)$ » eta 1 ugaltze-tasak izatea—. Horko s » hautespen-koefizienteak homozigotoetako baten abantaila edo desabantaila neurtzen du, eta hs' koefizienteak Aa heterozigotoena. Hautespen zigtotikoan, Wrightek emandako formula (1929, 1931) erabil daiteke q eta $(1-q)$ gene-maiztasunen aldaketa-tasa kalkulatzeko: $\Delta q = s»q(1-q)[1-q + h(2q-1)]$. Hautespen zigtotikoan gerta daiteke A genea a -rekiko erabat gainartzailea izatea, eta, beraz, Aa heterozigotoak AA homozigotoaren bizigaitasun berdina izatea; kasu hori garrantzitsua da, populazio basatietan gene mutante azpirakorrak baitira nagusi (III. kapitulua). Aise ikusten da gene-maiztasunaren aldaketaren formula honako hau izango dela: $\Delta q = s»q(1-q)^2$.

Haldanek kalkulu interesgarri batzuk egin ditu (1932), populazio baten osaera genetikoa hautespenaren eraginpean zer abiaduratan aldatzen den jakiteko. Hark dioenez, gene-maiztasun ertainetan, hautespenaren bilakaera nahiko azkarra da, oro har; hau da, nahiko belaunaldi gutxi behar dira aldaketa-kopuru jakin bat lortzeko. Aldiz, hasierako gene-maiztasuna oso txikia edo oso handia bada (populazioaren % 0 edo % 100 ingurukoa), hautespenaren bilakaera motel-motela da, baita hautespen-koefizienteak handiak izanda ere. Esaterako, hautespen-tasa $s» = 0,001$ baldin bada, 11,739 belaunaldi behar dira gene

gainartzaile bat $q = 0,000001$ maiztasunetik $q = 0,000002$ maiztasunera pasa dadin. Gene azpirakor bat antzera aldatzeko, 321,444 belaunaldi behar dira. Gainartzailearen bilakaerak aurrera jarraitu dezan, belaunaldi-kopuru hauek behar dira:

Maiztasuna	0,001—% 1	1—% 50	50—% 99	99—% 99,999
Belaunaldiak	6,920	4,819	11,664	309,780

0,001 baino baxuagoko hautespen-koefizienteak izanda ere prozesuak aurrera egingo duela aurreikus daiteke, hots, gene-maiztasunak balio oso txikitik % 100era edo alderantziz igaro daitezke bat-batean. Populazioaren andui genetiko jakin baten hautespen-abantailak edo -desabantailak, txikiak eta garrantzirik gabeak iruditu arren, azkenean funtsezkoak dira eboluzio-aldaketa gauzatzeko. Aldaketa gertatzeko, belaunaldi eta denbora asko beharko da, agian; ondorioz, zalantza egiten da hautespena bera bere kabuz eraginkorra ote den, denbora-eskala geologikoan bada ere.

Noski, mutaziorik gertatzen ez dela pentsatuta atera ditugu kalkulu horiek. Mutazioarekin batera gertatuz gero, hautespen-prozesua azkarrago gerta daiteke, edo alderantziz, are motelago. Hautespenak aukeratutako alelomorfo bateranzko mutazio bat alelomorfo horren mutazioa baino maizago gertatzen bada, prozesua askoz azkarragoa da hasierako mailetan. Maiztasunaren hasierako igoera horren ostean, mutazioak indarra galtzen du, eta hautespenak bakarrik areagotzen du maiztasuna —mutazio-tasa oso altua ez bada behintzat—. Hala, A alelomorfotik a -ranzko mutazio-tasa 1:1.000.000 bada, gene-maiztasuna belaunaldi bakar batean aldatuko da $q = 0,000001$ etik $q = 0,000002$ ra; 0,001eko hautespen-abantaila duen andui azpirakor batek (ikus gorago), oster, 321.444 belaunaldi beharko ditu halako aldaketa baterako.

Mutazio-tasa nagusia hautespenak aukeratutako alelomorfoa aldatzen duena bada, gene-maiztasuna ez da inoiz zerora edo unitaterira iritsiko; oreka genetikoa finkatuko da horren partez. Noski, gatazkan dauden mutazio- eta hautespen-tasen arteko erlazioak erabakiko du oreka non jarri. Mutazio-tasa eta hautespen-mota askoren oreka-balioak kalkulatzeko, Wrightek (1929, 1931a), Fisherrek (1930) eta beste batzuek emandako formulak erabil daitezke. Demagun A genea a bihurtzen dela mutazioz belaunaldi bakoitzeko u tasan, eta s intentsitateko hautespen genetikoak kontra egiten diola mutazio horri A ale-

lomorfoa abantailan jarritz; A -ren gene maiztasunaren (q) aldaketa-tasa hauxe izango da: $\Delta q = -uq + sq(1-q)$. Oreka lortuz gero, beste aldaketarik ez litzateke egongo, hau da, $\Delta q = 0$ izango litzateke. Ekuazioa ebazten badugu, oreka balioa $q = 1 - u/s$ dela ikusiko dugu. Hautespen zigotikoak kontra egiten dion mutazio bat badugu, aa , Aa eta AA genotipoak daramatzaten banakoek, hurrenez hurren, $(1-s)$, $(1-hs)$ eta 1 biziraute-balioak izango dituzte. Hortaz, oreka-balioa $q = 1 - u/hs$ da, h zerora iristen ez bada behintzat. Mutazio gainartzaile kaltegarri batean, Aa heterozigotoaren bizigaitasuna eta AA homozigotoarena berdinak badira, jatorrizko anduiaren geneak $q = 1 - u/s$ izango du oreka-baliotzat. Azkenik, mutazio azpirakor kaltegarri batean, jatorrizko anduiaren geneak $q = 1 - \sqrt{u/s}$ denean lortuko du oreka. Demagun mutazio-tasa (u) 0,00001 dela eta hautespen-koefizientea $s = 0,001$; gene mutante gainartzaile baten eta azpirakor baten aleomorfo normalen oreka-balioek $q = 0,99$ eta $q = 0,90$ izan behar dute, hurrenez hurren. Bestela esanda, populazioan mutazio azpirakor kaltegarri askoz gehiago pilatu daitezke gainartzaile kaltegarri baino. Horixe adierazten du populazio basatien azterketak.

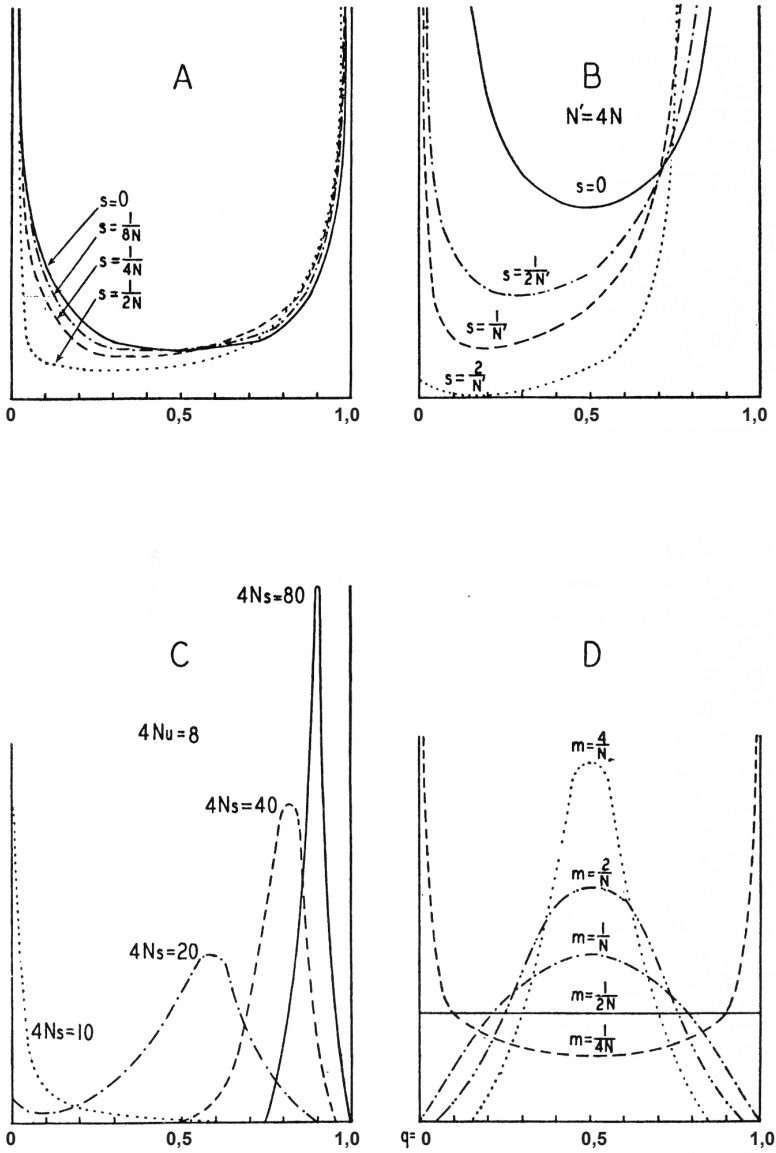
Mutazioaren eta hautespenaren presioen ekintza bateratuak eboluzio-aldaketak sortuz jarraituko du gene batzuek beren orekamaiztasunak lortzen ez dituzten bitartean. Gene guztiek lortuko balute oreka, eboluzioa gelditu egingo litzateke. Praktikan, ordea, oso zaila da hori gertatzea, oreka-balioak berak aldatzen ari baitira etengabe. Hautespenaren neurria eta zantzuak ingurumenaren araberakoak dira, eta mutazio-tasenak ere bai neurri txikiagoan. Ingurumena aldatu egiten da, eta ez aro geologiko batetik bestera bakarrik, urte batetik bestera ere bai. Hautespen- eta mutazio-tasak etengabe ari dira aldatzen, eta, beraz, oreka genetikoa ere bai. Mekanismo genetikoari esker, espezie baten populazioaren osaera inoiz ez da estatikoa. Eboluzionatzen ez duen espeziea desagertu egingo da segur aski. Hala ere, ez dago guztiz argi mutazioaren eta hautespenaren indarrak batzea aski den eboluzio etengabea lortzeko. Esan dugu jada noizean behin mutazio onuragarri berriak ager daitezkeela, eta haiek espezieko populazioa kontrola dezaketela. Gene-maiztasunek gorabeherak izaten dituzte hainbat generen oreka-balioak aldatzen direnean. Horregatik, prozesua itzulgarria da funtsean; izan ere, aldi bateko aldakuntzaren ondoren hasierako ingurumena berreskuratzen denean, oreka lehengora itzultzen da.

Prozesua lehengora itzultzea zaila da eta ez du eragin handirik eboluzioan (Wright, 1931a). Hori kontuan hartuta, bereziki garrantzitsua da hautespenaren eta aurreko paragrafoan aipatutako faktorearen —populazio-tamaina murriztearen— arteko erlazioak aztertzea.

HAUTESPENA, TAMAINA EZBERDINEKO POPULAZIOETAN

Orain arte, hautespen naturalaren ekintza deskribatu dugunean, ez dugu aintzat hartu hautespena zer tamainatako populazioan gertatzen den. Egia esan, biologiari buruzko literaturan, hautespenak eboluzioan duen zeregina lantzen denean, albo batera uzten da puntu hori. Hala ere, badakigu hautespenaren eraginkortasuna populazio-tamainaren arabera dela, hein batean; hautespenaren presio bera eraginkorra izan daiteke populazio handietan eta indargabea txikietan. Aurreko paragrafoetan, oreka genetikoaren formulez aritu gara; esan beharra dago populazio handi mugagabeak izan behar ditugula formula horiek aplikatzeko, edo, gutxienez, unitatea baino askoz handiagoko $4Ns$ eta $4Nu$ balioak dituztenak. Populazioaren banako-kopurua da N , V. kapituluaz azaldu dugun bezala.

Hautespenaren eta populazio-tamainaren arteko erlazioak sakon aztertu ditu Wrightek (1931a eta geroagoko lana); haren azterketa ulergaitz samarra da matematika aldetik, eta, beraz, ez ditugu xehetasun guztiak berrikusiko. Azken emaitza simple-sinplea da, ordea. V. kapituluaz dagoeneko ikusi dugun moduan, populazio txiki bakartuetan gene-maiztasuna (q) ez da betiko bere horretan geratzen; gora eta behera ibiltzen da. Mutaziorik edo hautespenik egon ezean, finkatu gabeko gene batzuk ($\frac{1}{2} N$) ezabatu egiten dira belaunaldi bakoitzean, alelomorfo batzuk finkatu eta beste batzuk galdu egiten baitira. Prozesu osoak aldakortasun hereditarioaren iturria agortzen du, pixkanaka baina etengabe. Populazio handietan, aldakortasun-eskasia hori ez da garrantzitsua, $\frac{1}{2} N$ frakzioa txiki-txikia baita. Hautespena gene-maiztasunen ausazko aldakuntzen kontrakoa da berez; hala ere, alelomorfo jakin batzuk finkatzeko (balio adaptatibo handiena dutenak) eta kaltegarrienak kentzeko joera du. Horrenbestez, bi prozesuak elkarren aurka daude, eta emaitza bakoitzaren indarraren arabera izango da.



15. irudia. Gene-maiztasunen banaketa, hautespenaren, mutazioaren eta migrazioaren presio ezberdinen eraginpeko populazio-tamaina ezberdinetan. Azalpen gehiago, testuan (iturria:Wright).

Populazioa zenbat eta txikiagoa izan, hainbat handiagoak izango dira gene-maiztasunen ausazko bariazioak, eta hainbat txikiagoa hautespen-presio txikien eraginkortasuna. Populazio txiki batean, hautespenak aukeratutako alelomorfoak galdu egin daitezke, eta bizigaitasunaren kontrako efektuak eragiten dituzten alelomorfoak finkatu. Beraz, eboluzio-aldaketek aurrera egin dezakete hautespenaren presioa aurka izanda ere.

Populazio-tamainaren eta hautespenaren eraginkortasunaren arteko erlazioa 15. irudiko diagrametan dago irudikatuta. Diagrametan, abzisak $q = 1$ gene-maiztasunetik (finkatzea) $q = 0$ maiztasunera (galtzea) bitartekoak adierazten ditu. Ordenatua bi eratara interpreta daiteke. Batetik, populazio naturalak gene askotan bereiz daitezkeenez, gene aldakor ezberdinek populazio bakar batean izango duten patua har dezakegu kontuan. Gene horietako batzuk finkatu egingo dira, beste batzuk galdu eta beste batzuk finkatu gabe geldituko dira, hau da, maiztasun ezberdineko ($0 < q < 1$) bi alelomorfo edo gehiagok sortuko dituzte. Gene-maiztasun ezberdinek populazioan zer maiztasun duten adierazten dute diagrametako ordenatuek. Bestetik, gene berak populazio ezberdinetan izango duen patuari begiratu diezaiokegu; adibidez, espezie bereko azpitaldeetan, hau da, espezieak dituen kolonia bakartuetan. 15. irudiko ordenatuek gene-maiztasun jakin bat duten azpitaldeen maiztasunen berri ematen dute, beraz.

Populazio txiki batean (15A irudia), gene-maiztasunaren kurbak U formakoak dira. Horrek esan nahi du halako populazioetan gene gehienak finkatu edo galdu egiten direla. Kurbek erakusten dute hautespena ez dela batere eraginkorra populazio txikietan. $s = 1/8 N$ eta $s = 1/2 N$ bitarteko hautespen-koefizienteak izanda, kurben forma gutxi aldatzen da. Geneak ausaz galtzen edo finkatzen dira, hautespenaren presioari jaramon handiegirik egin gabe. 15B irudian, hautespenaren ekintza ageri da, 15A irudikoaren intentsitate absolutu berdinekoa baina lau aldiz handiagoko populazioan ($N' = 4N$). $s = 2/N$ ordenako hautespena nahiko eraginkorra da hor; kurba ez da jada U formakoa, eta eskuinaldeko gehieneko balioak adierazten du hautespenak aukeratutako gene-alelomorfo gehienak finkatu egiten direla eta ez hain sendo aukeratutakoen lekua hartzen dutela. Wrighten arabera (1931), kurba-familia hori deskribatzen duen ekuazioa $y = Ce^{4Ns/q} q^{-1} (1-q)^{-1}$ da; e logaritmo naturalen oinarria da, q gene-maiztasuna, s hautespen-koefizientea eta N populazioaren banako-kopurua.

Mutazioaren presioak hautespenarekin eta populazio-tamainaren faktorearekin egiten duen elkarrekintza are konplexuagoa da, noski. Kondizio jakin batzuetan —hautespenaren presioa eta mutazio-tasa magnitude-ordena berekoak eta oso txikiak direnean—, populazio txikietan gertatzen diren gene-maiztasunen ausazko bariazioak oso garrantzitsuak dira. Gene-maiztasunen kurba U formakoa da; horrek esan nahi du gene-alelomorfoak finkatu edo galdu egingo direla, mutazioaren eta hautespenaren presioak edonolakoak izanda ere. Unitatea baino txikiagoko $4Nu$ eta $4Ns$ balioak dituzten mutazio- eta hautespen-tasak jotzen ditugu txikitzat. Mutazioaren eta hautespenaren presioak, zenbat eta handiagoak izan orduan eta eraginkorragoak izango dira. Wrighten lanetik (1931a) hartutako adibide bat dugu 15C irudian. Irudikatzen duen populazioak tamaina ertaina du, neurrizko mutazio-tasa ($4Nu = 8$), eta, haren kontra, intentsitate aldakorreko hautespena. Hautespena $4Ns = 10$ mailakoa bada, mutazioaren presioak irabazten du. Hautespenak aukeratutako alelomorfoa galdu egiten da. Hautespenaren intentsitatea bikoiztuz gero ($4Ns = 20$), nabarmen aldatzen da egoera. Gene-maiztasunek neurri guztietako balioak har ditzakete. Hortaz, hainbat azpitalde bakartutan banatutako espeziea bada, populazioa tokiko arraza oso ezberdinetan banatuta egongo da; arraza horietako batzuen ezauzgarriek alde dute hautespena, eta beste batzuenek, nahiko kontra. Hautespena zorrotz doan heinean ($4Ns = 40$ eta $4Ns = 80$), bariazioa gero eta bitarte txikiagoa hartuz doa pixkanaka, eta gene-maiztasunak gero eta gehiago hurbiltzen dira oreka-balioetara. Hona hemen kurbak deskribatzen dituen ekuazioa: $y = Ce^{4Ns q} q^{-1} (1-q)^{4Nu-1}$ (u mutazio-presioa da).

Azterketa horretatik ondorio biologiko oso esanguratsua ateratzen da, hain zuzen ere, kolonia bakartuetan zatitutako espezie baten bereizgarri nagusia kolonia horietako populazio-tamaina murriztean sortzen dela. Kolonia guztien ingurumenak homogeneoak, hautespen-eta mutazio-tasak berdinak eta populazioen hasierako osaera berbera izanda ere, agertuko da ezberdintasunen bat denborak aurrera egin ahal. Nabarmenezkoa da ezberdintasun hori ez dela zertan adaptatiboa izan. Aintzat hartu behar da, hala ere, kolonia bereiziaz era askotako ingurumenetan bizi ohi direla. Kanpotik ikusita, badirudi bi faktore-etako batek eragiten duela bereizketa, populazio-tamaina murrizteak edo hautespenaren eraginak; baina naturan bi faktoreek eragiten dute

prozesua, eta, bata besteari aurrea hartzen badio, aldi baterako izan ohi da. Badirudi espezie-populazio bizidun baten oreka genetiko oso sistema hauskorra dela, eragile askok alda dezaketela.

V. kapituluaren aritu gara jada espeziearen populazioa koloniatan banatzearen auziaz eta berrikusi ditugu behaketetatik ateratako frogak. Gehitu behar da kolonietako populazioen bereizketa genetikoak —dena delako faktoreek eraginda— baduela kontrako indar bat: migrazioa, hots, kolonien arteko banako-trukea. Naturan nekez aurkituko dugu gainerako kolonietatik erabat bakartutako koloniarik. Koloniak geografikoki (ohikoena) edo beste modu batean (adibidez, ugalgarai ezberdinengatik) bakartuta egon arren, kolonia baten banako batzuk ondoko koloniararen igaroko dira eta bat egingo dute hango populazio ugalkorrekarekin. Kolonietako gene-maiztasunak ezberdinak badira, migrazioaren presio hori murriztu egingo da, eta, azkenean, aldea berdinduko du. Beraz, kolonia erdi bakartuek arraza bereiziak izaten jarraitu dezaten, bereizketaren eragileek kontrako migrazioaren presioak baino eraginkorragoak izan behar dute.

Wrightek matematikoki aztertu du (1931a) migrazioaren presioa gehienez ere zenbatekoa izan daitekeen kolonia erdi bakartuen bereizketa genetiko deuseztatu gabe. Demagun gene jakin batek % 50eko maiztasuna duela ($q = 0,5$) espeziearen populazio osoan; espeziearen kolonia erdi bakartuetan bananduta dago, eta bakoitzak bere populazioaren m proportzioa trukutzen du espeziearen populazio osoetik hartutako ausazko lagin batekin. $m = 0$ bada (erabateko bakartzea), kolonia bereiziek gene-maiztasun ezberdinak izango dituzte ($q = 0$ batzuetan, eta $q = 1$ beste batzuetan). Antzeko emaitza lortzen da $m = \frac{1}{4} N$ bada, 15D irudiko U formako kurbak erakusten duen moduan. $m = \frac{1}{2} N$ bada, berriz, migrazio-koefizienteak balio kritikoa hartzen du, hortik gora nekez finkatuko edo galduko baitira ausaz kolonia bereizietako gene-alelomorfoak. $\frac{1}{2} N$ balioa oso txikia da, bi belaunaldiko banako ugalkor bakarrek trukatzeko dela esan nahi du eta. Wrightek dioenez, ordea, espeziearen kolonia bat eta ausazko lagin bat teoriarik bakarrik trukatzeko dira, migrazioa ondoz ondoko kolonien artean gertatzen baita praktikan. Oso zabaldua eta tokiko populazio askotan banatuta dagoen espezie batek $\frac{1}{2} N$ baino handiagoko migrazio-koefizienteak baditu, azpitaldeen osaketa genetikoak asko aldentzen dira elkarrengandik.

ONDORIOAK

Aurreko bi paragrafoetan, populazio naturalen aniztasun genetikoaaren patuan (guk dakigula edo uste dugula) eragina duten faktoreak aztertzen saiatu gara. Espeziearen genotipoan etengabe ari dira gene-mutazioak eta aldaketa kromosomikoak sortzen eta finkatzen. Mutazio-aldaketa eta kromosoma-aldaketa anitz daudenez eta horietako batzuk arrazak eta espezieak bereizten dituzten elementu genetikoetan gertatzen direnez, ondoriozta daiteke mutazio-prozesua —terminoaren adiera zabalean— eboluzioaren oinarri dela. Alabaina, populazio bizidunetan gertatzen diren prozesuak nahiko garrantzitsuak dira mutazio-prozesuan, populazioen fisiologiaren arlokoak dira eta.

Aldakortasun hereditarioaren barreiadura, ugaltze-mekanismoaren barne-propietateek eragindakoa, prozesu funtsezkoenetako bat da, beharbada. Efektu bikoitza du. Bere burua aski duen populazio bakartu batean, uniformetasun genetikoa bultzatzen du, hau da, aldakortasuna galtzea, eta, ondorioz, moldatzeko gaitasunak murriztea. Hainbat kolonia erdi bakartutan azpibanatutako espezie batean, prozesu horrexek are gehiago bereizten du espeziearen populazioa, eta, ondorioz, moldatzeko gaitasunak ere murriztu egiten dira. Migrazio-prozesuak —tokiko kolonia erdi bakartuen arteko banako-trukeak— bakartzearen bereizte-efektuen kontra egiten du, eta uniformetasun genetikoa hartzea galarazten die azpitalde bereiziei. Azkenik, hautespen naturalak oztopatu egiten du ingurune-kondizio jakin batzuetan gene-aldaera kaltegarriak gehiegi pilatzea, eta detektatu eta zabaldu egiten ditu inguruneko kondizio estatikoetan espeziearen maila adaptatiboa areagotu dezaketen ohiz kanpoko mutazioak. Hautespen naturala ingurumen-aldaketak daudenean da ziur asko garrantzitsua; izan ere, naturan dauden elementuen bidez populazioaren osaera genetikoa berregiteko gai den beste mekanismorik ez da ezagutzen. Osaera genetikoa berregin egin behar da espeziea ingurunearen eskakizunetara egokitu dadin, eta desager ez dadin.

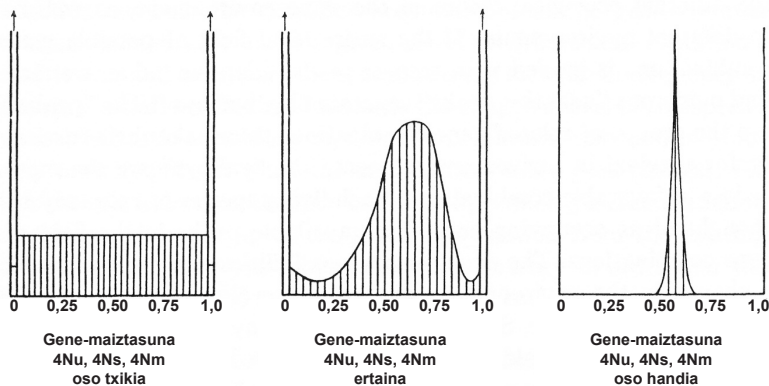
Prozesu biogenetiko gisa, eboluzioak goiko eragile guztien elkarrekintza behar du, noski. Horren ondorioz, eragile bakoitzaren garrantzi erlatiboaren arazoa azaleratzen da ezinbestean. Urtetan, eztabaidatu da arazo hori. Eztabaida horren emaitzak ez dira batere erabakigarriak izan orain arte; hainbat ikertzailek «eboluzioaren teoriak» idatzi dituzte, baina badirudi teorialariaren gustu pertsonalen arabera.

rakoak direla teoria horiek. Izan ere, ezin da egin teoria bat bizidunen mundu osorako, talde ezberdinen eboluzioa eragile batek baino gehiagok gidatu dezaketelako. Neurri batean behintzat hala da, dudarik gabe. Populazio-tamainaren faktorea ez da horren garrantzitsua izango espezie bat erruz badago banaketa-eremu jarraitu samarrean; bai, ordea, tokiko kolonia asko baditu eta kolonia bakoitzak behar bezala ugaltzen den populazio txiki bat badu. Bat-bateko aldaketa baten arrisku-puean dauden organismoetan hautespen naturala eta mutazioaren presioa garrantzizkoak dira; ingurumen iraunkor samarrean bizi direnetan, ez horrenbeste. Hala ere, eboluzioaren irudi orokor moduko bat egiten saiatzen gara beti. Wrightek oso ahalegin interesgarria egin du noranzko horretan (1931a, 1932), eta guk hari jarraituko diogu hein batean.

Organismo batek 1.000 gene baditu, eta gene horietako bakoitzak hamar aleomorfo sor baditzake, 10^{1000} gene-konbinazio eratu daitezke. Konbinazio horietako batzuk —gehientsuenak, segur aski— ez datoz bat eta ezin dute biziraun, baina, hala ere, beste asko harmonian daude ingurumen bereko nahiz ezberdinetako txoko ekologikoetan. Gene-konbinazioen eremu ideal osoa balio adaptatiboaren arabera sailkatuta baldin badago, hainbat «tontor adaptatibo» aurkituko ditugu «ibarrez» bananduta. «Tontorrak» erlazionatutako gene-konbinazioen taldeak dira, ingurumen jakin batean bizirauteko egokiak; «ibarrak», berriz, era guztietako konbinazio kaltegarriak dira. Espezie edo arraza bizidun bakoitzak gene-konbinazioen eremuan dauden tontorretako bat hartzen duela pentsa dezakegu. Bi eboluzio-aukera daude. Lehenik, ingurumena aldatzean gerta daiteke genotipo zaharrak ez egokitzea lehen bezain ondo. Sinbolikoki hitz eginda, «eremua» aldatu egiten da, tontor batzuk beheeratu egiten dira, eta ibar edo fosa zahar batzuk goratu egiten dira tontor bilakatu arte. Espeziea desagertzera irits daiteke, edo, bestela, berregin egingo du genotipoa gene-konbinazioekin «tontor» berriak irudikatu arte. Bigarren eboluzio-motan, espezieak bere bidea aurkitzen du tontor adaptatibo batetik eremu erabilgarriko beste batzuetara joateko, eta, beraz, erliebe orokorra nahiko jarraitua dela esan dezakegu. Oso gauza garrantzitsua nabarmendu behar da hor: espezieak ezin du aukerako gene-konbinazio horietako edozein berehala hartu. Konbinazio batzuk ez dira inoiz aurkitu eta probatu (kopuruak argi uzten du hori, edozein espezieetako banako-kopurua baino askoz handiagoa baita). Hortaz, tontor adaptatibo batetik beste batera (lehe-

nengoa baino handiagoa izan daiteke, baina «ibar» adaptatibo baten bidez banandua) igaro baino lehen, proba-hutsegite mekanismoa abiarazi behar da eskala handian, espezieak tontorraren inguruko eskualdea «explora» dezan eta beste tontorrera edo tontorretara doan aldapa aurkitu dezan.

Banandu gabeko espezie handi baten eboluzio-aukerak (16. irudia; 17. irudia, A, B, C) aztertuko ditugu lehendabizi; espezie horretan, behar bezala ugaltzen den populazioa handia denez, $4NU$ eta $4NS$ balioak unitatea baino askoz handiagoak izango dira, eta, kolonien artean banakoak azkar trukutzen direnez, ez dago bakartzerik. Espezie horretan, gene bakoitzak lortu egiten du azkenean, mutazioaren eta hautespenaren presioek agindutako oreka-maiztasuna. Mutazioa gogortzeak edo hautespena arintzeak bariazio ez-adaptatiboak areagotuko ditu.

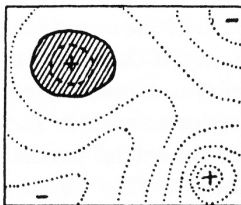


16. irudia. Populazio-tamainaren eragina gene-maiztasunen banaketan. Azalpen gehiago, testuan (iturria: Wright, aldatuta).

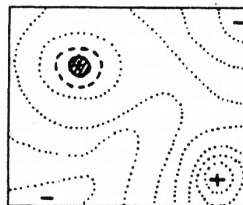
Espezieak okupatutako eremua (17A irudia) bere tontor adaptatiboaren hegaletara hedatzen da. Espeziea asko hedatzen bada, ondoko tontor adaptatibora iritsiko da eta hura ere okupatuko du. Mutazio onuragarri berriak gertatuz gero, tontor adaptatiboa handiagotzeko erabiliko dira. Mutazio-tasa murrizten bada edo hautespena gogortzen bada (17B irudia), espezieak atzera egin beharko du bere tontor adaptatiboaren goiko punturaino. Aldakortasuna murriztu egiten da, eta banakoen batez besteko maila adaptatiboa, berriz, handitu. Aukera gutxiago daude eboluzio etengaberako, hasiera-hasieran onuragarri di-

ren mutazioen bidez izan ezean. Mutazio horiek oso gutxitan agertzen direnez, muturreko espezializazioa gertatzen da, eta horrek heriotza dakar ingurumena aldatzen bada.

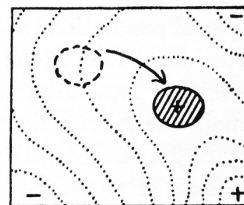
Ingurumena aldatzen bada, eremu adaptatiboaren erliebea ere aldatu egingo da. Tontorren eta ibarren goratze erlatiboak aldatu egin daitezke, eta tontorren kokapenak ere bai (17C irudia). Muturreko kasuetan, modu figuratiboan esanda, tontor adaptatiboak ihes egin dezake espeziearen azpitik, hura ibar batean utzita. Eboluzio-aldaketa ezinbesteko bihur daiteke espeziea desagertzea ez dadin. Populazio aldakor handia duen espezie bat berregituratu egingo da ingurunearen eskakizun berrietara egokitzeko, geneek oreka-balio berriak hartuko dituzte pixkanaka eta hortik ateratako tontor adaptatibo berria zaharra baino garaiagoa izango da.



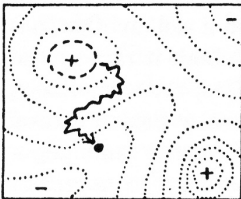
A. Mutazio gogortua eta hautespen arindua
4NU, 4NS oso handia



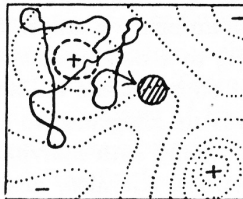
B. Hautespen gogortua eta mutazio arindua
4NU, 4NS oso handia



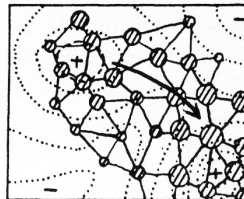
C. Ingurumenaren aldaketa kualitatiboa
4NU, 4NS oso handia



D. Endogamia itxia
4NU, 4NS oso txikia



E. Endogamia arina
4NU, 4NS ertaina



F. Tokiko arrazetan banatuta
4nm ertaina

17. irudia. Tamaina ezberdineko eta kondizio ezberdinen mendeko populazioen patua, gene-konbinazioen «eremu». Azalpen gehiago, testuan (iturria: Wright)

Populazio bat txikiagotzeagatik populazio ugalkorra oso txikia bihurtzen bada (4NU eta 4NS, unitatea baino txikiagoak; 17D irudia), aldakortasun hereditarioa murriztu egiten da, eta geneak finkatu egiten dira, dena delako balio adaptatiboak izanda ere. Espezieak eremuaren

zati txikiagoa hartuko du eta baliteke tontor adaptatiboa atzean uztea. Desagertzeko bidean jarriko da, hortaz. Populazio-tamaina ertaina bada (16 eta 17E irudiak), populazio handi batean hautespena arintzean edo mutazioa areagotzean gertatzen dena gertatuko da; espeziea tontor adaptatiboaren hegaletara hedatuko da eta, agian, beste batera doan aldaparekin egingo du topo. Ezberdintasun garrantzitsuena da populazio handiak bere tontor zaharra ere okupatzen jarraitzen duela, eta txikiagoa, berriz, osorik mugitzen dela batetik bestera. Azkenak desagertzeko aukera gehiago ditu, bistan da, eta, beraz, kaltegarria da eboluziorako.

Tokiko populazio askotan azpibanatutako espezieen kondizioak oso interesgarriak dira (17F irudia). Kolonia batetik besterako migrazioa maiz gertatzen ez bada, eta kolonia batzuetan behar bezala ugaltzen diren banakoen populazio-tamainak ertainak edo txikiak bada, espezieak probako talde batzuk sortuko ditu tontor adaptatiboaren inguruak esploratzeko. Probako talde horietako bakoitzaren patua 16, 17D eta 17E irudietan erakutsitakoaren antzekoa izango da, behar bada; bestela esanda, baliteke batzuk tontor adaptatibotik urrunegi joatea eta desagertzea. Dena den, ingurunea aldatu ala ez, espeziea eboluzio-aldaketa bat izateko leku onuragarrian dago, oro har hartuta. Izan ere, kolonia bat beste tontor batera doan aldapa batera iristen denean, bizkor-bizkor igo dezake, tamainaz handitu daiteke eta espezie zaharra ordeztu dezake, edo, errazago, berri bat eratu dezake tontor berrian. Hor hautespen naturalak lehia izango du populazio bereko banakoekin ez ezik (talde barruko hautespena), kolonia-unitate ezberdinekin ere (taldeen arteko hautespena). Ingurunea aldatzen bada, tontor adaptatiboaren ingurura lehenen iritsi den koloniak izango du aukera gehien garaile ateratzeko. Kondizio horietan, espezie hori eratorrietan bereiziko da, edo, bestela, beste maila batera pasatuko da.

Wrightek ondo arrazoitu zuen bezala (1931, 1932), azken hori da eboluzio etengabeko egoerarik onena, hau da, espeziea hainbat kolonia erdi bakartutan bereizita egotea. Izan ere, gauza asko ditu horrek bere alde. Idazle honi harrigarri egiten bazaio ere, ideia horrek ederki erakusten du arrazak eta espezieak bereizten dituzten ezaugarriak nekez izan dezaketela balio adaptatiborik, lehen bazutela esaten zen arren. Espezie bereko kolonia erdi bakartu batean, geneak finkatu edo galdu egiten dira, dena delako balio adaptatiboak izanda ere (po-

pulazio-tamaina murrizten delako), eta, ondorioz, kolonia bat beste-etatik hainbat karakteretan ezberdindu daiteke aldi berean. Ezaugarri horietako bat edo batzuk adaptatiboak izan daitezke, eta, haiei esker, baliteke espezieak beste lurralde edo gune ekologiko batzuk hartzea. Baliteke gainerako ezaugarriak adaptazioarekiko neutralak izatea, eta, hala ere, adaptatiboekin batera zabaltzea. Adibidez, *Drosophila pseudoobscuran* hain aldakor diren kromosoma-egiturak ezaugarri neutralizat jo behar dira ezinbestean, nahiz eta espeziearen populazioaren subdibisioetan arraza-ezaugarri bilakatu diren zenbait. Izan ere, orain espezieak okupatzen duen lurraldearen zati handi batzuetan kolonia txikiak bizi dira; noizbait espeziearen lehenagoko eremuaren ertz baten bizi izandakoak, beharbada. Kolonia horietan, egitura kromosomiko jakin batzuk zoriz finkatu ziren, baina, egun, eremu zabalean banatutako arraza baten propietate bilakatu dira.

Wright-ek ondorio hauek atera zituen (1932). «Ondorio nagusia da eboluzioa bere faktoreen arteko orekaren araberakoa dela. Gene-mutazioak beharrezkoak dira, baina mutazio gehiegik munstroak sortzen dituzte, ez eboluzioa; hautespena beharrezkoa da, baina hautespen-prozesu gogorregiak suntsitu egiten du aldakortasunaren esparrua, aurrera egiteko oinarria; espezie baten barruan tokiko endogamia nagusi izateak ondorio izugarri garrantzitsuak dakartza eboluziorako, baina endogamia itxiegiak espeziea desagertzera eramán dezake. Mota ezberdinak gurutzatzea onuragarria da neurrian izanez gero, baina ez gehiegi eginez gero. Orekarekiko mendekotasun horretan, organismo biziduna bezalakoxea da espeziea. Antolaketa-maila guztietan, faktoreen arteko oreka jakin bati eustean datza bizia».

VII

POLIPLOIDIA

ESPEZIEEN BAT-BATEKO SORRERA

III. kapituluari esan dugu berez ez dagoela espezie berri bat bat-batean sortzerik gene-mutazioaren bidez. Tesi hori frogatzeko erabilitako argudioa sinple-sinplea da. Espezie bateko arrazak —eta genero bateko espezieak are gehiago— gene askotan bereizten dira, eta normalean kromosoma-egituran ere bai. Mutazio batetik espezie berri bat sor dadin, mutazio horrek aldibereko aldaketak eragin behar ditu hainbat gene-locusetan, baita kromosoma-berregituraketa batzuk ere. Ikusi ditugun mutazio-tasekin, ia ezinezkoa da hori gertatzea. Espezieak eratzeko prozesua motel eta pixkanaka gertatzen da, eskala geologikoan ia.

Hortaz, nabarmentzekoa da espezieak sortzeko metodo mantso horrekin batera, beste era bateko mekanismoak egon behar lukeela naturan, espezie berriak azkar, tupustean eta erruz azaleratzen dituenak. Metodo motela bizidunen mundu osoan gertatzen da eta, beraz, metodo orokor deitu diezaiokegu; espezieen bat-bateko sorrera, berriz, talde batzuetan bakarrik gertatzen da —nahiz eta handiak izan— eta, guk dakigula, landareen erreinuan batez ere. Espezieak eratzeko azken metodo hori osagarri kromosomikoak bidertzearekin lotuta dago, poliploidiarekin, alegia. «Mutazio» terminoa adierarik zabalenean hartuz gero (II. kapituluari), poliploidia mutaziotik sortzen da, definizioz. Poliploidia eragiten duen «mutazioaren» eta gene-mutazioaren arteko ezberdintasuna oso argi dago, ordea, eta, praktikan, aise bereizten dira espezieak eratzeko bi metodoak. Gainera, espezieak gene-mutazioaren bidez eratzeko, pixkanaka berregituratu behar da arbaso-espeziearen genotipoa, eratorrien genotipoak sortze aldera. Espezieak poliploidiaz eratzen direnean, lehendik zeuden bi espezie hibridatzen direlako izaten da eskuarki. Osagarri kromosomikoa bikoiztu egiten da hibridoan, eta poliploideak bi arbasoek zituzten gene guztiak hartzen ditu, eta

berririk ez. Beraz, bi espezie zahar espezie eratorri bakar batean baten dira. Hala ere, arbaso-espezieak poliploidearekin batera bizitzen jarraitu dezake, eta, beraz, genero jakin bat gero eta anitzago bilakatzen da prozesuan.

17. TAULA

KROMOSOMA HAPLOIDEEN KOPURUAK, LOREA EMATEN DUTEN LANDAREETAN
(*Hernandesen arabera; iturria: Darlington, 1932*)

KROMOSOMA- -KOPURUA	ESPEZIE-KOPURUA	KROMOSOMA- -KOPURUA	ESPEZIE- -KOPURUA
12	391	15	27
8	332	22	25
7	236	32	25
9	170	28	24
16	153	19	22
6	134	26	20
10	126	36	19
14	125	30	11
24	80	23	8
11	70	45	8
21	64	42	6
18	58	3	5
17	48	38	5
20	47	40	5
4	42		39
27	31	Beste batzuk Totalak:	
13	30	12tik beheragokoak	1.242
5	27	12koak eta goragokoak	1.171

Espezieak eratzeko bi metodoek aniztasun organikoa areagotzen dute.

Generoetan zer kromosoma-kopuru dauden aztertuta ikusten da poliploidia oso zabalduta dagoela landareetan. Landare-zitologiaren historian oso goiz ohartu ziren genero askotako espezieen kromosoma-kopuruak gutxieneko edo oinarritzko kopuru baten multiploak direla. Hona hemen adibide klasiko batzuk: garian (*Triticum*) 14, 28 eta 42 kopuru diploidedun espezieak aurkitu dira (oinarrizko kopuru haploidea 7 da); urrelilian (*Chrysanthemum*) 8, 36, 54, 72 eta 90 (oinarrizko kopurua, 9); *Solanum* generoan 24, 36, 48, 60, 72, 96, ± 108 , 120 eta ± 144 (oinarrizko kopurua, 12); eta *Papa-*

ver generoan 14, 28, 42, 70, 22 eta 44 (oinarrizko kopuruak, 7 eta 11). Lorea ematen duten landareen kromosoma-kopuruen gaineko estatistika orokorrekin ere ematen digute erregularitasun interesgarri batzuen berri (17. taula).

2.413 espezieko lagin handi batean, kopuru batzuk maiz agertzen dira, zorizko banaketa batean espero den baino askoz maizago. 3tik 100era bitarteko kopuruen maiztasun-banaketa batean, ez dugu goi-maila bakar bat aurkituko zenbaki lehen batean; eta maiztasun handienak faktore baxueneko zenbakiak dituzte (8, 9, 12, 16, 18, 24, 27, 32 eta 36). Gainera, zenbaki baxu batzuek (8, 7, 9, 10, 11 eta 13) dituzten maiztasun erlatibo berberak dituzte haien multiploek (16, 14, 18, 20, 22, 26).

Winge-k (1917) nabarmendu zituen lehenengoz goiko erregularitasun horiek, landareen kromosoma-zenbakien banaketan aurkitutakoak. Hark ondorioztatu zuenez, osagarri kromosomikoak berriz bikoiztu ziren genero batzuen filogenian (poliploidia) eta horregatik agertu dira erregularitasun horiek. Halaber, Winge iradokizun bat egin zuen, profetikoa azkenerako; bi espezie diploideren arteko hibridoak kumeak izaten dituenean dago espezie poliploidea sortzeko probabilitate handiena, eta, batez ere, hibrido horretan kromosoma-parekatzea murriztu edo desagertu egin bada. Winge argudio teleologikoa erabili zuen hori ondorioztatzeko: kromosomak bikotekide baten «premia» du parekatzeko, eta premia horrek osagarri osoa bikoiztera bultzatzen dezake; hala, kromosoma bakoitzak bikotekide bat izango luke. Ondorio hori handik zortzi urtera berretsi zen alopoliploide emankorrak aurkitu zituztenean (Clausen eta Goodspeed, 1925). Orainsuago, Müntzing-ek (1936) arrazoi sendoak emanek ez erakutsi nahi izan du organismo ez-hibridoetan kromosomak bikoizteak ere (autopoliploidia) ondorioak dakartzala eta eboluzio-faktoretzat jo behar dela. Genetista eta zitologo gehienek ustez, ordea, zeregin handiagoa dute alopoliploideek.

Organismo-talde jakin batzuetan bakarrik sortzen dira espezieak poliploidiaz, baina gai interesgarria da, hala ere. Talde zehatz horietan, poliploidia filogenian betetzen du zeregin nagusia, nonbait. Gainera, espezieak poliploidiaz eratzeko metodoa zehatzago aztertu da esperimenduetan eta hobeto ulertzen da metodo zabaldua baino —espezieak mutazio-aldaketak metatuz sortzen dituen—.

AUTOPOLIPLOIDEAK

Espezie baten barruan, kromosoma-kopuru normalaren bikoitza duten banakoak sortzen dira batzuetan (autotetraploidia); ezagutzen den kromosoma-aberrazio zaharrenetakoa da. De Vries-ek *Oenothera lamarckiana* espeziean eginiko esperimentu klasikoetan «mutazio» erraldoiak ikusi zituen; espezie horrek 28 kromosoma zituen ohiko 14en ordean, eta, beraz, tetraploidea zen. Kromosoma-bikoizketaren hasierako adibide hori autopoliploidia edo alopoliploidia gisa sailkatu daiteke, nahiz eta gaur egun badakigun *O. lamarckiana* hibrido iraunkorra dela egituraz. Autopoliploidia eta alopoliploidia ar-terko bereizketa maila kontua dela nabarmentzeko balio du horrek.

Tetraploideak organismo askotan lortu dira esperimentuen bidez. Gregoryk 1914rako deskribatuak zituen *Primula sinensis* andui tetraploideak. Winkler-ek (1916) poliploidia eragin zuen *Solanum* generoan (tomatea), *S. lycopersicum* eta *S. nigrum* espezieak batean txertatuz. Txertatutakoan azaleratzen ziren kimu arrotzak tetraploideak ziren batzuetan. Jorgensen eta Crane-k (1927) eta Jorgensen-ek (1928) erakutsi dute txertatzea ez dela beharrezkoa prozesu horretan. *Solanum* landare gazteei burua kendu zieten, eta axilan kimuak eratzea oztopatu zuten, baina kailuaren azpian gartzaren diren kimu arrotzei hazten utzi zieten. Kimu arrotz horietako batzuk, % 6 inguru, tetraploideak ziren. Jakina, orbain-ehunaren inguruko zelulak zatitzean, kromosomak erdibitu egiten dira batzuetan dagokion zelula-fisiorik gabe, eta, beraz, kromosoma-kopuru normalaren bikoitza duten zelulak sortzen dira. Poliploideak lortzeko metodo hori *Solanum* landareetan ez ezik, beste askotan ere erabil daiteke (Karpenchenko, 1935). *Datura stramonium* edo asma-belarraren ehun somatikoetan ere ikusi dute Blakeslee-k eta Belling-ek kromosoma-kopurua bikoizteko prozesua (1924). Adar tetraploideak berez nahiz tratamendu hotzen eraginez agertzen dira landare horretan. Marshall-ek eta Wettstein-ek (1924, 1928) hainbat tetraploide eta sorta gehiagoko poliploideak sorrarazi zituzten hainbat espezie eta generotako goroldiotan. *Drosophila*-espezieetan ere agertu dira poliploideak. Batzuetan kromosomen osagai somatikoak dituzten gametoak sortzen direlako agertzen dira poliploide horiek. Espermatogonia eta oogonia tetraploideak ere ager daitezke gonadetan, eta seguru asko esperma- eta obulu-zelula diploideak sortuko dituzte.

Obulu diploide horiek esperma haploide arruntez ernalduz gero, banako triploideak eratzen dira.

Naturan, zenbait landareren forma poliploideak ahaide diploideen kromosoma-kopurua bikoiztuz sortu dira. Müntzing-ek (1936) zehatz-mehatz berrikusi du gai osoa, eta fenomeno horren berrogeita hamazortzi adibide eman ditu; guk horietako bi bakarrik landuko ditugu. *Biscutella laevigata* (Cruciferae familiako espeziea) Europa Erdialde osoan eta Italian dago. Espezie horren barruko arraza batzuek 18 kromosoma dituzte eta diploideak dira; beste batzuek, aldiz, 36 kromosoma dituzte eta tetraploideak dira (Manton, 1934). Arraza tetraploideen banaketa-eremua jarraitua da, Alpeak, Karpatoak eta Italiako eta Balkanetako iparraldeko mendiak hartzen ditu eta. Arraza diploideen eremua askoz txikiagoa da tetraploideena baino, eta ez da batere jarraitua, gainera. Diploideak ibai hauetako ibarretan bakarrik daude: Rhin, Elba, Oder, Danubio garaia eta horien ibaiadar batzuek. *Biscutella* familiako tetraploideak nola sortzen diren esperimentuetan ikusi ez bada ere, arbaso diploideetatik eratorri dira seguru-seguru; izan ere, tetraploidetik diploiderako aldaketa alderantzizkoa baino gutxiagotan gertatzen da, eta aukera gutxiago ditu andui bizigai bat sortzeko. Diploideak *Biscutella laevigata* espezieko arbaso-populazioaren erlikiatzat har daitezke, eta tetraploideak haien ondorengotzat. Europaren historia geologiko berriari buruz dakigunarekin bat dator interpretazio hori. Aro glaziarrean izotzez estali gabe zeuden eskualdeetan daude diploideak, landareak luzaroan bizi izan diren eskualdeetan, alegia. Arraza tetraploideak, ostera, aro geologiko berriago batera arte izozpean egondako herrialde-zatietan bakarrik daude, eta, beraz, beste lekuren batetik joandako etorkinak dira. Manton-ek ondorioztatu duenez, arraza diploideak aro glaziarreko erlikiak dira, edo aro glaziararren aurrekoak, bestela.

Tradescantia generoko espezie amerikar askotan ere antzeko harremanak ikusi dira (Anderson eta Woodson, 1935; Anderson eta Sax, 1936). Espezie horietako bakoitzean, arraza batzuek beste batzuen kromosoma-kopuru bikoitza dute. Adibidez, *T. occidentalis* espezieak Mendi Harritsuetatik Mississipi ekialdeko estatu lauetaraino doan eremua hartzen du. Eremu horren zatirik handienez tetraploideak bizi dira, baina, Texas erdialdeko eta ekialdeko lurralde txiki batean, diploideak. *T. canaliculata* espeziea *T. occidentalis* espeziearen

ekialdean dago batik bat, baina, Mississippiren mendebaldeko lurralde zabal samar batean, gainjarri egiten dira bi espezieak. *T. canaliculata* espezieko forma diploideak *T. occidentalis* diploidearen lurralde bera hartzen du ia. Andersonen ustez, hori ez da kointzidentzia hutsa. Aipatutako bi espezie horiek (eta beste batzuk) hartzen dituen eskualdea oso antzinako lurraldea da geologia aldetik, landareak betidanik izan dituen. Ziur asko, diploideak erlikiak dira hor ere, eta lurralde horretatik abiatuz zabaldu dira andui tetraploide arrakastatsuenak; *T. occidentalis* iparraldera eta ipar-mendebaldera hedatu da, batez ere, eta *T. canaliculata*, berriz, ekialdera eta ipar-ekialdera.

Osagarri kromosomikoa bikoiztean, gene gehiago agertzen dira, baina geneen arteko erlazio kuantitatiboak eta gene-mota berdinak dira, hau da, oreka genetikoa ez da aldatzen. Alabaina, poliploideek eta horien jatorriko diploideek ezaugarri morfologiko eta fisiologiko ezberdinak izaten dituzte normalean. Bolumen nuklearra handitzean zelulen fisiologia asko aldatzen delako izango da, ziur asko. Tetraploideek karaktereen konplexu erraldoia izan ohi dute, lehenengoz *Oenothera lamarckianaren* mutante erraldoian ikusitakoa. Müntzing-en arabera (1936), tetraploideak diploideak baino zurtoin lodiagoa izaten du, garaiera handiagoa, hosto handiagoak, lodiagoak, laburragoak eta zabalagoak, pigmentazio berde ilunagoa eta lore eta hazi handiagoak. Ezaugarri horietako batzuk esperimentuetan eta naturan, bietan, sortzen dira arraza tetraploideetan, baina badaude salbuespenak ere. Tetraploide batzuk, esaterako, ez dira diploideak baino garaiagoak. Gainera, arraza poliploide batzuk oso deigarriak dira, sistematistek hauteman, deskribatu eta izendatzeko bezain deigarriak; beste batzuk, aldiz, ez dira diploideen hain ezberdinak, eta ez dituzte banakoaren aldakortasun arruntaren mugak gainditu. Kromosomak bikoiztearen eta kanpoko ezaugarrien artean behar bezalako korrelaziorik ez dagoela nabarmendu du Wettstein-ek (1924, 1928). Adibidez, goroldio-espezie batzuetan, zelula-tamainak eta kromosoma-kopuruak korrelazio positiboa dute aztertutako aldaera guztietan, haploidetik oktoploidera eta handiagokoetara bitarteko guztietan. Beste batzuetan, zelulek tamaina bat izan dezakete gehienez, eta kromosomak berriz bikoizteak ez du gehieneko tamaina hori handiagotzen; baina txikiagotu egin dezake, eta landarea nano bihurtu.

Poliploidiaaren ondorio fisiologiko hutsen artean, hazkunde-tasaren beherakada da ohikoena. Tetraploideak diploideak baino mo-

telago garatzen dira, eta, beraz, denbora gehiago behar dute heldutasunera eta loratze-fasera iristeko. Ziur asko, zelula-zatiketaren tasa txikiagoari zor zaio ezberdintasun hori. Sansome-k eta Zilva-k (1933) tomate diploideetako eta tetraploideetako C bitaminaren kontzentrazioak erkatu dituzte, eta tetraploideek diploideen bikoitza edo dutela jabetu dira. Gainera, tomate tetraploideek diploideek baino ur gehiago dute, zelulosa eta hauts gutxiago eta nitrogeno eta proteina gehiago (Kostoff eta Axamitnaja, 1935). Ez da halako ezberdintasunik aurkitu, ordea, autore horiexek petunia diploideak eta tetraploideak konparatu dituztenean. Behatzaile askok nabarmendu dute poliploideak gogorra-goak direla ingurumen-kondizio jakin batzuetan.

Antza, osagarri kromosomikoa bikoizteak organismoaren erantzuteko erdua aldatzen du, eta horren eragina gene-mutazioarenaren antzekoa da zentzu horretan. Erantzuteko ereduan gertatzen den aldaketa oro bezalaxe, poliploidiak eragindakoa ere onuragarria izango da organismoarentzat ingurumen-kondizio batzuetan, eta kaltegarria beste batzuetan. Ez da harritzekoa, beraz, poliploide batzuen banaketa geografikoak eta diploideenak ezberdinak izatea. Bistakoa da hori jadanik aipatutako *Biscutella* eta *Tradescantia* generoetan. Tetraploideak diploideak baino andui ekologiko arrakastatsuagoak dirudite, eta aro geologiko berrietan beren eremu geografikoak zabaldu dituzte, diploideak atzean lagata erlikia gisa. Müntzing-en esanetan (1936), hogeita hamazortzi kasutan ditugu datu egokiak eskura, eta horietatik hogeita hamarretan dakigu edo susmatzen dugu diploideen eta tetraploideen banaketa geografikoa ezberdina dela. Ezberdintasun geografikorik ez dutenean, berezitasun ekologikoak dituzte poliploideek. Esaterako, *Allium schoenoprasum* diploidea Altai mendietako landare subalpetarra da; tetraploidea, berriz, garaiera txikiagoetan da ugaria. Beste espezie batzuetan, ostera, tetraploideak diploideak baino iparraldera-go daude edo alpetarragoak dira. *Eragrostis* generoan, diploidea urterokoa da eta habitat hezeetara moldatua dago; tetraploidea, aldiz, bizikorra da eta lehorra hobeto jasaten du; azkenik, oktoploidea ere bizikorra da eta hareazko dunetan hazten da (Hagerup, 1931).

Kromosomek meiosian duten jokabidea propietate garrantzitsua da autopoliploideetan (gai horren gaineko azalpen zehatza nahi izanez gero, ikus Darlington, 1932). Organismo diploide normal batean, kromosoma bakoitzak erabateko homologo bat izan ohi du, bat bakarrik. Hortaz, kromosoma haploide bezainbeste bibalente eratzen

dira, bi zatiketa meiotikoetako disjuntzioak normalak dira eta sortu-tako gameto guztiek kromosoma-sorta haploide osoa dute. Autopoliploideetan, kromosoma bakoitzak homologo bat baino gehiago ditu —bi triploidean, hiru tetraploidean, bost hexaploidean eta abar—. Bibalenteen ordeztalenteak, tetrabalenteak eta handiagoak eratzeko aukera agertzen da. Tetraploide batek tetrabalente-kopuru haploidea izan dezake edo parekatze aldakorra —proportzio ezberdinetan osatutako bibalenteak, tribalenteak, tetrabalenteak eta unibalenteak—. Horrek dakarren disjuntzioa anormala da sarri. Lehen zatiketaren ardatz-polo bakoitzak mota bereko kromosoma-kopuru berdina jaso beharrean (disjuntzio normala), disjuntzioa bestelakoa izan daiteke genetika edo kopuru aldetik.

Lehenengo kasuan, gametoei kromosoma batzuk sobera izango dituzte, eta beste batzuk faltan; azkenekoan, kromosoma-kopurua nahiz -mota antzekoak izango dira zatiketaren ondoren. Hala, tribalenteak bi kromosoma ematen dizkio polo bati eta bat besteari; tetrabalentea normal banandu daiteke polo bakoitzera bi kromosoma bidaliz, baina batera hiru eta bestera bat ere bidal ditzake; unibalenteak ausaz banatzen dira poloetan, baina bi zati berdinetan ere bana daitezke. Hori bai, tetraploide batek bere ezaugarriak dituen ondorengoa izan dezan, kromosoma-sorta diploide osoa duten gametoak bakarrik sortu behar ditu. Hala egin ezean, ondorengo kromosoma-kopurua ezegonkorra izango da. Oro har, kromosoma-sorta bakoitiko poliploide batek (triploidea, pentaploidea, etab.) ezin ditu bere ezaugarri berdineko ondorengoak horrela izan.

Esperimentuen bidez lortutako autopoliploideek meiosian anormaltasun asko zituztela ikusi zen behaketetan. *Datura stramonium* tetraploidean tetrabalenteak eratzen dira nagusiki (Blakeslee, Belling eta Farnham, 1923). Alabaina, aztertutako polenaren ama-zelulen % 70ek bakarrik banatzen zituen 24 kromosoma polo batera, eta 24 bestera. Gainerakoetan, gehienek 23-25 banaketa zuten, eta zelula gutxi batzuek are anormalagoa: 22-26 eta 21-27. Jorgensen-ek (1928) tomate tetraploidean ikusi zuen gehienbat bibalenteak zeudela eta meiosian kromosoma-banaketa oso erregularra zela; Lesley-k eta Lesley-k (1930), aldiz, emaitza ezberdinak lortu zituzten landare beraren beste andui batean, hain zuzen ere, bibalenteen eta tetrabalenteen kopuru ezberdinak eta 22tik 26 kromosomara arteko gametofitoak. Arbaso-

andui diploidearen osaera genetikoaren arabera jokatu du tetraploideak, beharbada. *Primula sinensis* tetraploidean, tetrabalentek zein bibalentek eraten dira, baina disjuntzioak erregular samarra dirudi (Darlington, 1931). Autopoliploide baten kume batzuek kromosoma batzuk sobera eta beste batzuk faltan izango dituzte. Kromosoma- bariazio horiek sarritan eramaileen bizigaitasuna murrizten dutenez, bali-teke poliploidea diploidea bezain emankorra ez izatea.

Esan daiteke, autopoliploidian mekanismo kromosomikoak berez jasaten dituen gorabeheren ondorioz, autopoliploidia ez dela hain erabilgarria eboluzio-metodo gisa. Dena den, espezie batzue-tako autopoliploideak arbaso diploideak baino arrakastatsuagoak izan direla ikusita, badirudi bariazio kromosomikoek eragindako desabantailak arindu egin daitezkeela poliploideek itxuraz fisiolo-gia hobea dutelako. Behatzaile askok erakutsi duten legez, naturan aurkitutako tetraploideek mekanismo kromosomiko egonkorra dute, esperimentuetako autopoliploideetan ikusitakoaren antzekoa. Man-ton-ek ikusi zuen (1934) *Biscutella laevigata* tetraploidea zertxo-bait aldakorra dela kromosoma-kopuruaren aldetik: aztertutako 67 landareetatik 54k (bakarrik) kopuru normala zuten (36); 2 landarek 34 kromosoma zituzten; 6k, 35; eta 5ek, 37. Diploideetan, badirudi kopurua (18) egonkorra dela. Hala ere, lotura horretan aintzat hartu behar da tetraploidea gai dela bere burua ugaltzeko, hazi bidez eta sexu gabe (sustraietan kimu arrotzak sortuz). Diploideetan kimuak ez dira inoiz ikusi horrela eraten. Halere, zerbaitegatik kromoso-ma-aparatuaren funtzionamendua anormala duten organismo asko (ikus X. kapitulua) ugalketa asexualaren metodoaz baliatzen dira. Müntzing (1936) ohartu da autopoliploide naturalen emankortasuna gutxiago murrizten dela batez beste esperimentuetakoena baino, eta, hortik ondorioztatu duenez, autopoliploideak espezie batean finka daitezen, espezie horren emankortasuna ezin da hautespen naturalak ezarritako gutxienekoa baino gehiago murriztu.

ESPERIMENTUEN BIDEZKO ALOPOLIPLOIDEAK

Errefauaren (*Raphanus sativus*) eta azaren (*Brassica oleracea*) generoen arteko hibridoetan ikusten da zer ateratzen den oso taxono-mia ezberdineko formak gurutzatzen direnean eta osagarri kromoso-mikoa bikoizten denean (Karpechenko, 1927a, b, 1928). Bi gurasoek

kromosoma-kopuru berdina dute, hamazortzi diploide. Gurutzaketa nahiko arrakastatsua da; 202 lore gurutzatuz 123 hibrido lortu dira. F_1 hibridoek 18 kromosoma dituzte; 9 errefauarenak eta 9 azarenak. Kromosoma-parekatzerik ez da gertatzen; 18 unibalente daude lehen zatiketaren metafasean, poloetan ausaz bananduta. Bigarren zatiketan, unibalenteak zatitu egiten dira eta kromosoma-kopuru ezberdineko zelulak sortzen dituzte (6 kromosomatik 12ra bitartekoak, batez ere). Polenaren ama-zelula batzuetan, aldiz, lehen zatiketa abortiboa da, eta sortzen diren nukleoek 18ko unibalenteak dituzte. Bigarren zatiketak bi espora sortzen ditu, eta, gero, polena; errefauaren zein azaren kromosomen sorta haploide osoa hartzen du polenak.

F_1 hibridoak antzuak dira ia; landare gehienek ez dute batere hazirik sortzen, baina gutxi batzuek bai (90 landarek 821 hazi sortzen dituzte). Azterketa zitologikoak erakusten du F_2 hibrido gehienek (229tik 213) 36 kromosoma dituztela beren zelula somatikoetan. F_1 hibridoaren osagarri kromosomiko osoa duten ohiz kanpoko gametoak elkartzean sortu dira halako landareak. F_2 landareek, hortaz, errefauaren 18 kromosoma eta azaren beste 18 dituzte, hau da, guraso-espezie bakoitzaren kromosomen sorta diploidea. F_2 hibrido horiek tetraploideak dira. Zatiketa meiotikoak oso erregularrak dira; F_1 hibridoetan, ostera, hainbat anormaltasun ikusi dira meiosian. Tetraploide horietan, 18 bibalente eratzen dira, disjuntzioa ohikoa da eta hortik ateratako zelula bakoitzak 18 kromosoma ditu, salbuespenak salbuespen. Errefauaren 9 kromosoma errefauaren 9 kromosoma homologorekin, eta azaren 9 kromosoma azaren 9 kromosoma homologorekin, parekatzen direlako agertzen dira 18 bibalente meiosian. Hortaz, antzeko kromosomak parekatzen dira (autosindesia), ez espezie ezberdinetakoak (allosindesia). Disjuntzio normala izanez gero, landare tetraploide batek sortutako gametoak eta F_1 hibridoaren ohiz kanpoko gametoak berdin-berdinak dira, eta azaren 9 kromosoma eta errefauaren 9 kromosoma izango dituzte.

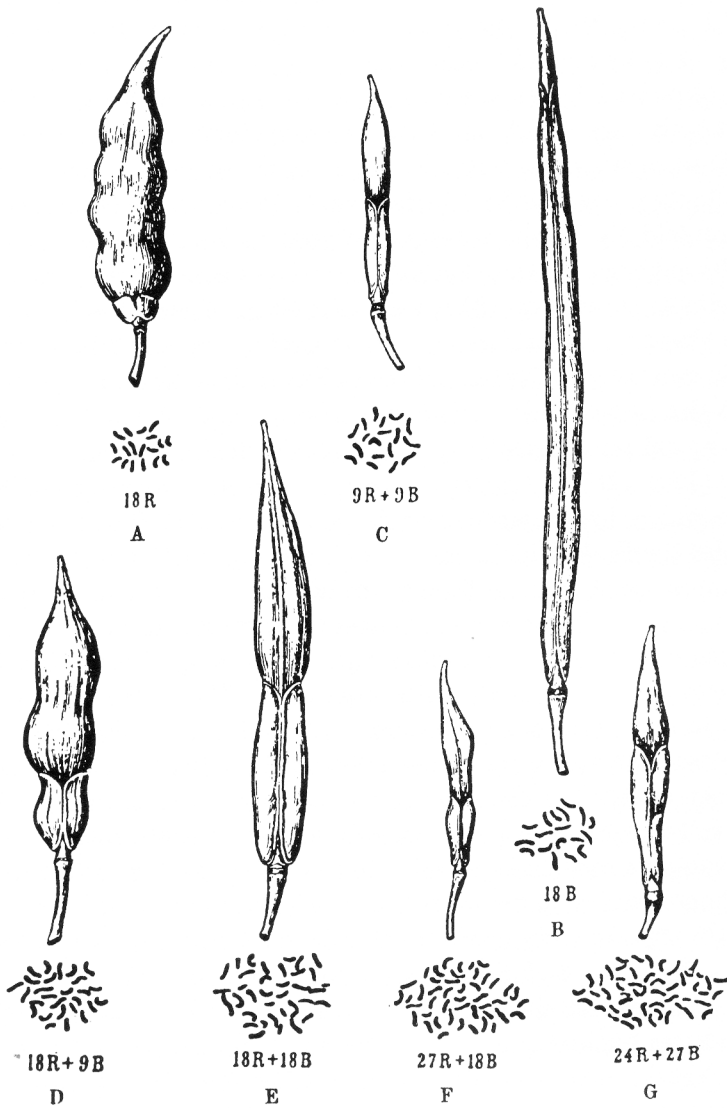
Landare tetraploideak guztiz emankorrak dira. Lore eta fruitu mordoa sortzen dute, eta fruitu bakar batetik 900 eta 1.000 hazi atera daitezke. Azaren fruituak 1.200 eta 1.300 hazi artean ditu, eta errefauarenak 600 bat. Gainera, tetraploide bat beste tetraploide batek ernaltzen duenean sortzen diren aleak gurasoak bezalakoxeak dira, bai itxuran, bai kromosoma-kopuruan. Hibrido baten kumeetan ere segregazioa gertatzea espero daiteke, baina ez da halakorik ikusi. Te-

traploide horiek, orduan, emankorrak izango dira eta lerro purua osatuko dute. Garrantzitsua da fenomeno hori zerk eragin duen ulertzea. Antza, meiosis irregularra delako da F_1 hibridoaren antza. Lehen zatiketa meiotikoan kromosomak ausaz banantzen direnez, sortzen diren gametofitoek osagarri kromosomiko desorekatuak dituzte, hau da, ez dute ez errefauaren kromosoma-sorta haploide osoa, ez azaren kromosoma-sorta osoa. Gametofito horiek ez dira bizigaiak edo baliagarriak. F_1 hibridoaren ohiz kanpoko gametoak, bi espezieen kromosoma-sorta osoak dituztenak, izango dira bakarrik bizigaiak. Tetraploidean, sortutako gameto guztiak antzekoak dira, F_1 belaunaldiaren ohiz kanpoko gametoak bezalakoak. Kromosomak orekatuta dauzkate, eta, beraz, bizigaiak eta baliagarriak dira. Tetraploidea emankorra da, meiosi erregularra duelako eta kromosoma-parekatze autosindetikoa.

Errefauaren eta azaren kromosomak birkonbinatzen ez direnez, ez da betetzen segregazio mendeldarra gertatzeko baldintza, eta hibridoak bere ezaugarri bereko aleak ematen ditu.

Hibrido tetraploideen morfologia errefauarenaren eta azarenaren ez bezalakoa da. Karaktere batzuk tartekoak dira, beste batzuk gurasoetako batenak eta beste batzuk hibridoarenak berarenak. Hala-beharrez, tetraploidearen hostotza errefauarenaren antzekoa da, eta sustraia azarenaren antzekoa; horrenbestez, ez du balio landatzeko. Fruituaren egitura (18. irudia) oso interesgarria da. Errefauaren fruitua fusiformea da, ez da zabaltzen; azarena, berriz, luzexka da eta erditik zabaltzen da. Hala ere, errefauaren fruituaren oinarria eta azaren bi oskoleko partea homologoak dira, eta azaren fruituaren muturra errefauaren antzekoa da. F_1 hibridoaren fruitua (18C irudia) adostutako egitura da nabarmen, beheko atala azaren antzekoa eta goikoa errefauaren antzekoa baititu. Tetraploideak F_1 diploidearen antza du, baina fruitu handiagoa (18E irudia).

Hibrido tetraploideek karaktereen konplexu erraldoia ere badute (lehen hitz egin dugu horretaz, autopoliploidiaren harira). Landare handi oparoak dira, zelula handikoak. Ez dute guraso-espezieek baino bizigaitasun eskasagoa. Tetraploidearen karaktereak uniformeak eta iraunkorrak direla ikusita eta gurasoen bi espezieekiko aldea nabarmena dela, ondoriozta daiteke espezie berri bat dugula esku artean, esperimentu bidez sortua —*Raphanobrassica* izena eman zaio nola sortua den adierazteko—.



18. irudia. Errefauaren (a), azaren (b) eta bien arteko hibridoaren (c) fruituak eta kromosomak, (c) F_1 hibridoaren diploidea; (e) *Raphanobrassica* generoaren tetraploidea; (d) triploidea; (f) pentaploidea. (Iturria: Karpechenko)

Raphanobrassica ez da esperimentuatarako haztegieta alopoliploidiaz sortutako espezie berri bakarra. *N. tabacum* (24 kromosoma haploide) eta *N. glutinosa* (12 kromosoma haploide) espezieen arteko hibridoetatik abiatuz, *Nicotiana digluta* espezie sintetikoa lortu izan da (Clausen eta Goodspeed, 1925; Clausen, 1928a). F_1 hibridoak lortzeko, zailtasunak egoten dira. Espero den kromosoma-kopuru somatikoa dute (36); meiosian, kromosoma horiek bibalente batzuk eratzen dituzte, baina gehienak unibalente dira. F_1 landare gehienak erabat antzuak dira, baina bada salbuespen bat, landare emankor bat, alegia. Salbuespenezko landare horren kumea F_1 bezalakoa zen kanpotik, baina erraldoitasun-ezaugarri batzuk ditu. Kromosoma-kopurua 72 da, guraso-espezieen kopuru diploideen batura ($48 + 24 = 72$), hain zuzen. Meiosian, 36 bibalente eratzen dira eta unibalenterik ez, eta gametoek 36 kromosoma dituzte, hau da, *N. tabacum* eta *N. glutinosa* espezieen kopuru haploideen batura. F_2 landareak emankorrak dira eta beren ezaugarri bereko aleak ematen dituzte; horiexek eta horien kumeak dira espezie berria: *N. digluta*. *N. diglutaren* historia eta *Raphanobrassicaren* kontrakoak dira, eta ezberdintasun garrantzitsu bat dute. F_1 hibridoak ohiz kanpoko gametoak sortzen zituen, osagarri kromosomiko-somatiko osokoak; horregatik sortu zen *Raphanobrassica*. Gameto horiek elkartzean, alotetraploide bat sortu zen, bi gurasoen kromosoma-sorta diploideak zituena. *N. digluta*, ostera, F_1 landare bakar batetik atera zen, anai-arreben artean emankorra zen bakarretik. Ohiz kanpoko landare horrek kromosoma-kopuru bikoitza zuen —ehun somatikoetan ez ezik ehun germinaletan ere bai, antza—, eta, beraz, alopoliploidea zen jada. Poliploidia sortzeko bi metodo horiek —gameto osoak sortzea eta kromosoma-kopuruaren bikoizketa somatikoa— bietan daude, bai autopoliploideetan, bai alopoliploideetan.

1932an, ordura arte lortutako alopoliploide esperimentalen hogeita zazpi adibide eman zituen Darlington-ek. Horien artean *Primula kewensis* da (18 kromosoma haploide, 36 diploide) zaharrenetako eta ezagunenetako bat; *P. floribunda* ($n = 9$) eta *P. verticillata* ($n = 9$) hibridoak gurutzatuz lortu zuten Digby-k (1912) eta Newton-ek eta Pellew-ek (1929). Hibrido diploideak erabateko gurutzaketa izan du (9 bibalente meiosian), baina oso antzua da, hala ere. Tetraploideak 18 bibalente eratzen ditu normalean, baina, batzuetan, 4 tetrabalente dauka eta hibridoak emankorra da. *P. kewensis* ez da zehatz-mehatz lerro purua; izan ere, batzuetan, banako aberranteak agertzen dira meiosiko

formazio tetrabalenteen ondorioz. *Digitalis purpurea* ($n = 28$) x *D. ambigua* ($n = 28$) gurutzaketatik irteten den F_1 belaunaldia erdi antzua da, meiosian 5 eta 12 bibalente artean eta 32 eta 46 unibalente artean sortzen baititu. *D. mertonensis* alotetraploidea lortu zen F_1 belaunaldian osagarri kromosomikoa bikoiztuz; arbaso diploidea baino askoz emankorragoa da, eta, normalean, 56 bibalente sortzen ditu eta tetrabalenterik ez (Buxton eta Newton, 1928).

Emaitza bereziki interesgarriak lortu dira *Crepis* generoko hainbat espezie gurutzatuz (ikus Babcock eta Navashin, 1930). *C. biennis* ($n = 20$) x *C. setosa* ($n = 4$) gurutzaketatik ateratzen den hibridoak 24 kromosoma somatiko ditu eta erdi emankorra da. Zatiketa meiotikoan, 10 bibalente eta 4 unibalente agertzen dira; bibalenteak bereizi egiten dira normalean, polo bakoitzera 10 kromosoma eramanez, eta unibalenteak, berriz, ausaz banantzen dira. Honela ulertu behar da hori: *C. biennis* bera poliploidea da eta 10 kromosomako bi talde ditu sorta haploidean; talde horiek homologoak dira, hein batean bederen, eta bibalenteak eratzen dituzte hibridoan. 4 unibalenteak *C. setosaren* kromosomak dira, beraz. F_2 belaunaldian eta geroagokoetan, hainbat andui agertuko dira, eta gehienak antzuak izango dira osagarri kromosomikoak bat ez datozelako. Alabaina, frogatu zen segregatzaile horietako bat emankorra zela eta lerro purua eratzen zuela; *Crepis artificialis* izena jarri zioten (Collins, Hollingshead eta Avery, 1929). *C. artificialis* zitologikoki aztertzean ikusi zen 24 kromosoma somatikok 12 bibalente eratzen zituztela meiosian. *Biennisen* 10 kromosomak pare eta *setosaren* bi zeudelako sortu zen osagarri kromosomiko hori. *Setosaren* lau kromosomak zitologikoki identifikatu ziren *artificialisen* kromosoma-taldean; izan ere, hauteman egiten dira hibridoan, *setosaren* kromosomak eta *biennisenak* ezberdinak baitira tamainaz eta beste ezaugarri batzuetan. *C. artificialisen* kromosoma-taldea ez da guraso-espezieen kromosomen batura totala, eta, alde horretatik, ez da alopoliploidea; segregatzailea da gehiago, eta kromosoma-konbinazio bizigaia du, meiosian bibalenteak soilik sortzen dituen.

Hollingshead-ek deskribatutako *Crepis capillaris* ($n = 3$) x *C. tectorum* ($n = 4$) hibridoek (1930b) eta Poole-k aztertutako *C. rubra* ($n = 5$) x *C. foetida* ($n = 5$) hibridoek (1931, 1932) badute bereizgarri bat: F_1 belaunaldian bibalenteak eratzen dira meiosian. Gurutzatutako espezie horiek harreman estuagoa dute, noski, lehen aipatutako

adibideetakoek baino, eta haien kromosomak «kidekoak» dira oraindik elkarrekin parekatzeko. Horietatik eratorritako alotetraploideek hainbat anormaltasun zituzten meiosian. *Rubra* x *foetida* tetraploideak, adibidez, 0 eta 5 tetrabalente artean eta 0 eta 10 bibalente artean ditu. F_1 hibridoak erdi emankorrak ziren, baina, horiekin alderatuz, tetraploideak ez ziren emankorrago bihurtzen, antzuago baizik. Hibrido diploidearen jokabideak eta hortik eratorritako aloploiploideak erlazio bitxia dute, nonbait. Hibrido diploideak gehienbat unibalenteak edo unibalenteak bakarrik eratzen baditu eta ia erabat antzua bada, osagarri kromosomikoa bikoizten denean emankortasuna indartu egingo da berriz eta bibalenteak etengabe sortuko dira (adib., *Raphanobrassica*). Bestalde, diploidean parekatzen jarraituz gero, baliteke tetraploideak tetrabalenteak eta beste aldakuntza batzuk izatea meiosian eta oso antzu geratzea. Arau hori (salbuespen batzuk baditu, hala nola *Primula kewensis*) Darlington-ek eman zuen lehenengoz (1928, 1932), eta datu berriagoek berretsi egin zuten. IX. kapituluaren hitz egingo dugu horren garrantziaz. Oraingoan, aski dugu hauxe nabarmenduta: erlazio estuko formen arteko hibridoetatik eratortzen diren aloploiploideak autoploiploideetarako trantsizioa dira, eta biek izaten dituzte etenak kromosoma-mekanismoan, nukleo bakar batean bi kromosoma homologo baino gehiago daudelako.

ALOPOLIPOIDEAK NATURAN

Esperimentu bidezko aloploiploideak lehendik zeuden hainbat espezie konbinatuz modu artifizialean sortutako andui berriak dira, eta sorta izugarria osatzen dute. Andui sintetiko horietako batzuk espezie berritzaile har daitezke. Izan ere, dituzten ezaugarri morfologiko eta fisiologikoen konplexuak ez dira ikusten beste inongo espezie ezagunetan. Gainera, aloploiploideak forma emankorrak dira eta lehenengo puruak eratzen dituzte; alde horretatik, naturako edozein «espezie onen» antzekoak dira, beraz. Azkenik, bakartuta daude gurasoengandik (orain ikusiko dugun eran), hibridoaren bateraezintasuna eta antzutasuna tarteko. Ez goaz urrunegi esatean aloploiploideek direla gaur egun genetistak duen tresnarik boteretsuena materia bizidunei forma berriak emateko. Naturan espezie berriak eskala handian sortzeko ere tresna horixe bera erabili da, orain frogatuko dugun eran. Aurretik zegoen espezie bat ustez arbaso dituenetatik abiatuz sintetizatzea behin

behintzat lortu da (*Galeopsis Tetrahit*). Beste bi kasutan, gutxienez, nahikoa arrazoi daude naturan aurkitutako espezie bat bi espezie eza-gunetatik sortu dela susmatzeko. Azkenik, kasu askotan ez dago zailentzarik espezieak aloploidiaz sortu direla, baina arbaso-espeziea zein den susmatu bakarrik egin daiteke.

Müntzing-ek *Galeopsis* generoari buruzko lan monografiko horretan erakutsi zuenez (1930, 1932), ikertutako zortzi espezieetatik seik kromosoma-kopuru haploidea dute, eta gainerako biek $n = 16$. Lehenengoen artean, *G. pubescens* eta *G. speciosa* daude, eta azkeneko artean, *G. tetrahit*. *Pubescens* x *speciosa* gurutzaketak erraz irte ten du aurrera *pubescens* guraso emea denean. F_1 hibridoa oso antzua da; haren anterek sortzen duten polenaren % 8,9 eta % 22,3 artean da polen benetan ona, eta obulu on gutxi sortzen ditu. Meiosian, bibalente- eta unibalente-kopuru ezberdinak sortzen dira. F_2 belaunaldian, landare triploide bakarra aurkitu zen ($3n = 24$). Ziur asko, F_1 hibridoaren osagarri somatiko (adib., *pubescens*en zortzi kromosoma eta *specios*aren beste hainbeste) duen gametoa eta zortzi kromosomako gametoa elkartzean sortu da landare triploidea; bi guraso-espezieen kromosoma-proportzioak ez daude argi azken horren gametoan. Landare triploide hori atzera *pubescens* espezie garbiarekin gurutzatu zen. Hazi bakarrak irten zuen atzerakako gurutzaketatik. Landare tetraploidea ($4n = 32$) hazi zen handik. Landare tetraploide hori emankorra zen, eta haren ondorengo anduiari «tetrahit artifizial» deitu zitzaion, orain azalduko ditugun arrazoiengatik. Triploidearen gameto oso bat eta *G. pubescens*en gameto normal bat elkartzean sortu zen tetraploidea.

G. pubescens eta *G. speciosa* espezieen arteko hibrido triploideak eta haren eratorri tetraploideak *G. tetrahit*en antz harrigarria dute. Azken espezie horrek, ordea, ez du parte hartu hibridoa eratzen. Müntzing-en arabera, banako batzuek antzekoak ez, berdinak ematen dute itxuraz. Antzekotasun horrek aditzera ematen du benetakako *G. tetrahit* espeziea alotetraploide gisa sortu zela *G. pubescens* eta *G. speciosa* espezieen edo antzeko anduien gurutzaketaren ondorioz. Proba batzuk egin ziren hipotesi hori baliozkoa dela frogatzeko.

Tetrahit artifizialak 32 kromosoma ditu zelula somatikoetan eta 16 bibalente meiosian, benetakako *Galeopsis tetrahit* espezieak bezalaxe. Zatiketa meiotikoak normalak dira, salbuespenak salbuespen. *Pubescens* eta *speciosa* espezieen arteko hibridoan F_1 belaunaldiak

aldakuntzak ditu meiosian; *Tetrahit* artifizialak, berriz, ez. *Tetrahit* artifiziala eta naturala gurutzatzean, normal garatutako kumeak sortzen dira; bi gurasoen antzekoak kanpotik. Banako batzuk erabat emankorrrak dira, eta beste batzuk, berriz, antzuak neurri batean; aintzat hartu behar da Müntzing-ek (1930) *G. tetrahit* espezie garbiaren lerro batzuetan ere ikusi duela antzutasun partziala. Zatiketa meiotikoak normalak dira; 16 bibalente eratzen dira eta disjuntzio erregularra izaten dute. Laburbilduz, *G. tetrahit* artifiziala eta naturala antzekoak dira, nola morfologian, hala jokabide genetiko eta zitologikoan.

Nahiko seguru gaude *Galeopsis tetrahit* naturala *pubescens* eta *speciosa* gurutzatu zirenean sortu zela, baina ez dakigu oraindik noiz eta nola. Huskins-ek datu osatuagoak ematen ditu (1931) *Spartina townsendii* belar-espeziearen gainean. Espezie hori 1870ean aurkitu zen, Ingalaterra hegoaldeko toki batean. Handik gutxira bildutako datuek adierazten zuten *S. townsendii* bizkor hedatzen ari zela. 1902an, espeziearen banaketa-eremua oso hedatua zegoen, Ingalaterrako kostan milaka eta milaka akre hartzeraino, eta, 1906an, Frantziako kostan agertu zen. Hedatuz eta hedatuz joan zen, eta, nekazaritzarako egokia denez, modu artifizialean ere sartu da munduko beste hainbat tokitan.

Spartina townsendii espeziearen jatorria eztabaidagai izan da bolada batean. *Spartina* generoko hainbat espezieren azterketa morfologiko konparatiboa egin ondoren, sistematistek adierazi dute *S. townsendii* beste bi espezieren arteko hibridoa dela, *S. stricta* eta *S. alterniflora* espezieen artekoa, hain zuzen. *S. stricta* Europako bertako espeziea da, duela 300 bat urtez geroztik ezagutzen dena; *S. alterniflora* Amerikakoa da, baina Ingalaterran sartu da, eta apur bat hedatu ere bai, toki batzuetan ohikoa bilakatu arte. Interesgarria da nabarmentzea *S. townsendii* espezieak, bere hedatze-prozesuan, *S. stricta* espezieak lehen okupatzen zuen lurraldea hartu duela, eta espezie hori ordeztu duela. *S. alterniflorari* berdina gertatu zaio *S. townsendii*rekin harremanetan jarri denean.

Spartina stricta espeziearen kromosoma-kopurua 56 (diploidea) dela ikusi du Huskinsek. *S. alternifloraren* $2n = 70$ da. *S. townsendii* beste bietatik eratorritako alotetraploidea balitz, bere kromosoma-kopuruak ustezko arbasoen kopuru diploideen batura izan behar luke, hau da, $56 + 70 = 126$. 126 kromosoma dituela ikusi da, bai, baina ± 2 kromosomako aldakuntza izan dezake. *S. townsendii*k meiosian bi-

balenteak ditu nagusiki, baina multibalente batzuk ere bai. Espeziean kanpo-ezaugarriak asko aldatzen direla ikusi da, eta horregatik daude multibalenteak. *Townsendii* hemeretzigarren edo hemezortzigarren mendean agertu zela uste da, Ingalaterra hegoaldeko kostan, segur asko.

Anderson-ek beste era batera frogatu du (1936) *Iris versicolor* espeziea beste bi espezetatik (*I. virginica* eta *I. setosa*) eratorritako alopoliploidioa dela. *I. virginica* bizi den eremua Virginiatik Atlantikoko kostaraino eta Mexikoko Golkoraino doa; espezie bereko arraza batek Laku Handietatik hegoaldera gelditzen den lurraldea eta Mississippiko eta Ohioiko ibarrak hartzen ditu. *I. setosaren* banaketa-eremuak bi zati ditu; arraza bat Alaskako Pazifikoko eta Bering Itsasarteko kostan bizi da, eta bestea Labradorren, Ternuan eta Eskozia Berrian. Aro glaziarren aurreko garaietatik bizirik irten duten espezieetat jotzen dira biak. *I. versicolor*, berriz, espezie gazteagoa izango da; izan ere, ipar-ekialdeko estatuetan, Labradorren, Saint Lawrencen, Laku Handietan, Wisconsinen eta Winnipegen bizi da. Eremu horren parterik handiena izoztuta egon zen, eta, beraz, hango flora nahiko berria dela uste da.

Azterketa zitologikoak oso-osorik berretsi du lehengo hipotesia, *Iris versicolor* espeziea *setosa* eta *virginica* sortu dela dioena, alegia. Kromosoma-kopuru diploide hauek dituzte: *setosak* 38, *virginicak* 70 edo 72, eta *versicolorek* $38 + 70 = 108$. Biek ere, *virginicak* eta *versicolorek*, kromosoma-lotura multibalente batzuk dituzte meiosian. Horrek eta kromosoma-kopuruak iradokitzen dute *virginica* bera bi espezie ezezagunetatik eratorritako alotetraploidea dela, eta bi espezie horiek *setosak* orain duen magnitude-ordenako kromosoma-kopuruak zituela; zaharregia da nola sortu zen jakiteko. Horrenbestez, *I. versicolorek* alohexaploidea izan behar du, kromosoma-kopuru bikoitza jaso baitu *virginicaren* antzekoa den gurasotik eta *setosaren* antzekoa den gurasotik. Hala ere, *versicoloren* ezaugarri morfologikoek zerikusi gehiago izango dute *virginicarenekin* *setosarenekin* baino.

Hiru espezien konparazio morfologiko zehatzean ikusten den lehen gauza da *Iris versicolor* hurbilago dagoela *I. setosaren* Alaskako arrazatik Labradorrekotik baino. Izatez, *versicoloren* ezaugarri gehienak *virginicaren* eta Alaskako *setosaren* tartekoak dira, nahiz eta lehenengora azkenekora baino gehiago hurbildu. *Versicoloren* zenbait ezaugarri, ordea, ez ziren aurkitu bi espezieetako batean ere. Hori azal-

tzeko, bi hauetako bat pentsatu behar da, ustezko arbaso baten aldaera desagertu batetik edo aurkitu gabe dagoen batetik sortu da *versicolor*, edo poliploidiarekin batera agertu zaizkio ezaugarri bitxiak. Bila ibili ondoren ikusi da lehenengoa gertatuko zela, ziur asko; Alaskako Yukon ibarrean arraza berri bat aurkitu da (*I. setosaren interior* aldaera), eta badu eskatzen den karaktereen konplexu hori. Esanguratsua da, antza, arraza berriak okupatzen duen lurraldea izotz kontinentalaren ondoan egotea, baina ez izotzez estalia.

Saiatu dira *Iris virginica* eta *I. setosa* modu artifizialean hibridatuz, baina emaitzetatik ezin da ezer garbirik atera. Garai ezberdinetan loratzen direnez, zaila da bi espezieak gurutzatzea; polinizazio batzuetatik atera ziren hazi hibrido batzuk, baina bat ere ez zen ernatu. Horregatik ez dugu pentsatu behar hibridazioak beti porrot egiten duela. Ez horixe.

Beste espezie batzuen jatorriari buruz antzeko frogak ditugu eskura; ez hain osatuak, agian. *Rosa wilsonii* alohexaploidea *R. pimpinellifoliatik* eta *R. tomentosatik* eratorria da (Blackburn eta Harrison, 1924); *Aesculus carnea* espeziea *A. hippocastanumen* eta *A. paviaren* arteko hibrido da (Skovsted, 1929); eta *Phleum pratense* hexaploidea *P. pratense* diploidea *P. alpinum* tetraploidearekin gurutzatzearen emaitza da (Gregor eta Sansome, 1930). *Penstemon neotericus* espeziea *P. laetusetik* eta *P. azureusetik* sortu dela ziurtatu du Clausen-ek (1933).

ESPEZIE POLIPLOIDEEN ARTEKO HIBRIDOAK

Alopoliploidea osatu zuten espezieek (bik edo gehiagok) zer kromosoma-sorta dituzten, horiexek izango ditu alopoliploideak. Esaterako, *Raphanobrassica* generoko banako batek errefauaren bederatzi kromosoma-pare eta azaren beste bederatzi ditu. Antzina agertutako alopoliploideetan, kromosomek denbora izango zuten aldaketak izateko (gene-mutazioak nahiz gene-berrantolaketak), eta jada ez dira izango arbaso-espezieen kromosomen berdin-berdinak. Alabaina, poliploide baten kromosomen eta bere diploidearenen arteko antzekotasun jakin batek luzaroan iraun dezake, eta, hibridoetan, parekatzean edo bibalenteak sortzean azaleratu daiteke.

Drosera longifolia espezie diploidea zirudiena ($n = 10$) eta *D. rotundifolia* tetraploidea ($n = 20$) gurutzatzean, kromosomek zer

jokaera hartzen zuten 1909rako deskribatu zuen Rosenberg-ek. Hibridoak 30 kromosoma somatiko ditu, eta, beraz, triploidea da. Meiosian, 10 bibalente eta 10 unibalente sortzen dira; bibalenteak ondo banantzen dira, eta, unibalenteak, berriz, ausaz. Kasu horretan, ezin da jakin zein kromosomak sortzen dituen bibalenteak. Pentsa dezakegu *D. longifoliaren* 10 kromosoma *D. rotundifoliaren* 10 kromosomarekin elkartzen direla, eta *D. rotundifoliaren* gainerako 10 kromosomak han uzten direla unibalente gisa; orduan, onartuko dugu espezie ezberdinen kromosomak parekatzen direla (alosindesia). Edo, bestela, *D. rotundifoliaren* 20 kromosomak 10 paretan elkartu daitezke, eta *D. longifoliaren* kromosomak parekatu gabe utzi; espezie bereko kromosomen parekatzea litzateke hori, autosindesia. Kromosoma antzekoak soilik parekatzen badira, autosindesiak esan nahiko luke *D. rotundifoliaren* bi kromosoma-sortak elkarren antzekoagoak direla bietako bat *D. longifoliaren* kromosomena baino. Horrez gain, allosindesiak adieraziko luke *D. longifoliaren* kromosomak *D. rotundifoliaren* kromosoma-sorta baten antz gehiago dutela bestearena baino, eta antzekotasun hori handiagoa dela beste edozein bi sortena baino; hortik ondoriozta daiteke *D. longifolia* *D. rotundifolia* poliploidearen arbasoetako bat dela.

Badirudi ondorio hori ateratzeko arrazoiak badaudela, esperimentuen bidezko alopoliploideek arbaso-espezieekin gurutzatzean izaten duten jokaerari erreparatuta. *Nicotiana digluta* sintetikoak (ikus gorago) 72 kromosoma ditu zelula somatikoetan, 48 (24 pare) *N. tabacum* arbasotik eratorriak eta 24 (12 pare) *N. glutinosatik* eratorriak. *Nicotiana* generoan oinarritzko kopurua 12 denez, *N. digluta* alohexaploidetzat hartu behar da. *N. digluta* atzera *N. tabacum*ekin gurutzatuta, 60 kromosomako hibridoa ateratzen da; pentaploidea (Clausen, 1928a). 60 kromosoma horien jatorria hauxe da: 36 *N. digluta*ren gametoak emanak dira, eta *N. digluta*ak, halaber, *N. tabacum*en 24 kromosoma eta *N. glutinosaren* 12 kromosoma ditu; gainerako 24ak *N. tabacum*en gametoak sartu ditu. Hibridoak 24 bibalente eta 12 unibalente ditu meiosian. Bibalenteak *N. tabacum*en kromosomak dira hor, eta unibalenteak gainerako *N. glutinosaren*ak. *N. digluta* x *N. glutinosa* gurutzaketatik 48 kromosomako hibridoa ateratzen da, meiosian 12 bibalente eta 24 unibalente sortzen dituen. Unibalenteak *N. tabacum*en kromosomak dira hor, eta bibalenteak *N. glutinosaren*ak (Clausen, 1928a, 1928b).

Espezie poliploideen arteko hibridoen kromosoma-parekatzea aztertzea metodo bat da harreman filogenetikoaren arrastoari jarraitzeko. Metodo horrek muga eta oztopo handi samarrak ditu, ordea, eta ondo jabetu behar genuke horietaz. Dagoeneko aipatu dugu zer zailtasun dauden autosindesia eta alosindesia bereizteko. Berez, badakigu bi prozesuak gertatzen direla; batzuetan, aparte, eta, beste batzuetan, nahasita. Edozein kasutan, frogak tentu handiz aztertu behar dira bi aukerak ezberdintzeko. Gainera, metodo horrek berak onartu egiten du hibrido batean parekatzen diren kromosomak «antzekoak» direla. Kromosomen antzekotasuna kontzeptu anbiguo da, ordea, zehatz-mehatz definitzen saiatzen ez bagara behintzat. Badakigu kromosomak ezberdin bilaka daitezkeela gene-mutazioak gertatzen direlako edo gene-antolaketa aldatzen delako (translazioak, alderantzizkatzeak, etab.), edo biak batera gertatu direlako. Aldaketa horiek batera gertatu beharrik ez dutela ere badakigu. Antza, urrutiko espezieak antzekoak edo oso ezberdinak izan daitezke gene-antolaketan (IV. kapitulua). Zein aldaketak erabakitzen du parekatze meiotikoa gertatuko den edo huts egingo duen? Kromosoma-parekatzea gene-antolaketaren antzekotasunaren arabera da (ikus IX. kapitulua), baina bibalenteak eratu arren ezin da esan bikoteak oso ezberdinak ez direnik beren geneen egoera alelomorfikoan.

Nicotiana digluta eta *N. tabacum* eta *N. glutinosa* espezieen arteko hibridoetan, kromosoma antzekoak elkartzuz sortzen dira bibalenteak, jakina; izan ere, *N. diglutaren* kromosoma batzuk *N. tabacum*en antzekoak dira nabarmen, eta beste batzuk *N. glutinosaren* antzekoak. Baina *Drosera rotundifolia* x *D. longifolia* hibridoaren kromosoma-parekatzea alosindetikoa dela jotzen badugu, ezin dugu ondorioztatu azken espeziea aurrekoaren arbasoa dela. Beharbada, *D. rotundifoliaren* benetako arbasoa nahiko espezie ezberdina zen, baina gene-antolaketa egungo *D. longifoliaren* antzekoa zuen nolabait. Bizi diren espezieen arteko hibridoetan bibalenteak nola eratzen diren aztertuz eginiko filogeniak benetako egoeraren gutxi beharakea besterik ez du ematen. Dena den, datu horiek frogatzen batzuk ematen dituzte espezie poliploideen izaera konposatuari buruzko ondorioak ateratzeko, eta baliagarriak dira horregatik bakarrik.

Nicotiana generoko espezieen arteko harremanak hainbat autotek aztertu dituzte: Clausen eta Goodspeed (1925), Goodspeed

eta Clausen (1928), East (1921), Clausen (1928a,b), Brieger (1928), Lammerts (1931), Webber (1930), Rybin (1927, 1929) eta beste batzuk. Genero horretako espezie-talde batek (*N. sylvestris*, *tomentosa*, *rusbyi*, *paniculata*, *glutinosa*) 12 kromosoma haploide ditu, eta beste talde batek (*N. tabacum*, *rustica* eta beste batzuk) $n = 24$. Beste kromosoma-kopuru batzuk ere badaude. *N. tabacum* eta *N. glutinosa* espezieetatik $n = 36$ duen espezie berri bat (*N. digluta*) sortzeaz ere aritu gara lehen. Datu batzuek erakusten dute, ordea, hogeita lau kromosomako espezieak alopoliploideak direla, hamabi kromosomako espezieen gurutzaketa naturaletik eratorritako alopoliploideak. *N. tabacum* x *N. sylvestris* gurutzaketatik hibrido triploidea ($2n = 36$) ateratzen da, meiosisian 12 bibalente eta 12 unibalente eratzen dituenak. *N. tabacum* haploideak ($n = 24$) bibalenterik ez duenez, *N. tabacum* x *N. sylvestris* hibridoan alosindetikoki eratzen dira bibalenteak. Ondorioz, *N. tabacum*en osagarri kromosomikoaren 12 kromosomako sorta bat *N. sylvestris*enaren antzekoa da egitura aldetik, eta beste hamabiko sorta bat, berriz, ezberdina. *N. tabacum* x *N. tomentosa* eta *N. tabacum* x *N. rusbyi* gurutzaketetatik sortutako F_1 hibridoek ere 12 bibalente eta 12 unibalente ematen zituzten meiosisian. *N. tomentosa* x *N. rusbyi* gurutzaketak 12 bibalente ematen dituzenez, bi espezieen kromosomak antzekoak dira egitura aldetik.

Hortaz, *N. tabacum*en osagarriak 12 kromosoma ditu, *tomentosa*ren edo *rusbyi*renen modukoak. Galdera hau egin behar dugu orain: *N. sylvestris*en kromosomak *N. tomentosaren* eta *N. Rusbyi*renen antzekoak dira? Erantzuna ezezkoa da, *N. tomentosa* x *N. sylvestris* eta *N. Rusbyi* x *N. sylvestris* hibridoek 24 unibalente eratzen baitituzte, eta bibalenterik ez. Beraz, *N. tabacum*en sorta haploidea ($n = 24$) bi kromosoma-talde ezberdinek osatzen dute (12koa bakoitza); *N. sylvestris*en eta *N. tomentosaren* kromosomei lotuta daude, hurrenez hurren. Espezie horiek edo kromosoma antzekoak dituzten beste batzuek parte hartuko zuten, beharbada, *N. tabacum* sortzen.

Nicotiana rustica ($n = 24$) eta *N. paniculata* ($n = 12$) espezieen arteko harremanak ere interesgarriak dira. Espezie horien arteko hibridoak 12 bibalente eta 12 unibalente sortzen ditu. Hibrido horrek sortutako gameto batzuek kromosoma-kopuru somatikoa dute (36), eta, *N. paniculata*ren gameto normalekin elkartzean, hibrido tetraploideak ($2n = 48$) sortzen dituzte. Tetraploide hori oso ezegonkorra da, ordea,

eta hainbat lotura multibalente sortzen ditu meiosian, kromosoma batzuek unibalente gisa jarraitzen badute ere. Hortaz, *N. rusticaren* osagarriaren 12 kromosomako sorta bat *N. paniculata*renaren antzekoa da, antza; horrez gain, beste kromosoma-sorta bat du, nondik dato- rren ez dakiguna. $2n = 24$ duten hibridoetatik segregatuak lor daitezke; kopuru horretan *N. paniculata*ren berdina bada ere, gainerakoan oso bestelakoa da. Antza, *N. rusticaren* bi kromosoma-kopuru ezberdin trukatzean sortu ziren segregatu horiek —beren ezaugarri bereko aleak ematen dituzte batzuek—.

Hainbat eta hainbat ikerketa zitogenetiko egin dira gari-espezieen (*Triticum*), hari lotutako *Aegilops* generoaren eta bien arteko hibridoek gainea, eta baliabide mordoa ematen dute forma-talde horren filogeniari buruzko ondorioak ateratzeko. Asko idatzi da gai horretaz. Hor dugu Kihararen eta haren eskolaren lana (Kihara, 1910, 1924; Kihara eta Nishiyama, 1930; Kihara eta Lilienfeld, 1932, 1935; Lilienfeld eta Kihara, 1934), eta beste hauena: Sax (1922), Sax eta Sax (1924), Sapehins (1928), Watkins (1930, 1932), Bleier (1928, 1933) eta abar. Deskribatutako gari-espezieak hiru multzotan sailkatzen dira, kromosoma-kopuruaren arabera:

EINKORN TALDEA	EMMER TALDEA	TALDE ARRUNTA
($n = 7$, $2n = 14$)	($n = 14$, $2n = 28$)	($n = 21$, $2n = 42$)
<i>T. aegilopoides</i>	<i>T. Dicoccoides</i>	<i>T. spelta</i>
<i>T. thaoudar</i>	<i>T. Dicoccum</i>	<i>T. vulgare</i>
<i>T. monococcum</i>	<i>T. Durum</i>	<i>T. compactum</i>
	<i>T. turgidum</i>	<i>T. sphaerococcum</i>
	<i>T. pyramidale</i>	
	<i>T. polonicum</i>	
	<i>T. persicum</i>	
	<i>T. timopheevi</i>	

Aegilops generoan, $2n = 14$ eta $2n = 28$ duten espezieak daude. Oinarritzko kromosoma-kopurua $n = 7$ da, noski; *einkorn* taldea diploidea da, *emmer* taldea tetraploidea eta talde arrunta (gari bigunak) hexaploidea. Salbuespen gutxi batzuek gorabehera, kromosoma-kopuru berdineko espezieen arteko hibridoek bibalenteak bakarrik dituzte meiosian, eta erabat emankorrak dira. Talde arruntaren eta *emmer* taldearen arteko hibridoak pentaploideak dira ($21 + 14 = 35$), eta 14

bibalente eta 7 unibalente dituzte meiosian. Hibrido triploideek (*emmer* x *einkorn*, $14 + 7 = 21$) 4 eta 7 bibalente artean eta 7 eta 13 unibalente bitartean dituzte. Talde arrunta x *einkorn* gurutzaketak ($21 + 7 = 28$) 0tik 10 bibalentera bitartean sor ditzake, baina, gurutzaketa jakin batzuetan, 7 sortzen dira normalean.

Harreman horiek ikusita, ulertzen da *einkorn* taldeak, *emmer* taldeak eta talde arruntak zazpi kromosoma ezberdineko sorta bat, bi edo hiru dituztela, hurrenez hurren. Sorta horiei A, B eta D deitzen zaie. AAB eta AABD hibridoek zazpi bibalente izaten dituzte, eta AABBD hibridoek hamalau. *Emmer* taldea alotetraploide gisa agertu zen, *einkorn* espezie baten eta beste landare baten hibridoetatik eratortuta; lehenengo espezieak A genoma ematen dio, eta bigarrenak B genoma. Talde arrunteko espezieak alohexaploideak dira, eta *emmer* bat (AB) eta D genoma duen zerbait gurutzatzean sortu ziren. Zerbait hori *Aegilops* generoko espezie bat dela uste da, D genoma izan dezake eta.

Hipotesi horrek, oro har, jarritako proba guztiak gainditu ditu, eta orain ez da lehen bezain sinplea. Esan dugu jada bibalente-kopurua aldatu egiten dela gurutzaketa batzuetan. Horrez gain, *Triticum aegilopoides* x *T. dicoccum*, *T. aegilopoides* x *T. spelta* eta *T. durum* x *T. vulgare* hibridoetan tribalenteak meiosian nola eratzen diren deskribatu dute Kiharak eta Nishiyamak (1930). Genoma ustez ezberdineko kromosoma batzuk elkarrekin parekatzeko bezain antzekoak direlako ager daitezke tribalenteak; edo, bestela, *T. aegilopoides*en kromosoma batzuk (A genoma) *T. dicoccum*en eta *T. spelta*en sorta bereko kromosoma ezberdinen zatiez osatuta daudelako. Espezie ezberdinetan letra bera duten genomak ezberdinak izan daitezke, translokazioek, alde-rantzikatzeek eta abarrek alda ditzakete eta³.

Lilienfeldek eta Kiharak *emmer* taldeko *Triticum timopheevi* espeziean lortutako emaitzetan (1934) ederki ikusten da behinola ber-

3 «Genoma» eta «genoma-analisi» terminoak sustraitu egin dira, antza, gariaren zitogenetikaren esparruan, nahiz eta oso desgokiak izan. Termino horiek adierazten dute kromosoma-sorta jakin batzuek antzeko gene-komplexuak (edo elkarren ezberdinak) dituztela. Baina «genoma-analisiak» ez du zerikusirik geneen ezaugarriekin. Kromosoma-parekatzea aztertzen du, eta gene-antolaketak ebazten du hori, hots, kromosomen egitura orokorrak. Gene-bereizketa egitura-aniztasunarekiko proportzionaltzat jotzeko ez dugu funtsik. Egokiagoa litzateke adierazpen neutralago bat erabiltzea, hala nola «kromosoma-sorta».

din-berdinak izandako kromosoma-sortek nola eboluzionatzen duten bakoitzak bere aldetik. Hortaz, *T. timopheevi* espezieak *emmer* gutietako A eta B kromosoma-sortak izan behar ditu. Hala ere, *T. timopheevi* x *T. pyramidale*, *T. timopheevi* x *T. dicoccum*, *T. timopheevi* x *T. persicum* eta *T. timopheevi* x *T. durum* gurutzaketetatik ateratako F_1 hibridoak erdi antzuak dira, eta tetrabalente-, tribalente-, bibalente- eta unibalente-kopuru ezberdinak dituzte meiosian. Lilienfelden eta Kihararen datuen arabera, unibalenteak batetik zortzira bitartean egon daitezke, eta bibalenteak 5etik 10era bitartean. Hala ere, *T. timopheevi* x *T. aegilopoides* gurutzaketak eta *T. aegilopoides*en (*einkorn* taldekoa) eta *emmer* taldeko beste espezie baten arteko gurutzaketak antzeko emaitza dute. A kromosoma-sorta ohikoa da *einkorn* eta *emmer* taldeetan (*T. timopheevi* barne). *T. timopheevi* eta *emmer* taldeko gainerakoen arteko aldea B sortan dago, jakina. Lilienfeldek eta Kihararak arazoa konpondu zuten esanez *T. timopheevik* G kromosoma-sorta (genoma) berezia duela, ezagutzen diren garietatik beste batek ere ez duena. *T. timopheeviren* «formula» AG da, eta gainerako *emmerena*, berriz, AB. Haien datuei erreparatuz ere G genomak B bezalakoa dirudi, ordea. Kromosoma-sorta horri beste letra batez deitzea ez dirudi oso baliabide lagungarria.

Ez da segurua *T. timopheevik* gainerako *emmeren* jatorriaz bestelakoa duenik; kromosoma-sorta berezi hori espezie tetraploide bilakatu aurretik edo ondoren ager zitekeen. Kromosoma-sortak ezberdin bilakatzeko prozesua pixkanakakoa da, Kiharak berak nabarmendu duen moduan.

Triticum generoko espezieak *Aegilops* generokoekin konparatuz gero, argi eta garbi ikusten da kromosoma-sorten «antzekotasuna» eta «antzekotasunik eza» maila kontua dela (Kihara eta Lilienfeld, 1932; eta beste batzuk). *Ae. ventricosaren* bi espezieren arteko hibrido batean, kromosoma guztiak parekatzen dira, baina lau kromosomako bi biribil eratzen dira. Jakina, filogenian translokazioak gertatu dira. *Ae. speltoides* x *Triticum monococcum* hibridoa bi espeziez osatua dago ($2n = 14$ da espezie bakoitzean), eta 0 eta 7 bibalente artean ematen ditu. Bi espezieetan dauden kromosoma-sortei S eta A deitzen zaie, hurrenez hurren; noizean behin 7 bibalente eratzen dira, eta horrek esan nahi du S eta A erlazionatuta daudela, nahiz eta berdinak ez izan inondik inora. *Ae. aucheri* (*Ae. speltoidesekin* erlazionatutako es-

pezia) x *T. durum* gurutzaketan oinarrituta, Kiharak eta Lilienfeldek uste dute *Aegilopsen* S sortako kromosoma batzuek erlazio estuagoa dutela A sortako kromosomekin, eta beste batzuek, berriz, *T. durum*en B sortakoekin. *Ae. cylindrica* espezie tetraploideak bi sorta ditu, C eta D; garien talde arrunta *emmer* (ikus gorago) taldetik bereizten duten kromosomekin erlazionatuta dago D sorta. Eta, hala ere, A, C eta D sorta ezberdineko *Ae. cylindrica* x *T. aegilopoides* hibridoak 4 eta 8 bibalente artean ditu. Sorta horietako kromosometako batzuk erlazio-natuta daude, noski.

Kihara eta Lilienfeld azpiindizeak erabiltzen hasi ziren espezie ezberdinen kromosoma-sorta ustez antzekoak bereizteko. Hala, A_{eink} , A_{em} eta A_{D} , hurrenez hurren, *einkornen*, *emmeren* eta talde arruntaren A sortako kromosomak dira. A_{eink} beste bien oso ezberdina da, baina guztiek dute erlazioa *Aegilops* generoko *sitopsis* ataleko S sortarekin. Lau C sorta erdi homologo daude *Aegilops* espezie ezberdinetan, eta, halaber, nolabaiteko erlazioa dute *Aegilops* batzuetan aurkitutako S, T, E, F eta D sortekin eta *Triticum* espezieetako A sortarekin. Kiharak eta Lilienfeldek *Aegilopsen* eta *Triticum*en kromosoma-sorten zuhaitz filogenetikoa egin dute. Sorta ezberdinetako kromosomen arteko parekatze-maiztasunak besterik ez ditu adierazten filogenia horrek, eta kromosoma horiek dituzten espezieen filogeniarekin zerikusia izan dezake ala ez.

Garien eboluzio-aldaketak bi motatakoak dira. Espezieak alopoliploidiaz eratzen dira, hau da, kromosoma-sorta berriak agertuz doazen heinean, eta, aldi berean, kromosoma-sortak bereizi egiten dira geneak mutatzeko diren eta gene-antolaketak aldatzen diren heinean. Azken aldaketa horiek ez dira izango poliploidiaren emaitzak bezain ikusgarriak, baina gertatu gertatzen dira, eskura ditugun datuek adierazten dutenez. Aloploiploideak gertatzeak esan nahi du arbaso-espeziean kromosomak bereizi egin zirela, translokazio, alderantzika-tze eta beste baliabide batzuen bitartez.

POLIPLOIDIA ANIMALIETAN

Kromosoma-kopuruen sorta poliploide asko daude landareetan eta nahiko gutxi animalietan; horixe da bi erreinuen eboluzio-ereduen arteko ezberdintasun handiena. Goi-mailako landareetan, hermafroditak dira nagusi, eta, genetikoki eta zitologikoki aztertutako ani-

malieta, sexu bereiziko formak; Müller-ek nabarmendu du (1925) horregatik egongo dela ezberdintasun hori. Sexua heterokromosoma-mekanismoak ebazten duen guztietan, poliploidiak andui antzuak edo sexu anormalekoak sor ditzake.

Bridges-en eta beste batzuen datu ezagunek frogatzen duten moduan, eme-izaera ematen duten X kromosomen eta ar-izaera ematen duten autosomen arteko proportzioak edo orekak ebazten du sexua drosofilan. Zigoto bat, kopuru berdinetan baditu X kromosoma (X) eta autosoma-sortak (A), eme bilakatuko da. Eme diploideak (2X, 2A), triploideak (3X, 3A), tetraploideak (4X, 4A) eta haploideak ere (1X, 1A) badaude. $X:A = 1$ proportzioak emea ematen du, beraz. $X:A = 0,5$ proportzioak, ostera, arra ematen du; ar diploide normala 1X, 2A da, eta 2X, 4A tetraploidea ere arra da, Sturtevant-en datu argitaragabeen arabera. 1 eta 0,5 arteko proportzioek sexu arteko banakoak sortzen dituzte (2X, 3A edo 3X, 4A), eta 3X, 2A eta 1X, 3A osaerako zigotoak supereme eta superar bilakatzen dira, hurrenez hurren. Drosofilaren Y kromosoma ez du zerikusirik sexu-determinazioarekin, baina halakorik ez duten arrak antzuak dira. Drosofilaren moduko organismo batean osagarri kromosomikoa berriro bikoizten bada, eme tetraploideak (4X, 4A) eta ar tetraploideak (2X, 4A) eratu daitezke. Eme tetraploideetan gertatzen den zatiketa murriztailea ez da aztertu oraindik, baina teoriarik oinarrituta uste da 1X, 2A espermatozoideak sortzen dituela, batik bat. Espermatozoide horiek 1X, 1A eme diploide normal baten obuluekin elkartzuz gero, sexu arteko banakoak sor ditzakete (2X, 3A). Eme tetraploide batek 2X, 2A obulu diploideak sortzen ditu, eta, obuluok 1X, 1A edo 1Y, 1A ar diploide normal baten espermaz ernaltzen direnean, eme triploideak (3X, 3A) eta sexu arteko banakoak (2X, 3A) ematen dituzte. Eme triploide bat ar diploide batekin gurutzatzen badugu, eme triploideak eta diploideak, ar diploideak, sexu arteko banakoak, superemeak eta superarrak sortzen dira. Eme eta ar tetraploideen kopuru ikaragarriak agertu eta beren artean diploide normalekin baino errazago gurutzatuko balira ere, arraza tetraploidea ezin izango litzateke finkatu, haien ondorengoak eme tetraploideak (4X, 4A) eta sexu arteko banakoak (3X, 4A) soilik izango lirateke eta. Laburbilduz, sexu bereiziko organismo batek tetraploideak baditu, arazoak izan daitezke sexua ebazteko prozesuan.

Argudio horietatik berehala ondorioztatzen da arraza eta espezie poliploideak ez direla agertzen landare dioikoetan baina bai animalia

hermafroditetan edo partenogenetikoki edo sexugabe ugaltzen diren-tan. Datu gutxi baditugu ere, ditugunak bat datoz ateratako ondorio horiekin. Zumeak (*Salix*) landare dioiko tipikoak dira. *Salix caprea* x *S. viminalis* gurutzaketatik landare tetraploide moduko bat sortu da, *S. laurina* izeneko forma arrunt baten antzekoa morfologia aldetik. *S. laurina* espeziean, zuhaitz emeak bakarrik daude, eta modu begetati-boan ugaltzen dira haziz ugaltu beharrean (Håkansson, 1929).

Vandel-ek oso egoera interesgarria ikusi zuen (1928, 1934) *Trichoniscus elisabethae* espezie europarrean (*T. provisorius*). Bi arraza daude forma horretan; bata arrak eta emeak, biak, ditu proportzio normaletan (1:1), eta besteak, berriz, emeak bakarrik ia. Bi sexuak dituen arrazaren obuluak ernaltu gabe gara daitezke; sexu bakarreko arraza, berriz, partenogenetikoa da. Bi sexuko arraza Mediterraneoan herrialdeetan bizi da batez ere; partenogenetikoa, ostera, Europa iparraldean gehienbat; eremu zabal samar batean bi arrazak daude. Vandelek erakutsi du bi sexuko arraza hori diploidea dela ($2n = 16$), eta haren espermatogenesisia eta obogenesisia ohikoak direla. Arraza partenogenetikoak 24 kromosoma ditu, eta, beraz, triploidea da. Eme triploideen obogenesisia bitxia da, kromosomak ez baitira parekatzen meiosian. Obozitoek heltze-zatiketa bakarra izaten dute; hori gertatzean, kromosomak kopuru berdinetan banatzen dira, eta 24 kromosomako arrautzak sortzen dira, garatzen hasteko ernaltu beharrik ez dutenak.

Eme partenogenetikoak nekez gurutzatzen dira bi sexuko arrazako arrek, arrek ez baitute eme triploideekin kopulatu nahi izaten. Kopulatzen direnean, ez dute lortzen arrautzak ernaltzerik, eta obuluek partenogenetikoki garatu behar izaten dute. Arraza partenogenetikoak ar batzuk sortzen ditu noizbehinka (sexu-proportzioa 100 ♀♀:1,6 ♂♂); 24 kromosomakoak, ama bezalaxe. Ohiz kanpoko ar triploideen espermatogenesisian, kromosomak ez dira parekatzen meiosian; bi zatiketa homeotipiko gertatzen dira, eta garatzen diren espermatozoideek 24 kromosomako osagarri osoa dute. Ar triploideek eme triploideekin kopulatzen dute, eta semenez betetzen dute emeen espermateka; esperma horrek ez du balio ordea, eta ernaldutako emeek arrautza partenogenetikoak sortzen dituzte beti bezala. Oraindik ez dakigu zergatik diren banako triploideetako batzuk emeak eta beste batzuk arrak. Dena dela, *Trichoniscus* generoan arraza poliploide bat

sortzen denean, obogenesia aldatu egiten da, organismoa gai izan dadin partenogenetikoki ugaltzeko.

Antzeko zerbait ikusi da *Artemia salina* krustazeean. Mundu osoko ur gezatako aintziretan eta putzuetan bizi da, eta tokiko arraza mordoa ditu; arraza horiek ezberdintasun asko dituzte fenotipo alde-tik, baina inguruneak zuzenean aldatu dituelako. Artom-ek hainbat artikulutan erakutsi du (ikus Artom, 1931, erreferentzia gehiagorako; eta Gross, 1932) tokiko arraza horiek hiru taldetan sailkatu daitezke-ela. Gametogenesi normala duten bi sexuko animalia diploideek ($2n = 42$) osatzen dute lehenengo taldea. Arraza horren arrautzak ezin dira ernaldu gabe garatu. Bigarren taldea ere diploidea da, baina, oso ar gutxi daudenez, arrautza partenogenetikoak jartzen dituzte emeek. Azkenik, hirugarren taldea tetraploidea da ($2n = 84$), eta emeak partenogenetikoak dira. Eme tetraploidean, kromosomak ez dira parekatzen meiosian, eta heltze-zatiketa bakarra homeotipikoa da, *Trichoniscus* generoan bezala. Ar tetraploide batzuk ere ikusi dira; espermatogenesi normala dute, Artomen esanetan. Ez da kopulaziorik gertatzen, antza, arren eta eme partenogenetikoaren artean. *Artemia* partenogenetikoan ar gutxi horiek nola sortzen diren misterioa da oraindik, *Trichoniscus*en geratzen den antzeko prozesua bezala.

Seiler-ek aztertutako *Solenobia triquetrella* sitsean (1927) mekanismo berezi batzuk garatu dira poliploidiarekin lotuta. Espezie horrek arraza partenogenetiko tetraploidea du ($2n = 120$), nahiko zabaldua European, eta bi sexuko arraza diploide bat ere bai ($2n = 60$), Nurenberg inguruko oso eremu txikian (Alemania) bakarrik eta oso gutxitan ageri dena. *Solenobia* generoko beldarrek eta haien Psychidae familiako beste beldar batzuek «etxe» berezi bat egiten dute eta gaingean eramaten dute ibiltzean eta jatean. Etxe horretan bihurtzen dira pupa. Emeek ez dute hegorik; arrek, aldiz, bai, eta hegalaria onak dira, gainera. Papatik ateratakoan, eme partenogenetikoa berehala hasten da hutsik gelditutako etxean arrautzak jartzen, eta hil egiten da. Bi sexuko emeak iraun egiten du ar bat iritsi eta kopulazioa gertatzen den arte; ondoren, arrautzak jartzen ditu etxean, eta hil egiten da.

Arraza diploidearen kromosoma-zikloa normala da. Arraza partenogenetikoa emeek bakarrik osatzen dute; obogenesia normal-normal joaten da hasieran. 120 kromosomak elkartu egiten dira eta 60 bibalente eratzen dituzte. Bi heltze-zatiketa normal gertatzen dira,

eta prozesuaren amaieran 60 kromosomako pronukleo emea lortzen da. Obuluaren kanpoaldera mugitzen da, eta, handik denbora batera, askatzen hasten da, ernaldu gabe, noski. Bi aldiz erdibitzen denez, lau nukleo agertzen dira, 60 kromosomakoa bakoitza. Lau nukleo horiek bi pare osatzen dituzte eta fusionatu egiten dira; 120 kromosomako bi nukleo sortzen dira hortik, hots, osagarri tetraploidea. Segmentazioa hasten da berriz, eta eme partenogenetikoak garatzen da.

Eme partenogenetikoak pupatik irten orduko kopulatzeko prest dagoen ar bat aurkitzen badu, bi arrazak gurutza daitezke. Gainera, normalean partenogenetikoak izan ohi diren obuluek onartu egiten dituzte espermatozoideak beren zitoplasman; sarritan, espermatozoide asko sartzen dira obulu bakar batean (poliespermia). Ondorengo prozesuak kaotiko samarrak dira. Pronukleo emea birritan zatitzen da, eta 60 kromosomako lau nukleo osatzen ditu. Espermatozoideak, bien bitartean, pronukleo ar bilakatzen dira, 30 kromosomakoa bakoitza. Lau nukleo emeek bat egin dezakete esperma-nukleoekin, eta $60 + 30 = 90$ kromosomako emaitzak izan. Edo, bestela, nukleo emeak bikotetan fusiona daitezke, ernaldu gabeko obuluetan egiten duten bezalaxe, eta 120 kromosoma-deribatu osatu. Nukleo emeatako bi fusionatu egin daitezke, eta gainerako biak esperma-nukleoekin nahasi; hortaz, organismoak bi zelula-mota izango ditu, batzuk 120 kromosomakoak eta beste batzuk 90 kromosomakoak. Esperma-nukleoetako batzuek parte har dezakete garapenean beste ezerekin elkartu gabe; hortik sortutako zelulek 30 kromosoma besterik ez dituzte izango. Azkenik, esperma-nukleo askok bat egin dezakete nukleo eme bakar batekin, eta, ondorioz, kromosoma-kopurua 240ra igotzen da.

Ez da harritzekoa *Solenobia* generoko bi arrazaren arteko hibridoak izaki arraro bilakatzea. Era guztietako banakoak agertzen dira, hasi ar-modukoetatik eme-modukoetara. Gehienak sexu artekoak dira, edo nahasita izaten dituzte atal emeak eta atal arrak, simetriarik gorde gabe sarritan. Seilerrek ez du esaten bateren bat emankorra den ala ez, eta, bateren bat emankorra izatekotan, zer eratako kumeak dituen. Naturan ere gerta daiteke arrazen arteko hibridazioa, baina ez du forma hibrido bizigairik ematen, ez behintzat gurasoen arrazarekin lehiatzeko modukorik.

Azaldu berri ditugun adibideetan argi ikusi da naturak lagundu dezakeela normalean bi sexuen bidez ugaltzen diren animalietan

poliploidia garatzen, baina oso ohiz kanpoko egoeretan soilik. Gainerakoan, landare poliploideen ezaugarri orokor berdinak dituzte animalia poliploideek. Kromosomak bikoiztean, zelulak handiagotu egiten dira, eta erraldoitasun orokorra eragiten du horrek. Solenobia eta Artemia poliploideak diploideak baino handiagoak dira. Drosophila triploide emeei ez zaie gorputza nabarmen handitzen, baina diploideetatik *habitusean* ezberdintzen dira. Gaur egun, ez dakigu poliploidia zenbateraino agertzen den normalean hermafroditak edo sexugabeak diren animalia-taldeetan. Himenoptera ordenako intsektuetan eta beste batzuetan aurkitutako poliploidia-mota oso bereziak (eme diploideak, ar haploideak) lotura du forma horien sexua erabakitzeke metodo bereziarekin —oraindik ere ez dugu behar bezala ulertzen—, eta ezin da zuzenean konparatu landareen eta beste animalia batzuen poliploidia-rekin.

MUTAZIOA POLIPLOIDEETAN

Organismo-multzo batean alopoliploidia gertatzen bada, multzo horren eboluzio-eredua aldatu egiten da. Aldaketarik nabarmenena zuhaitz filogenetikoaren itxuran gertatzen da. Garapen filogenetikoa zuhaitz-itxurako diagramen bidez irudikatzen da normalean, eta oinarritzko enborrak arbaso-forma sinbolizatzen du. Enborretik irteten diren adarrek arbaso-espezietik bereizten diren motak irudikatzen dituzte, eta espezie bizidun eta desagertu ugari eratortzen dira haietatik. Eboluzio-prozesua hobeto irudikatze aldera, zuhaitz filogenetikoaren enborra eta adarrak hari askoko kableak direla pentsa dezakegu, oro har paraleloan doazenak baina noizean behin adarkatu eta bukatu egiten direnak (Anderson, 1936). Irudikapen horrek badu abantaila bat; izan ere, aintzat hartzen du espezie eta arraza gehienak kolonia erdi isolatu askoz osatuak direla, eta kolonia horiek, hein batean, eboluzio-unitate askeak direla.

Alopoliploidiarik ez dagoen taldeetan, kableek elkarrengandik aske izaten jarraituko dute. Paralelo joan daitezke, elkarrengandik urrundu edo zertxobait hurbildu daitezke, edo are gehiago adarkatu daitezke, baina nekez elkartu edo gurutzatuko dira bi espezie bereizi hibridatzen direnean. Alopoliploide bat agertzeak esan nahi du bi arbaso-espezieak irudikatzen dituzten bi kableetatik hari bat edo batzuek kendu direla. Hari horiek bat egiten dute, eta, gero, beste hari berri ba-

tzuetan banantzen dira; hala, espezie poliploideen kable berri bat eratzten da. Eskema filogenetiko batean, bi kable aldi berean adarkatzen dira, eta, ondoren, anastomosis gertatzen da lau adarretatik bitan. Espezieak maiz sortzen badira alopoliploidiaz, «zuhaitz» filogenetikoak galdu egingo du zuhaitz-itxura, eta sare-itxura hartuko du. Agian, horregatik izan dituzte zailtasunak sistematista batzuek landare-genero batzuk sailkatzeko (ikus Anderson, 1936).

Gene-mutazioaren prozesuan ere badu ondoriorik poliploidia; ez hain agerikoak, baina bai garrantzitsuak. Espezie bat nolakoa den —autopoliploidea edo alopoliploidea— geneen multzo bat gutxienez bi aldiz baino gehiagotan ageriko da zelula somatikoetan, eta behin baino gehiagotan gametoetan. Hortaz, *einkorn* garia A^1A^1 da, *emmer* garia $A^1A^1A^2A^2$ eta gari arrunta $A^1A^1A^2A^2A^3A^3$; horko A^1 , A^2 eta A^3 horiek gene beraren alelomorfoak dira eta landare horien kromosoma-sorta erdi homologo ezberdinetan daude. A alelotik a alelomorfo azpirakorrerako mutazioa erraz hauteman daiteke *einkorn* gariaren fenotipoan, A^1a^1 heterozigotoak gurutzatutakoan sortuko diren kumeen laurdenak $a^1(a^1a^1)$ -ekiko homozigotoak izango dira eta. Antzeko mutazio bat *emmer* gariaren kromosoma-sorta bakar batean gertatzen bada, ez da hautemango. $a^1a^1A^2A^2$ banako batek, a^1 -ekiko homozigotoa izanda ere, bi A^2 alelomorfo gainartzaile ditu, zeinak indargabetu egiten baitituzte a^1 -ek fenotipoan dituen efektuak. Argudio horiek are gehiago balio dute gari arrunt hexaploidean gertatutako mutazioa azaltzeko; izan ere, azken horretan a^1 azpirakorraren efektuak indargabe gelditzen dira A^2 eta A^3 menderatzaileen bi bikoteen eraginez. *Emmer* gariaren eta gari arruntaren fenotipoan gene mutante azpirakorrak ager daitezen, ezinbestekoa da bi edo hiru kromosoma-sortetan antzeko mutazioak gertatzea. Hori gertatzeko aukera gutxi daude, ordea, eta, beraz, mutante azpirakor hautemangarrien maiztasuna txikiagoa izango da tetraploideetan diploideetan baino, eta txikiagoa hexaploideetan tetraploideetan baino.

Zerealen espezie poliploideen gene berdinekin buruz (polimerikoak) Nilsson-Ehle-k (1911) eta beste batzuek eginiko esperimentu klasikoek berretsi egiten dute ondorio hori. Izan ere, gari arruntan ezaugarri batzuk (hazi-kolorea, kasurako) faktore berdinekin hiru parek finkatzen dituzte. Andui azpirakor bat ($a^1a^1a^2a^2a^3a^3$) eta hiru gainartzaileko andui bat ($A^1A^1A^2A^2A^3A^3$) gurutzatuz gero, 63 gainar-

tzaileko azpirakor 1 agertzen da F_2 belaunaldian. Badirudi gene polimerikoak maiz agertzen direla poliploideetan, baina diploidetzat jotzen diren organismoetan ere (adib., drosofilan) agertzen dira inoiz edo behin. Beharbada, kromosoma batzuetan eremu errepikatuak daudelako agertzen dira diploideetan (IV. kapitulua); izan ere, eremu horiek direla eta, oro har diploide den espezie bat poliploidea da kromosoma-atal batzuetan.

Kromosoma-kopuru ezberdina duten eta elkarrekin erlazionatuta dauden espezieetako mutazio-maiztasunak erkatu du Stadler-ek (1929, 1932). *Avena brevis* eta *A. strigosa* ($n = 7$) olo diploideei X izpien bidezko tratamendua egin zien, *A. byzantina* eta *A. sativa* tetraploideei ($n = 14$) eginiko kantitate berdinetan. Bietan lagin handia hartuta, hamalau mutazio lortu zituen diploideetan, eta bat ere ez tetraploideetan. Gari-espezieetan egindako esperimenduek antzeko emaitzak eman zituzten. X izpien tratamenduaren unitate bakoitzeko (r-unitate) zenbat mutazio gertatu ziren jaso zuen Stadlerrek mutazio-maiztasuna adierazteko. *Triticum monococcum* diploidean $10,4 \times 10^{-6}$ emaitzak lortu zituen; eta *T. dicoccum* eta *T. durum* tetraploideetan $2,0 \times 10^{-6}$ eta $1,9 \times 10^{-6}$, hurrenez hurren. *T. vulgare* hexaploidean ez zen mutaziorik agertu. Esperimentuetan akats batzuk egin zirenez, zailantzak dira mutazio-maiztasunen balio numeriko zehatzak; hala ere, gari diploide, tetraploide eta hexaploideen arteko ezberdintasunak handiak dira, eta esanguratsuak. Stadler-en esanetan, datuek «hipotesi honen alde egiten dute: gene-bikoizketaren eraginez dago hain mutazio-maiztasun eskasa espezie poliploideetan».

Poliploide baten kromosoma-sortetako batean gene mutante azpirakor bat agertzen bada, haren efektuak indargabetuta gelditzen dira beste kromosoma-sorta batzuetako alelomorfo normalen eraginez; hori dela eta, mutantea ez da fenotipoan agertzen eta ezin da haute-man. Baina mekanismo horrek ez ditu zertan gene horien mutazio-tasa murriztu. Kontrako frogarik ezean, baditugu arrazoiak pentsatzeko poliploide baten kromosometako geneak diploide batekoak bezainbeste mutetzen direla. Mutazio gehienak, izatez, kaltegarriak dira, ordea. Diploideetan, hautespen naturalak deuseztatu egiten ditu mutazio kaltegarriak, edo oso gutxitan uzten die agertzen. Poliploideetan, hautespen naturalak «babestu» egiten ditu mutazio azpirakor kaltegarriak, baita hilgarriak edo gene-murrizketak ere. Beste sorta batzuetan alelo-

morfo normalak daudelako gertatzen da hori. Mutazio gainartzaileak edo kromosoma-sorta guztietan dauden azpirakorrak bakarrik kontrolatzen ditu hautespen naturalak.

Hautespenak mutazio suntsitzaileak babesten dituenean, mutazio-prozesuaren eta hautespen-prozesuaren arteko ohiko harremana desorekatu egiten da. Badirudi poliploidia pixkanaka hondatu behar duela nahitaez hozi-plasma. Alabaina, espezie poliploideak naturan daude, eta beren ahaide diploideek baino arrakasta handiagoa dute, gainera. Poliploideak ez daude hautespenaren kontroletik aske; argi dago. Paradoxa hori ulertzeko emandako azalpenaren arabera, hasieran kromosoma-sorta ezberdinetan zeuden gene homologoak noranzko ezberdinetan mutatu dira, eta ezberdinduz joango dira pixkanaka, alelomorfoak izateari utzi arte. Kromosoma-sortak hainbeste ezberdintzean, poliploidea espezie bilakatuko da azkenerako; espezie horren gene gehienak behin bakarrik egongo dira gametoetan eta bi aldiz zigotoetan, eta, beraz, diploide bilakatuko da berriro, kromosoma-kopurua aldatu bazaio ere. Gene bikoiztuak, hirukoiztuak eta abar daudenean, aldi baterako egongo dira, mutazioek aldatu egiten baitituzte. Hortaz, gene-kopurua nahiz gene-aniztasuna areagotzen dituen mekanismoa da poliploidia.

Azalpen hori zalantzan jartzen ez badugu ere, ez dugu uste denena argitzen duenik. Lehenik, ez dakigu zer mutazio-motak bihur ditzakeen gene alelomorfoak izandakoak ez-alelomorfo (esan daiteke genetika teorikoaren ahulguneetako bat alelomorfismoaren definizioa dela). Gainera, badirudi kontrolik gabeko mutazio-prozesuak genea sunsituko lukeela, eta ez gene berria sortu, hau da, arbasoaren genetik ezberdintzen duen adaptazio oinarritzko bat duen genea. Askotan pentsatzen dugu hautespenak nolabait kontrolatzen dituela mutazio suntsitzaileak, nahiz eta kromosoma-sorta bakar batean agertu eta azpirakorrak izan. Agian, ez dago kromosomaren gene-sortaren zati bat suntsitzerik sorta bereko gainerako geneak aldi berean desagertu gabe; bestela, organismoak gehiagotan izango litzuke gene batzuk beste batzuk baino, eta, beraz, desorekatuta geldituko litzateke. Poliploideen jokaera genetikoari buruzko datu gehiago lortu behar dira esperimentuan bidez, halako arazo nabarmenak konpontze aldera.

VIII

BAKARTZE-MEKANISMOAK

SAILKAPENA

Aspalditik onartzen da bakartzeak berebiziko garrantzia duela eboluzio-prozesuan. Lamarckek eta Darwinek nabarmendu zuten herentzia aldetik ezberdinak diren banako-taldeak gurutzatzen direnean ezberdintasun horiek nahasi eta estali egiten direla azkenerako. Organismoen arteko ezberdintasunei eusteko bide bakarra gurutzaketa eragozte da, hau da, organismo-taldeak bakartzea. Darwinen jarraitzaileen artean, M. Wagner-ek nabarmendu zuen gehien bakartzearen garrantzia, eboluzioaren teoria osoaren giltzarritzat jo baitzuen. Sarritan aipatzen den printzipio hau Romanes-ek asmatu zuen: «taldeak bakartzen ez badira edo elkarrekin gurutzatzea eragozten ez bada, organismoek ezin dute inondik ere eboluzionatu». Printzipio hori, hitzez hitz hartuta, urrunegi doa.

Gaur egun dakiguna jakinda, badirudi bakartzearen zereginari buruzko hasierako ideia horietan bi arazo erabat ezberdin nahasten zirela. Hasteko, gene edo kromosoma bakar bat aldatzeak ezberdintasunak eragin ditzake banakoen eta taldeen artean. Ezberdintasun horiek ezin dira banakoak gurutzatuz berdindu, hibridoek kumeetan segregazioa gertatzen delako eta arbasoen ezaugarriak berriro agertzen direlako aldatu gabe. Banakako geneen aldaketek eragindako bariazioari eusteko, ez dago bakartuta egon beharrik; eta gene-mutazioari eboluzio deitu nahi badiogu ere, ez da bakartuta dagoelako gertatzen. Lehen (V. kapitulu) azaldu dugu herentzia partikulatuaren teoriak, herentzia nahasiaren teoriarekin alderatuta, zer erlazio duen bariazio hereditarioari eusteko arazoarekin. Banakoen eta taldeen arteko beste ezberdintasunak konplexuagoak izaten dira genetikaren aldetik, bi gene edo gehiagok hartzen baitute parte. Arrazak eta espezieak gene eta aldaketa kromosomiko askotan ezberdintzen dira normalean. Gene-multzo ezberdinak dituztelako izaten dira espezieak ezberdinak. Arrazak edo espezieak elka-

rrren artean gurutzatzen badira, ordea, sistema horiek huts egiten dute, nahiz eta era horretako gene-ezberdintasunei oso-osorik eusten zaien. Horrenbestez, espezieek bakartuta egon behar dute unitate diskretu izaten jarraitzeko. Bakartzerik ezean, ezinezkoa da espezieak eratzea.

Hala ere, eboluzio-prozesuaren behe-beheko mailan, bariazio hereditarioak gertatzen diren eta oinarrizko unitateetan —geneetan eta kromosometan— aldaketak gertatzen diren horretan, bakartzeak ez du zereginik. Baina hurrengo mailan, elementu horiek sistema integratuetara moldatzen dira. Mutazio-presioaren, hautespenaren, populazio-tamaina murriztearen eta migrazioaren arteko elkarrekintzetatik ez dira gene berriak sortzen, genotipo berriak baizik; Wright-en hizkera sinbolikoan (1932), gene-konbinazioen «eremu» potentzialaren frakzio infinitesimalak besterik ez dituzte hartzen. Gainera —eta are garrantzitsua goa— espezie batek ez du eremuaren edozein zati okupatzen; kontuan hartzen du «tontor adaptatiboa» non dagoen. Erlazionatutako espezieek tontor bana har dezakete, eta, hala ere, eremu bereko tontor mordoa inork okupatu gabe gera daiteke gene-multzo batzuk inoiz ez direlako ez eratu ez probatu. Tontorren arteko ibar adaptatibo gehienetan ez da inor bizi, eta, batzuetan, baxuegiak dira bertan inor bizitzeko.

Demagun irudi sinboliko bat dugula, gene-konbinazioekin eremu gorabeheratsu bat irudikatzen duena eta tontorrak eta ibarrak sakabanatuta dauzkana. Irudi horren bidez, errazago ikusiko dugu espezie bakoitzaren genotipoak geneen eta kromosoma-egituren sistema harmoniatsu samarra irudikatzen duela. Espezieak elkarrekin gurutzatuz gero, lehengo sistemek huts egiten dute, eta birkonbinazio pila sortzen da. Birkonbinazio horietako batzuk gene-eredu zaharrak bezain harmoniatsuak izango dira, beharbada; beste batzuk zaharrak baino hobeak izango dira, hau da, tontor adaptatibo berriak eta garaiagoak aurkituko ditugu. Baina eredu berri horietako gehienak edo gehien-gehiak ez datoz bat, eta ibar adaptatiboetan gelditzen dira.

Badirudi itxurazko antinomia batekin egin dugula topo. Espeziea bakartuta egonez gero, lehendik dauden gene-sistemek ez dute huts egiten, eta, beraz, ez da sortzen gene-konbinazio baliogaberik edo berehala desagertuko denik. Bakartzearen zeregina onuragarria da, hortaz. Baina, beste alde batetik, bakartzeak ez dio uzten organismoari gene-konbinazioen eremuan gero eta zati zabalagoak esploratzen, eta, beraz, aukerak murrizten dizkio tontor adaptatibo berriak eta garaia-

goak aurkitzeko. Eboluzio-prozesua moteltzen duen kontserbazio-faktore bat da bakartzea.

Antinomia, hala ere, ezabatu egin daiteke kontuan hartuz gero eboluzio-prozesuaren maila batean erabilgarria den eragile bat kaltegarria izan daitekeela beste batean. Hautespen naturalak gene-konbinazioen balio adaptatiboa probatzen du, eta proba hori gainditzen duten konbinazioak gorde eta babestu egin behar dira ez desagertzeko, bizitzak aurrera egitea nahi badugu behintzat. Bakartzerik ez balego, hautespen naturalak gehiegizko txikizioa eragingo luke, agian. Baina arrazak bereizteko prozesuan sortutako gene-konbinazio onuragarriak azkarregi bakartuz gero, organismoa gehiegi espezializatuko litzateke ingurumeneko kondizioetara, eta gerta daiteke kondizio horiek aldi baterakoak izatea. Azkenerako, espeziea desagertzea ekar dezake horrek guztiak. Oreka jakin bat lortzean agertuko dira eboluzio etengabeko kondizio onak: bakartzea beharrezkoa da, baina ez du azkarregi gertatu behar.

Banako-taldeen arteko gurutzaketak eragozteko, eta, ondorioz, bakartzea areagotzeko, askotariko mekanismoak daude. Zenbait organismotan —oso harreman estua dutenetan ere bai sarritan— beste era batera lortzen da espeziea bakartzea; egia enpirikoa da hori. Bi espezie elkarrekin gurutzatzea ez du mekanismo bakar batek eragozten; aitzitik, mekanismo asko konbinatzen dira bi espezie bakartzeko. Nabarmentzekoa da, ordea, banako-taldeen arteko gurutzaketa oztopatzen duen eragile orok efektu genetiko berbera eragiten duela, hau da, taldeen arteko gene-trukea deuseztatzea. «Bakartze-mekanismoak» adierazpena proposatu dut (Dobzhansky, 1937a) mota horretako eragile guztien izen generikotzat.

Bakartze-mekanismoak bi kategoria handitan sailkatu daitezke; geografikoak eta fisiologikoak. Banako-talde batzuek ezin dute elkarrekin gurutzatu eskualde geografiko ezberdinetan bizi direlako eta inoiz elkartzen ez direlako. Ikertzaile batzuen iritziz, bakartze geografikoak berebiziko garrantzia du arrazak bereizteko prozesuan. Arraza geografikoen izaera genetikoaz lehenago hitz egin dugu (III. eta IV. kapituluak). Espezie baten populazioa tokiko kolonia erdi bakartuetan banatzeak zer eginkizun izan dezakeen ere aztertu dugu (V. eta VI. kapituluak). Esan behar da, halaber, bakartze geografikoa bera aldi baterako neurria besterik ez dela eta ez dituela zertan taldeak betiko banandu. Espezie guztiek dute banaketa-eremua bereaz hedatzeko

joera; azkenean, eskualde bereizietan bizi diren formak elkartu eta bateratu egingo dira. Berezko bakartze-mekanismo fisiologikorik ezean, taldeak elkarrekin gurutzatzera iritsiko dira noizbait, eta hasieran talde bereiziak zirenek ere bat egingo dute, banaketa-eremuak gainjartzen diren lekuetan bederen. Horren adibide ugari erregistratu dira; landareetan, batez ere (ikus X. kapitulua).

Bakartze geografikoa ez dago bakartze fisiologikoaren maila berean. Nabardura batzuk egin behar dira, hala ere. Bi espeziek aparte-ko eremuak okupatzen badituzte, ez da bakoitza batean garatu delako bakarrik; espezie bakoitzaren zenbait ezaugarri fisiologiko ingurumen bati lotuta daude (klimari, etab.), eta ingurumen hori eskualde batean dago eta bestean ez. Oraingoan, ordea, bakartze fisiologikoa geografia aldetik ari gara lantzen. Bi forma-talde edo gehiago bizi diren eskualdeak gainjartzen ez badira, ezin da jakin formen artean bakartze fisiologikorik badagoen ala ez. Talde horiek modu artifizialean edo naturalean elkartzen direnean, askatasunez gurutza daitezke edo bereiz jarraitu dezakete bakartze fisiologikoaren eraginez. Beraz, kasu zehatz batean zer gertatuko den jakiteko, esperimentua egin behar da. Bakartze-mekanismo fisiologikoak honela sailkatu daitezke:

I. Zigoto hibridoak sortzea eragozten da, edo hibridoaren garapena erabat nahasten da ugaltzeko adinera iritsi ez daitezen. «Guraso-formen kongruentzia falta» erabil daiteke mekanismo horientzako termino orokor gisa.⁴

A. Guraso-formak ez dira elkarrekin egokitzen.

- a. Bakartze ekologikoa —guraso izan daitezkeenak eskualde orokor berean daude, baina habitat ezberdinetan (estazio ekologiko ezberdinetan), eta, beraz, ugalgaraian gutxitan elkartzen dira edo inoiz ez—.
- b. Urtaroaren arabera edo aldi baterako bakartzea —bi espezieen edo gehiagoren banakoak garai ezberdinetan iristen dira helduarora, edo urteko garai ezberdinetan ugaltzen dira—.

B. Guraso-formak elkarrekin egokitzen dira, baina ez da hibridaziorik gertatzen edo hibridoaren garapena bertan behera geratzen da.

- a. Sexu-bakartzea edo bakartze psikologikoa —kopulaziorik ez dago, espezie ezberdinetako banakoak ez direlako erakarrita sentitzen—. Beharbada, usaina, gorteiatzeko modua, sexua hautemateko zantzuak eta abar ezberdinak dituztelako dago erakarpen falta hori.
- b. Bakartze mekanikoa —kopulatzea edo gurutzatzea zaila da edo ezienezkoa, ugalketa-organoak fisikoki bateraezinak direlako—.

⁴ Batzuetan, idazleak «bateraezintasun» hitza erabili du «kongruentzia falta» erabili beharrean, baina, zoritxarrez, lehenengoa beste zentzu batean erabiltzen da botanikari buruzko literaturan.

- c. Espermatozoideak ez dira obuluetara iristen edo obuluetan sartzen; goi-mailako landareetan, gerta daiteke polen-hodiaren hazkundera gelditzea lorearen estigman polen arrotza sartzen denean.
 - d. Hibrido ez-bizigaiak —ernalketa gertatu gertatzen da, baina zigotoa hibrido hil egiten da garatzean, sexu aldetik organismo heldu bilakatu baino lehen—.
- II. Gurasoak ugaltzen diren garapen-fasera iritsi diren hibridoak antzuak dira eta ezin dira ugaltu. Hibrido antzuek gameto baliogabeak sortzen dituzte, edo zigoto ez-bizigaiak ematen dituzte. IX. kapituluari hitz egingo dugu antzutasun hibridoaren fenomenoaren sailkapenaz.

Biologiari buruzko literaturan barreiatuta makina bat datu baliotsu aurkitu daitezke animalia- eta landare-erreinuetako subdibisioetako bakartze-mekanismoei buruz. Baina bakartze-mekanismoen azterketa genetikoaren etenda dago (antzutasun hibridoarena izan ezik, agian). Biologo batzuek uste dute genetikak asko ikasi duela espezieen barruko aldakuntzen jatorriaz, baina ezer gutxi espezieen beren jatorriaz (adib. Goldschmidt, 1933c); bakartze-mekanismoen genetikari buruzko informazio-eskasiak eragin du jarrera ezkor hori. Bakartze-mekanismo fisiologikoen eraginez, espezieek ezin dute elkarrekin askatasunez gurutzatu, eta horrexegatik jarraitzen dute ezberdinak izaten; espezie barruko arrazak ez dira hain bakartuta egoten, edo bakartze-hastapenak baino ez dituzte izaten. Bakartze-mekanismoen genetika arlo ezezaguna den bitartean ezin izango dugu espezieak eratzekeko prozesua ulertu, eta are gutxiago kontrolatu. Hala ere, datozen paragrafoetan, gertaera batzuk azaldu eta iradokizun batzuk egingo ditugu, arazo horiek argitzen lagunduko dutelakoan.

BAKARTZE EKOLOGIKOA ETA URTAROAREN ARABERAKOA

Edozein talderi buruzko literatura sistematikoan eta ekologikoan, beti ematen dira espezie edo arraza baten habitataren gaineko datuak eta ugalgaraiari buruzko informazioa. Literatura hori arretaz irakurritz gero, ohartuko gara erlazionatutako espezie batzuk alderdi horietan bereizten direla. Ezberdintasun horiek direla eta, populazioen arteko gurutzatze-maiztasuna murriztu edo ezerezean gelditzen da; argi dago. Dena den, oso gutxi ikertu da berariaz bakartze ekologikoak eta urtaroaren arabera zenbateraino diren espezieek bereiz jarraitzearen erantzule. Espezieen edo arrazen arteko ezberdintasun horren

analisi genetikorik ez da sekula egin, idazleak dakiela. Hori guztia aintzat hartuta, adibide batzuen bidez ikusiko dugu bakartze ekologikoa eta urtaroaren arabera zeinen eraginkorrak diren.

Dice-ren esperimentuek (1933) erakusten dute *Peromyscus* saguaren espezieak ezin direla elkarrekin gurutzatu laborategiko kondizioetan, eta, espezie bereko arrazak (azpiespezieak), berriz, gurutzatu egin daitezkeela eta kumeak izan. Lotura horretan bereziki interesgarria da arraza batzuk eskualde geografiko berean daudela baina ez dutela tartekorik sortzen edo berezitasunik galtzen. *P. maniculatus* espezieko bi arrazaren banaketa-eremuak gainjarri egiten dira Michigan estatuko inguru batean. Dice-k bi arraza horiek aztertu zituen (1931), eta ohartu zen bata basoan bakarrik bizi dela ia, eta bestea aintziretako hondartzetan. Espezie bereko beste bi arraza ere bizi dira batera Glacier Natur Parkean (Montana); baina, Murie-ren arabera (1933), bat basoetan bakarrik dago eta bestea larreetan, eta, beraz, ezin dira gurutzatu. Pictet-en arabera (1926, 1928a, b), *Lasiocampa quercus* eta *Nemeophila plantaginis* sits-arrazak altitude ezberdinetan bizi dira Suitzan. Azken espezie horretan, itsas mailatik 2.700 metro baino gehiagora eta 1.700 metro baino gutxiagora aurkitutako arrazak gene bakar batean ezberdintzen dira, Picteten esanetan. 2.200 metro-ra populazio hibrido bat aurkitu zuen, heterozigotoz bakarrik osatua. Laborategian gurutzatu ondoren, kumeak heterozigotoak nahiz homozigotoak ziren; baina naturan hautespen naturalak beti kentzen ditu homozigotoak. Alabaina, Pictetek emandako frogak osatu gabe daude, eta haren interpretazioak ere zalantzan jartzekoak dira.

Anopheles maculipennis izeneko malaria-eltxoak habitaten arabera daude espezie edo arrazetan bakartuta, hein batean bederen. Asko idatzi da eltxo horiei buruz. Roubaud-ek *maculipennis* espezieko bi «arraza biologiko» aurkitu ditu Frantzia (1920, 1932); bat gizakiengandik elikatzen da gehienbat, eta bestea etxeko abereetatik. Holandan, bi forma aurkitu dira (de Buck eta Swellengrebel, 1931; de Buck, Torren eta Swellengrebel, 1933); Italian, berriz, lau gutxienez (Hackett, Martini eta Missiroli, 1932; Missiroli, Hackett eta Martini, 1933). Helduen morfologiako ezberdintasun txikiak albo batera utzita, arrazen arteko alde handiena larbetan dago, eta arrautzen kolorean, bereziki. Badirudi arraza guztiak izan daitezkeela malariaren plasmodioaren eramaile, baina batek edo bik bakarrik nahiago dute giza odola, edo erdibana jotzen dute gizakiarenera eta abereenera. Azken

arraza horien banaketa geografikoa bat dator malaria endemikoarena-rekin, jakina. Badirudi Europan malaria endemikoaren eremua txikia-gotuz joan dela historian zehar, eta garai horretan bertan ugaritu zirela etxeko abereak gaur egun malariarik ez duten leku askotan. Roubaud-ek malariari kontra egiteko metodo bat gomendatzen du asmo onez (1920); hain zuzen ere, anofeleen populazioari «heziketa tropikoa» ematea, gizakiaren ordeaz abereak erabiltzen erakustea, alegia.

De Buck-en, Schoute-ren eta Swellengrebel-en esperimentuek (1934) argi eta garbi utzi dute anofeleen arrazen arteko aldeak hereditarioak direla. Bereziki interesgarria da arraza bakoitza habitat zehatz batean bakarrik dagoela berez, ez beste inon. Etxe-eltxoan ere (*Culex pipiens*) badaude ekologia aldetik ezberdinak diren arrazak (Weier, 1935; de Buck, 1935).

Sepiaren kasuan oso hurbileko bi espeziek urtaroaren arabera duten bakartzea xehetasunez aztertu du Cuénot-ek (1933). Espezie bat udaberrian ugaltzen da Atlantikoko eta Mediterraneoko kostaldean; bestea ere leku berean ugaltzen da, baina neguan eta sakone-ra handiagoan. Edgar Anderson doktoreak adeitasunez esan didanez, Iris generoko espezie batzuk bakartzen dituzten faktore nagusietako bat loratze-garai ezberdinak dira; gauza bera gertatzen da *Hamamelis virginiana* eta *H. vernalis* espezieetan. Kalifornia hegoaldean erlazionatuta dauden tximeleta-espezie batzuk (toki berean eta batera bizi diren batzuk, nahiz eta banaketa-eremu orokorra berdina ez izan) zein sasoitan agertzen diren aztertu zuen C. N. Rudkin jaunak, eta emaitzak aipatuko ditut haren baimenaz.

- { *Euphydryas chalcedona* (Doubleday & Hewitson): apiriletik ekainera
- { *Euphydryas editha wrightii* (Gunder): martxoan
- { *Melitaea neumogeni* (Skinner): martxoaren amaieratik apirilaren hasierara
- { *Melitaea wrightii* (Edwards): apirilaren amaieratik ekainaren hasierara
- { *Argynnis macaria* (Edwards): apirilaren amaieratik ekainaren hasierara
- { *Argynnis adiasse atossa* (Edwards): maiatzaren amaieratik abuztura
- { *Philotes sonorensis* (Felder): otsailetik apirilaren erdialdera
- { *Philotes battoides bernardino* (Barnes & McDunnough): maiatza

Espezie bakoitzaren hegan egiteko garaia ezberdina da urtaroko eguraldiaren eta altitudearen arabera, baina batera dauden lekuetan gutxi gainjartzen dira edo bat ere ez.

SEXU-BAKARTZEA

Espezie bereko edo ezberdineko banakoen sexu-elkarketa gerta dadin, bistakoa da sexuek bat egin behar dutela, eta ernaltzeko gertatu behar duten ekintzak gertatu behar dutela. Kasu batzuetan, ekintza horiek laburrak eta sinpleak dira. Ostrek, adibidez, substantzia kimiko bat edo gehiago askatzen dituzte uretara. Substantzia horrek, obuluekin eta espermatozoideekin batera, eremu jakin batean dauden banakoak estimulatzeko ditu; horren ondorioz, banako horiek obuluak erruten eta sexu-zelula gehiago botatzen hasten dira (Galtsoff, 1930). Beste animalia batzuetan, prozedura konplexuagoa da. Era askotako markak izaten dituzte sexua ezagutarazteko (usaina, kolorea, soinu espezifikoak eta «gorteiatze-harreman» izenpean multzokatutako hainbat jokabide-eredu). Marka horiei esker, bi sexuek banakoek bereizi egiten dituzte beren bikotekide izan daitezkeenak. Bi banako-talderen kopulazio-harremanetan bat ez-etortzeren bat gertatuz gero, sexu-bakartzea gerta dezake. Sexu-bakartzearen oinarri fisiologikoa, ordea, ezberdina da une bakoitzean, kopulazio-harremanak berak bezain ezberdinak.

Adibidez, usain espezifikoek garrantzi handia dute jantzi-sitsen sexu-bizitzan, eta beste intsektu askorenean ere bai, ziur asko. Standfuss-en, Fabre-ren eta beste askoren esperimentuek erakutsi dutenez, jantzi-sits emea agerian baldin badago —inguru artifizialean izanda ere—, espezie bereko arrak han agertzen dira, eta emearengana heltzen saiatzen dira, nahiz eta bidean oztopoak izan. Badakigu arrek distantzia handi samarrera igartzen dutela emearen presentzia; horrek frogatzen du usaimen-zorroztasun aparta dutela. Emearen espeziekoak ez diren arrak oso gutxitan sentitzen dira erakarrita (Federley, 1932). Idazlearen esperimentu batean (argitaragabea), *Dicranura vinula* eta *D. erminea* espezietako emeak zituzten kaiolak jarri ziren etxe baten kontrako bi aldeetan. Esperimentua gauzatu zen lekuan *D. vinula* espezia *D. erminea* baino askoz ugariagoa izan arren, espezie bakoitzeko arrak beren espezieko emeak zituzten kaioletara inguratu ziren. Nabarmenezkoa da *D. vinula* eta *D. erminea*, itxian haztean, gurutzatu egin daitezkeela, eta kume antzuak izan ditzaketela (Federley, 1915b).

Modu artifizialean batera jarritakoan, espezie jakin bateko jantzi-sits arrek ez dute arretarik jartzen beren espeziekoak ez diren

emeengan. Hala ere, teknika berezien bidez, espezieen arteko gurutzaketak gauzatu daitezke. Bai Standfuss-ek (1896) eta bai Federley-k (1929b) bi kaiola alboz albo jartzea gomendatzen dute horretarako: A espezieko emeak eta B espezieko arrak dituen kaiola alde batean, eta B espezieko emeak eta A espezieko arrak dituen bestean. Arrek beren espezieko emeak usaintzean —eta ikustean, agian— hainbeste kitzikatzen dira non bestela hartuko ez lituzketen emekin kopulatzen duten. Muturreko kasu batzuetan, urrutiko espezieen arteko kopulazioa lor daiteke espezie bereko bikotekideak aurrean egonda ere.

Leiner-ek (1934) *Gasterosteus aculeatus* eta *G. pungitius* arrainei buruz eginiko lanean ikusiko dugu kopulazio-harremanak zein ezberdinak izan daitezkeen, nahiz eta hibridoak sortu. Arrain horiek habia bereziak egiten dituzte, eta, ondoren, arrek emea zirikatzeko dute habiara eramateko. Emeak arrautzak jarri eta ernaltzen direnean, arrak baztertu egiten du eta bera gelditzen da umeak zaintzen. Bi espezieen jokabide-ereduak honelakoak dira:

<i>G. pungitius</i>	<i>G. aculeatus</i>
Uretako landareren batetik zintzilik jartzen da habia.	Habia arrainak zulatutako ildo batean dago egina.
Habia material bigunez osatua dago.	Material gogorak erabiltzen dira habia egiteko.
Habiak sarrera bat eta irteera bat ditu.	Habiak sarrera bakarra du.
Eraikuntza-material argiak nahiz ilunak berdina-berdina erabiltzen dira.	Atzealdea argia bada, eraikuntza-material ilunak erabiltzen dira.
Habia ez da aldatzen arrautzak jarritakoan.	Arrautzak jarri ondoren, habia nolabait aldatuta geratzen da.
Arra sigi-sagan joaten da igerian habiara, eta emea atzetik erakartzen du.	Arrak sigi-saga batzuk egiten ditu emearen aurrean, eta, gero, habiara egiten du igeri zuzenean, atzetik emeak jarraitzen diola.
Emea habiara eramateko prozesua eta kopulazio-jolasa bat datoz.	Kopulazio-jolas berezia egiten dute.
Arrak gehiegi bultzatu gabe sartzen da emea habiara.	Arrak habian sartzeraz behartzen du emea.

Leiner-ek hainbat hibrido lortu ditu *G. aculeatus* ♀ x *G. puncticornis* ♂ gurutzaketatik intseminazio artifizialaren laguntzaz, eta, hark emandako datuen arabera (eztabaidatzekoak badira ere), gurutzaketa hori naturan ere gertatzen da batzuetan.

Animalia batzuetan —harraparietan, batez ere— nekez sortzen dira hibridoak, gurasoetako batek edo biek jarrera oldarkorraz erantzuten baitio batak besteari sexu-gogoz erantzun beharrean. Ardi-espezie basatiei etxeko ardiak eta ahuntzak eskaintzen badizkiogu bikotekide-tzat, hil egingo dituzte, segur aski. Benetako datu batzuek (Bristowe eta Locket, 1929; eta beste batzuek) frogatzen dute, armiarma arrek kopulatu aurreko gorteiatzean egiten dituzten bihurrikeriatan oinarrituta, emeak jarrera oldarkorra baztertzen duela. Beste espezie bateko arra bada, akabatu egiten du kopulazioa gertatu baino lehen. Dena den, goi-mailako animaliak hartzen baditugu, haien jokaera normala asko aldaraz dezakegu esperimenduaren bidez, kopulazio-harremanetan baldintzapeko eta baldintza gabeko erreflexuen sistema konplexuak dituzte eta. Errusiako albaitaritza-eskolak lan asko egin du ildo horretan (ikus Serebrovsky-ren azterketa, 1935). Garañoak hezi egin daitezke behorren —edo behiaren— irudi disekatua bere gogoz estal dezan; eta gauza bera egin daiteke zezenekin, basurdeekin eta ahariekin. Indioilar arrak etxe-hegaztiekin kopulatzera bultzatu izan dira. Emaizta horiek baliagarriak dira intseminazio artifizialerako semena biltzeko teknikak garatzeko. Interesgarriak dira, gainera, sexu-bakartzeak hibridoak sortzeko jartzen duen oztopoa esperimenduez gaindi daitekeela erakusten baitu. Oro har, naturan inoiz sortzen ez diren hibridoak erraz lor daitezke ondo eginiko esperimenduetan.

Drosofilari buruzko literaturan badaude sexu-bakartzearen gaineko datu batzuk, esperimenduetatik aterak. Genero horretako espezie askoren gorteiatze-prozesuak aztertu zituen Sturtevant-ek (1915, 1921), eta sarritan ezberdinak zirela jakin zuen. Sturtevant-en zeharkako frogak batzuek erakusten dute (1920-21), halaber, *D. melanogaster* eta *D. simulans* espezieak nahasita dauden hazkuntzetan banakoek nahiago dituztela beren espezieko bikotekideak. Antzeko oharra kaleratu ditu Lancefield-ek *D. pseudoobscura* espezieko A eta B arrazei buruz (1929). Boche-k sexu-bakartzearen azterketa kuantitatiboa egin du (argitaragabea). Esperimenduetan, ontzi berean jarri zituen, alde batetik, *D. pseudoobscura* espezieko eme birjina sortu berriak (A eta B arrazakoak kopuru berdinetan), eta, bestetik, arra-

za bateko ar sortu berrien kopuru erdia. Hortaz, arrek bikotekideak «aukeratu» zitzaketen. Handik laurogeita sei bat ordura, eme guztiak disekzionatu zituen, eta mikroskopioz aztertu espermatekan espermarik bazuten ala ez jakiteko. Esperimentu guztietan, A arrazako arrek A arrazako eme gehiago ernaltzen zituzten B arrazako eme baino, eta B arrazako arrek alderantziz. Esperimentu batean, zenbait denboratarteen ondoren ernaltze-maiztasuna kalkulatu zen: emaitzak erakusten duenez, arrek beren arrazako emeekin kopulatzen dute lehenbizi, baina beste arrazakoekin ere bai gero, eta, azkenerako, ia eme guztiak ernaltzen dira. Ezerk ez zuen erakusten arraza bereko baina eskualde geografiko ezberdinetako anduiak bakartuta daudenik.

Datu gehiago lortu zituen idazleak (argitaragabeak) *Drosophila pseudoobscura* eta *D. miranda* espezieekin. Esperimentu batzuetan, Boche-ren teknika antzekoa erabili zuen: hamar *D. pseudoobscura* eta hamar *D. miranda* eme espezie bateko hamar arrekin batera sartu zituen laurogeita sei bat orduraz. Emaitzak 18. taulan daude laburbilduta.

Drosophila miranda eta *D. pseudoobscura* espezieen artean badago sexu-bakartzea, dudarik gabe. Gainera, espezie horien arteko bakartzea handiagoa da *D. pseudoobscura* espezieko A eta B arrazen artekoa baino (ikus gorago).

18. TAULA

ESPEZIEEN BARRUKO ETA ESPEZIEEN ARTEKO KOPULAZIOAK
Drosophila pseudoobscura ETA *D. miranda* ESPEZIEAK NAHASITA
DAUDEN HAZKUNTZETAN

ARRAK	<i>D. pseudoobscura</i> EMEEN ANDUIAK	ESPEZIE BARRUKOAK		ESPEZIE ARTEKOAK	
		Ernalduak	Ernaldu gabeak	Ernalduak	Ernaldu gabeak
<i>D. pseudoobscura</i>	Seattle-6 (B arraza)	58	5	3	60
	Seattle-4 (B arraza)	54	1	1	54
	La Grande-2 (A arraza)	67	9	9	71
	Texas (A arraza)	57	2	8	52
	Oaxaca-5 (A arraza)	41	4	7	35
<i>D. miranda</i>	Seattle-6 (B arraza)	18	17	3	34
	Seattle-4 (B arraza)	12	31	—	43
	La Grande-2 (A arraza)	14	20	4	31
	Texas (A arraza)	11	22	—	34
	Oaxaca-5 (A arraza)	22	18	4	37

Denbora-tarte ezberdinak igaro ondoren espezie barruko eta espezie arteko kopulazioen maiztasunak neurtu dira esperimentu batzuetan, eta horiek argi erakusten dute bost egunen buruan arraren espezie bereko ia eme denak ernaltu direla. Espezieen arteko kopulazioak ere gero eta ugariagoak dira denborak aurrera egin ahala, baina, hogeita bat egun pasatuta ere, emeen % 25 ernaltu zen. Hirugarren esperimentu-sorta batean, teknika aldatu zen eta arrei ez zitzaien aukeratzeko eman. *D. miranda* emeen kopuru bat eta *D. pseudoobscura* arren kopuru berdina leku itxi batean jarri ziren bederatzi egunez: ondoren, emeak disekatu egin ziren ernaldutakoen proportzioa kalkulatzeko. *D. pseudoobscuraren* andui ezberdinak erabili ziren. Emaitzak 19. taulan ditugu laburbilduta.

D. pseudoobscura emeak beren espezieko arrekin jartzen badiugu bederatzi egunez, ia guztiak ernaltzen dira. Horrenbestez, 19. taulako emaitzek frogatzen dute bi espezieen artean sexu-bakartzea dagoela. Beste gauza garrantzitsu bat ere uzten dute agerian emaitza horiek, hain zuzen ere, bakartzea ezberdina dela *D. pseudoobscuraren* andui ezberdinak erabiliz gero. Lehen begi-kolpean ikusten da B arrazako arrei A arrazakoei baino gehiago kostatzen zaiela *D. miranda* banakoekin kopulatzea.

19. TAULA

ANDUI EZBERDINETAKO *D. pseudoobscura* ARREK *Drosophila miranda*
EMEAK ERNALTZEKO MAIZTASUNA (EHUNEKOTAN)

Arraza	Anduia	Maiztasuna	Arraza	Anduia	Maiztasuna
B	Cowichan-6	10,2±2,3	A	Pavilion-5	31,3±4,3
B	Quilcene-4	11,3±2,7	A	Lassen-1	32,7±4,6
B	Sequoia-4	17,8±2,9	A	Shuswap-3	36,4±3,8
B	Sequoia-8	29,4±3,4	A	Estes Park-1	36,9±4,2
A	Yale-7	18,3±3,0	A	Sequoia-15	40,8±3,7
A	Oaxaca-5	21,4±3,2	A	Cuernavaca-2	46,0±3,6
A	Olympic-2	23,0±2,7	A	Grand Canyon-3	50,4±4,7
A	La Grande-2	25,0±4,1	A	Julian	52,2±4,3

Arrazen barruan ere alde handiak hautematen dira; A arrazaren barruan, gehienbat. Sexu-bakartzearen maila eta anduiaren jatorri geografikoa lotuta daude, antza. *D. mirandaren* banaketa-eremua nahiko txikia dela ikusiko dugu, Pazifikoarean ipar-mendebaldeko Puget Sound inguruko lurak bakarrik hartzen ditu eta. *D. pseudoobscuraren*

B arrazak ere hartzen du eremu hori, Kalifornia hegoaldetik iparralderako Kosta Pazifikokoan bizi baita; A arrazaren eremua B arrazarena baino gehiago doa ekialdera eta hegoaldera, baina apenas ukitzen du *D. mirandaren* eremua (Olympic penintsulan). *D. mirandaren* banaketa-eremuaren barruko edo hurbileko lekuetatik datozen *D. pseudoobscuraren* arrazek dute bakartze-maila handiena (Cowichan, Quilcene, Olympic eta Yale). Urruneko lekuetako anduiak (Pavilion, Shuswap, Lassen, Estes Park) ez daude hain bakartuta, eta are urrunagokoek (Sequoia, Julian, Arro Handia, Cuernavaca) dute bakartze-mailarik txikiena. Arau geografiko horren salbuespen bakarra Oaxacako anduia da (Mexiko), espero baino askoz bakartuago baitago.

Espezie baten anduien artean ezberdintasun heredagarri horiek daudela jakitea interesgarria da; izan ere, pentsa daiteke espezieen bakartzea finkatzen duen mekanismo genetikoa espezie barruko aldakuntzak pilatzean jartzen dela abian. Ikusitako erregularitasun geografikoa are adierazgarriagoa da ikuspuntu horretatik begiratuta. *Drosophila pseudoobscura* eta *D. miranda* gurutzatu egin daitezke, baina kume antzuak izaten dituzte. Hibridazioak desabantailak dakartzkio espezieari, bi parte-hartzaileen gaitasun biotikoei eragiten baitie. Hortaz, sexu-bakartzea edo beste edozein bakartze-mota areagotzen duten faktore genetikoek alde egingo du hautespenak. Hala ere, bakartzea areagotzeak ondorio garrantzitsuagoak izango ditu *D. mirandaren* lurraldetik hurbil bizi diren *D. pseudoobscura* populazioetan, urrun bizi direnetan baino. Oaxacako anduia (ikus gorago) bereziki bakartuta dagoela ikusi da; beharbada, *D. pseudoobscura* erlazionatutako beste espezie batekin (*D. azteca*) bizi delako Oaxacan. Hori zalantzan jartzekoa da, ordea; izan ere, *D. azteca* Mexiko osoan dago, eta Mexikoko anduiak (Oaxacakoa izan ezik) ez daude oso bakartuta *D. mirandatik*.

Dice-k azterketa sistematikoak egin ditu *Peromyscus* saguaren espezieak eta azpiespezieak elkarrekin gurutza daitezkeen jakiteko (1933). *P. maniculatusen* hamar arraza, *P. leucopusen* bost, *P. eremicusen* lau eta *P. trueiren* eta *P. californicusen* bina konbinatuz egin du proba. Dicek ateratako ondorio nagusia da espezie bateko arrazak gurutzatu egin daitezkeela eta hibridoak sortu, eta espezie ezberdinetako banakoak, aldiz, ez direla gurutzatzen (*P. maniculatus* x *P. polionotus* salbu). Ez dakigu hibridorik ez sortzearen arrazoia zein den zehazki, baina sexu-bakartzea dela susmatzen da. Horrek ez du inondik esan

nahi sexu-bakartzea espezie bereizien artean bakarrik gertatzen denik eta haien subdibisioen artean ez. Spett-ek lortutako datuek (1931) iradokitzen dute *Drosophila melanogasteren* mutanteen artean hastapeneko sexu-bakartzea dagoela; kontrakoa diote, ordea, Sturtevant-ek (1915) eta Nikoro-k, Gussev-ek, Pavlov-ek eta Griasnov-ek (1935).

BAKARTZE MEKANIKOA

Animalia askoren —intsektuen, batez ere— kanpoko sexu-organoen eta -osagarrien egiturak aspalditik bereganatu du morfologoen eta sistematisten interesa. Interes horren arrazoa pragmatikoa izan da, hein batean: lotura estuko espezie batzuk nekez bereiz daitezke kanpoko egiturengatik, baina sexu-organoen egituraren arabera zehatz-mehatz sailkatu daitezke. Ormancey-k erabili zuen metodo hori lehen aldiz (1849), marigorrien familiako espezieak bereizteko. Handik gutxira, intsektuen beste ordena batean erabili zen metodoa, eta armiarmetan, moluskuetan, arrainetan (gonopodia duten formetan), ugaztunetan (saguzarretan eta karraskarietan, gehienbat) eta beste talde batzuetan ere bai.

Taxonomo kontserbadore batzuk kexu dira espezieak deskribatzeko sexu-organoak aztertzea jotzen delako, baina metodo horrek abantaila handiak dakartza genero eta familia askotan, eta, beraz, finkatu egin da taxonomia modernoan. Askotan, sexu-organoei begiratuz erraz bereiz daitezke espezieak; bistakoa da hori. Hala ere, bigarren mailako teoria asko sortu dira horren inguruan. Leon Dufour entomologo frantses handiak «sarraila eta giltza» deituriko teoria proposatu zuen. Haren arabera, espezie bereko emeen eta arren sexu-organoak elkarrentzat eginak daude (intsektuetan behintzat bai), eta, bietako bat zertxobait aldatzen bada, ez dute elkarrekin kopulatzerik, fisikoki ezinezkoa delako. Espezie bakoitzaren sexu-organoa «giltza bakar batek ireki dezakeen sarraila» da, eta, beraz, espezie ezberdinen sexu-organoak bat ez datozelako daude espezieak elkarrengandik bakartuta, ez beste ezergatik. Dufour-en alde esan behar da Darwinen garaia baino lehenago egin zuela teoria osoa.

K. Jordan-ek asko landu du Dufour-en teoria (1905), eta bereizkuntza interesgarria egin du bariazio geografikoen eta ez-geografikoen artean: leku berean bizi diren espezieen aldaeren sexu-organoen ezaugarriek ez dute harremanik elkarrekin; baina espezie bereiziek

—eta, batzuetan, espezie baten arraza geografikoek— egitura ezberdineko organoak dituzte. Jordan-ek froga gehiago eman ditu «sarrailla eta giltza» teoriaren alde; izan ere, erakutsi du *Papilio* generoko espezieen sexu-organo ar eta emeak elkarrekin uztartzen direla irudi positiboa eta negatiboarekin bezala, eta uste du sexu-organoetan gertatutako aldakuntzengatik bakartzen direla arraza geografikoak, aparteko espezie bilakatu arte. Jordanen teoriak baditu ideia lamarckista batzuk, oinarrian ez bada ere; horiek albo batera utzita, interesgarria da sinple-sinplea delako. Tamalez, kontrako froga gehiago daude aldeko baino.

Hasteko, espezie bereko sexu-organo emeen eta arren arteko «sarrailla eta giltza» harremana berezia da oso. Talde askotan (adib., drosofilan), sexu-organo arren egitura oso ezberdina da espezie bate-tik bestera, baina emeena antzekoagoa da; beraz, ez daude bata bestearen negatiboa balira bezala eraikita. Askotariko taldeetan gertatzen da hori. Egia esan, sexu-organo emeak arrak bezain aberatsak izaten dira ezaugarri bereizgarrietan, baina ezberdintasun bereizgarriak kopulazioarekin lotura zuzenik ez duten ataletan egoten dira. Esaterako, marigorrietan (*Coccinellidae*) eta Chrysomelidaeetan, erlasionatutako espezieen sexu-organo emeak kitinazko espermatekaren forman bereizten dira, eta espermateka *bursa copulatrixekin* lotzen duen hodiaren forman. Alabaina, kopulatzean, arraren zakila *bursa copulatrixen* barruan sartzen da, baina ez espermatekaraino edo espermatekaren hodi-raino. Bitxia bada ere, zakilaren forma eta espermatekako hodiaren forma lotuta daude: marigorrien genero batzuetan, zakilak apendize luze-luzea du (flageloa) eta hodia gorputza baino luzeagoa izan daiteke. Zehazki, flageloa hodian sartzen ez duten formak hartu ditu kontuan idazleak. Kanpoko sexu-organo emeak nahiko uniformeak dira Coccinellidae familiako genero bereko espezieetan; arrak, aldiz, oso egitura ezberdinetakoak izan daitezke. Familia eta genero askotan, espezie ezberdinek sexu-organo antzeko samarrak dituzte; bakartze mekanikoa ezin da inola ere bakartze-metodo unibertsaltzat hartu, ezta intsektuetan ere.

Bakartze mekanikoaren aldeko froga gutxi atera dira esperimentuetatik, eta ateratakoak ordena bakar bati dagozkio; Lepidoptera ordenari, hain zuzen. Standfuss-ek deskribatutako sits-espezie batzuetan (1896), organo emeak zauritu egiten dira kopulatzean, eta banako

emeak hil egiten dira horren ondorioz. Federley-k garrantzi handiagoa eman ohi dio bakartze mekanikoari sexu-bakartzeari baino, eta, haren esanetan (1932), *Chaerocampa elpenor* arrak *Metopsitus porcellus* emea estal dezake (Sphingidae familiako sitsak), baina batzuetan ezin du zakila atera, eta, beraz, emeak ezin du arrautzarik jarri. Alderantzizko gurutzaketa ondo irteten da. Sturtevant-en behaketen arabera (1921), *Drosophila melanogaster* arrak eta *D. pseudoobscura* emeak arazorik gabe kopulatzen dute antza, baina ez da larba edo heldu hibridorik ateratzen hortik. Ez dakigu arrautzak ernaltzen diren ala ez. Bikote batzuk, ostera, ezin dira banandu, eta hil egiten dira kopulazioan. Ez dakigu kopulazioa zergatik amaitzen den horrela batzuetan. *D. pseudoobscura* arren eta *D. melanogaster* emeen arteko kopulaziorik ez da erregistratu.

Gertaera horiek frogatzen dute bakartze mekanikoa eraginkorra dela. Kontrakoa erakusten dute, ordea, beste behaketa askok; haietan ikusitakoaren arabera, egitura ezberdineko sexu-organoak dituzten espezieak gurutzatzean, parte-hartzaileetako inor ez da zauritzen. Entomologiari buruzko literaturan askotan erregistratu da urruneko espezieen arteko kopulazioa, baina normalean ez da argi egoten ondorengorik sortzen den. Baina bakartze mekanikoari dagokionez berdin dio ondorengoak sortzen diren ala ez, kopulazioak ez baitu ernalke-ta eta garapena ekarri beharrik (ikus gorago). Deigarria da, bestalde, intsektu-espezie batean gertatzen dena, gorputz-tamainaren aldaketak ez baitu kopulazioa oztopatzen. *Drosophila* mutanteetan, gorputz-tamaina handiagoak eta txikiagoak ikusi dira, eta gurutzatu eta ondorengo normalak izan ditzakete (adib., *D. melanogaster*en erraldoia eta nanoa mutazioak). Larba-garaian janaria sobran edo faltan izateagatik gorputz-tamaina aldatzen denean ere, ez da arazorik izaten kopulatzeko.

Eurygaster integriceps intsektuaren kanpoko ezaugarri batzuen eta sexu-organoen aldakortasunari buruzko azterketa estatistikoa egin du Kerkis-ek (1931), eta, haren arabera, sexu-organoak beste kanpoko ezaugarriak bezain aldakorrek dira —sistematista batzuen iritziz, al-diz, sexu-organoek aldakortasun txikia dute eta horregatik dira horren baliagarriak sailkapenerako—. Izatez, beste era bateko azalpena bilatu behar dugu: sexu-organoen egiturak oso konplexuak direnez, espezieen arteko ezberdintasun genetikoak errazago agertuko dira egitura horietan, kanpoko beste egitura sinpleagoetan baino. Egitura

sinpleko sexu-organoak dituzten generoetan eta familetan egindako behaketek berretsi egiten dute hori. Halakoetan, sexu-organoak ez dira hain erabilgarriak sailkapenerako; ez behintzat sexu-organo eta sexu-osagarri konplexuko taldeetan bezain erabilgarriak. Ondorio gisa esan dezakegu organismo batzuetan bakartze mekanikoak gurutzaketa oztopa dezakeela, baina haren garrantzia puztu egin izan dela. Sistematista batzuek (adib., Kinsey, 1936) ondorio bera ateratu dute.

Erlazionatutako landare-espezieek lore-egitura ezberdina badute, baliteke elkar ez ernaltzea intsektu ezberdinek polinizatzen dituztelako loreak. Dena den, ez dakigu era horretako bakartze mekanikoek naturan zenbaterainoko eragina duten. Gauza jakina da landare-familiak intsektu jakin batzuek polinizatzeko moldatuta daudela, nahiz eta intsektu batzuek (adib., Apis) era askotako landareak bisitatu. Ez da inoiz behar bezala aztertu ea genero bereko espezieak ez gurutzatzeko metodo hori erabiltzen den. Knuth-Ainsworth-Davis-en lore-polinizazioari buruzko monografian (1906-09), ikusten da erlazionatutako landare-espezieen loreak intsektu ezberdinek bisitatzen dituztela, baina ez dago argi ea landareek estazio ekologiko ezberdinak okupatzen dituztelako den. Beharbada, bakartze mekanikoak oso lore-egitura espezializatuko familetan bakarrik du zeregin garrantzitsua (orkideoetan, Papilionaceaeetan eta beste batzuetan).

ERNALKETA, ESPEZIEEN ARTEKO GURUTZAKETETAN

Barne-ernalketa duten animaliek kopulatzen dutenean, edo kanpo-ernalketa dutenek sexu-produktuak ingurura botatzen dituztenean, edo landareen lore-estigman polena jartzen denean, erreakzio-kate batzuk sortzen dira, eta, ondorioz, gametoak elkartzen dira, hots, ernalketa gertatzen da. Espezie ezberdinetako norbanakoek oso erreakzio ezberdinak izan ditzakete, eta, beraz, zaila edo ezinezkoa da zigoto hibridoak eratzea. Animalietan, bistako arrazoi teknikoengatik, ernalketa hibridoaren prozesua itsasoko forma batzuetan bakarrik aztertu da, ernalketaren behaketa *in vitro* erraz egin daitekeen formetan. Gainera, esperimentu gehienak oso urruneko formen arteko gurutzaketekin egin direnez (ordena, klase eta filum ezberdinetakoak), emaitzak ez dira oso adierazgarriak eboluzioaren ikuspuntutik.

Lillie-k bi espezieta itsas trikuak gurutzatu ditu (1921); *Strongylocentrotus purpuratus* eta *S. franciscanus*, hain zuzen. Bi espezieak itsasertzean bizi dira leku berean, baina *S. purpuratus* itsasgoraren eta itsasbeheraren marren artean eta itsasbeheraren marra baino pixka bat beherago bizi da, eta *S. franciscanus*, berriz, nekez bizi da itsasbeheraren marra baino gorago eta bestea baino sakonera handiagoan egoten da. Hortaz, bakartze ekologiko partziala dago bien artean. Espezie bakoitzaren arrautzak jarri ziren itsas uretan; ur horretan, espezie bakoitzaren edo bestearen espermatozoideak zeuden, kontzentrazio ezberdinetan. Ernalketa-mintzak eratu eta erdibitu ziren arrautzen ehunekoak erregistratu zen. *S. franciscanus* espeziearen esperma-kontzentrazioek espezie bereko arrautzen % 73,3 eta % 100 artean ernaldu zuten, eta kontzentrazio berdinek *S. purpuratus* espeziearen arrautzen % 0tik % 1,5era bitartean ernaldu zuten. *S. franciscanus* arrautzen % 100 ernaltzeko behar den baino lau bider esperma gehiago jarrita, *S. purpuratus*en arrautzen % 25 besterik ez da ernaldu. *S. purpuratus*en espermak ere zailtasunak ditu *S. franciscanus*en arrautzak ernaltzeko, zertxobait gutxiago bada ere. *Fundulus heteroclitus* eta *F. majalis* arrainen arteko gurutzaketan, arrautzen % 50 poliespermikoak zirela ikusi zuen Moenkhaus-ek (1910), nahiz eta espezie barruko ernalketetan ohikoak ez izan. Esan behar da arrautzak eta espermatozoideak pH-kontzentrazio aldakorrek uretan jarrita bestela sekula ernalduko ez liratekeen arrautzak ernal daitezkeela.

Espezie bateko espermatozoideak beste espezie bateko emearen ugalketa-organoetan daudenean, hil egin daitezke edo antzu bilakatu, ingurua ez delako egokia. Goi-mailako animalien espermatozoideak oso sentikorrak dira inguruneke aldaketen aurrean; presio osmotikoaren aurrean, batez ere. Serebrovsky-k hemen eta 20. taulan datozen datuak eman ditu ugaztunen espermatozoideei buruz (1935).

Esperma ingurune egokian jarritz gero, denbora luzean gorde daiteke intseminazio artifizialean erabiltzeko, baina, bestela, berehala galtzen du ernaltzeko gaitasuna. Ahatearen, antzararen eta oilarraren esperma hartu eta ahate emeen sexu-organoko hodietan injeztatu zuten ikerketa batean. 22 eta 25 ordu bitarte igarotakoan, hegaztiak diseckatu eta aurkitu zuten espermatozoide mordoa zegoela obiduktuen goiko partean. Ahatearen espermatozoideak bizirik zeuden eta mugitzen ziren, baina antzararen eta oilarraren gehientsuenak hilik zeuden jada (Serebrovsky, 1935).

20. TAULA

ESPERMAREN KONTZENTRAZIO MOLEKULARRA ETA PRESIO OSMOTIKOA
(*Serebrovskyren arabera*)

ANIMALIA	KONTZENTRAZIO MOLEKULARRA	PRESIO OSMOTIKOA
Gizona	0,297	7,5
Zaldia	0,302	7,6
Txakurra	0,319	8,1
Txerria	0,335	8,4
Zezena	0,335	8,4
Aharia	0,357	9,0

Esperma hil egin daiteke, halaber, beste forma baten espermarekin nahasiz gero (Godlewski, 1926). Idazlearen ustez, ez da antzeko daturik eman erlazio estuko espezieen arteko gurutzaketetarako. Landareetan behaketa hobeak egin behar dira hibridoak ernaltzeko zer zailtasun dauden jakiteko. Mangelsdorf eta Jones (1926) eta beste batzuk ohartu ziren arto gozoaren eta ez-gozoaren (*Zea mays*) arteko gurutzaketetan banaketa-proporzioak oso urrun zeudela ohikoetatik, eta arto gozoaren kantitatea espero baino txikiagoa zela. Arto gozoaren eta ez-gozoaren arteko aldea gene bakar batean datza, eta, emaitzetatik interpretatzen denaren arabera, gene gozoaren alelomorfo normala duen arto-landare baten bizarretan landare gozoaren eta ez-gozoaren polenak nahasita jarritz gero, polenak elkarren aurka lehiatzen dira eta gozoaren polen-hodiak motelago hazten dira normalarenak baino. Landare gozoaren bizarretan bi motatako polen-hodiak berdin hazten dira. Krispeta-artoren eta beste arto-aldaera batzuen artean bateraezintasun latzagoa dagoela azaldu du Demerec-ek (1929b). Krispeta-artoa guraso eme gisa erabiliz krispeta-artoarena ez den polenarekin gurutzatzen bada, ez da ia hazirik sortzen. Krispeta-artoa gurutzaketaren arra bada, osterat, ez da zailtasunik izaten. Krispeta-landare batek polinizazio bikoitza badu (adib., krispeta-landarearen polena eta bestelakoa nahasita jasotzen baditu), hazi endogamiko asko eta hibrido gutxi lortzen dira. Krispeta-landarearen artaburuaren bizarrak bi partetan banatu zirenean eta parte batek krispeta-landarearen polinizazioa jaso zuenean, eta besteak bestelakoa, artaburuak hazi-sorta osoa eman zuten zati endogamikoan eta ia hazirik ez gurutzatutako aldean (adibide gehiagorako, ikus Brieger, 1930).

Datura generoko espezie ezberdinak gurutzatuz esperimentu anitz egin eta deskribatu dituzte Buchholz-ek, Williams-ek eta Blakeslee-k (1935). Jabetu ziren polen-hodia sarritan azkarrago hazten dela espezie bereko estiloan, beste espezie batekoan baino. *Datura* generoko espezieak estiloaren luzeran bereiz daitezke, eta estiloaren luzerak zerikusia du hodiaren hazkunde-abiadurarekin. Baldin eta estilo laburreko espeziea guraso emetzat eta estilo luzekoa guraso artzat erabiltzen bada, aukera gehiago dago gurutzaketa ondo irteteko. Gainera, espezie arrotzaren estiloan polen-hodiak lehertu egin daitezke polena obulutegira iritsi baino lehen; polen-hodia lehertzeko maiztasuna gurutzaketa bakoitzaren arabera da. Horrenbestez, hainbat aldagaik erabakitzen dute bi espezie gurutza daitezkeen ala ez: polen-hodiaren hazkunde-tasa, estiloaren luzera eta polen-hodien lehertze-maiztasuna. Horiez gain, kontuan hartu behar dira prozesuak ingurune kondizioekiko duen sentikortasuna eta enbrioien bizigaitasuna (ikus beherago). Gurutzaketa batzuetan ikusi da, halaber, polena ezin dela estigma arrotzean ernamuindu.

Gari-espezieen gurutzaketak (Watkins, 1932) eta belar-espezieen gurutzaketak (Jenkin, 1933) hainbat faktoreren arabera gertatuko dira; besteak beste, gurutzatutako guraso-espezieen kromosoma-kopurua. Watkinsen arabera, guraso arraren kromosoma-kopuru bera duten landareen estiloetan hazten dira polen-hodiak ondoen (hau da, poleneko eta estiloko kromosoma-kopuruaren proportzioa 1:2 denean). Kromosoma-kopuru handiagoa duen espeziearen estiloan, polen-hodia normal edo gutxi hazten da; kromosoma-kopuru txikiagoa duenaren estiloan, berriz, oso gutxi. Espezieen arteko gurutzaketetan antzutasun endogamikoak izan dezakeen zereginaz Andersonek (1924) hitz egin du.

Hibrido aloploiploideek guraso-espezieekiko duten kongruentzia falta bereziki interesgarria da. Gogoan izan *Raphanobrassica* espeziea berria eta sintetikoa dela, errefauaren (*Raphanus sativus*) eta azaren (*Brassica*) arteko hibridoaren osagarri kromosomikoa bikoiztuz sortutakoa. Karpechenko-k (1928) eta Karpechenko-k eta Shchavinskaia-k (1929) ahaleginak egin dituzte behin eta berriz *Raphanobrassica* espeziea errefauarekin, azarekin eta beste espezie kruzifero batzuekin gurutzatzeko. *Raphanobrassica* ♀ x *Raphanus* ♂ gurutzaketak hamaika hazi besterik ez zituen sortu modu artifizialean

polinizatutako 382 loretan; *Raphanus* ♀ x *Raphanobrassica* ♂ gurutzaketak, hamaika hazi 143 loretan; *Raphanobrassica* ♀ x *Brassica* ♂ gurutzaketak, bi hazi 551 loretan; eta *Brassica* ♀ x *Raphanobrassica* ♂ gurutzaketak bat ere ez 411 loretan. Gurutzaketa horiek ondorengoak zituztela ziurtatzen ere saiatu ziren polinizazio irekien bidez, baina alferrik; hiru espezieak elkarren alboan landatuta daudenean, bakoitzak bere espezieko kumeak bakarrik izaten ditu ia. *Raphanobrassicak*, dena den, hazi batzuk sortzen ditu *Raphanus raphanistrum*-ekin gurutzatutakoan; azken espezie hori errefauarekin lotuta dago, baina zailtasunak ditu harekin gurutzatzeko. Karpechenkoren ustez, *Raphanobrassicaren* polena *Raphanusen* eta *Brassicaren* estiloetan (eta alderantziz) motel hazten delako dira bateraezinak goiko gurutzaketa horiek. Polen-hodiaren hazkundera ez da zehazki aztertu, ordea, eta zigotoak bizigaiak ez izateak zerikusia izan dezake. Hala ikusi da *Nicotiana rustica* x *N. paniculata* gurutzaketatik eratorritako alotetraploidearen eta *N. rusticaren* arteko gurutzaketan (Singleton, 1932). Mekanismoa dena delakoa izanda ere, argi dago alotetraploide baten eta bere gurasoen arteko kongruentzia faltak asko laguntzen duela alotetraploide hori naturan espezie bereiz gisa finka dadin.

ZIGOTO HIBRIDOEN BIZIGAITASUNA

Espezie ezberdinetako gametoak elkartu izanak ez du ziurtatzen sortuko den zigotoak organismo hibrido heldua emango duenik. Izatez, zigoto hibrido baten bizitza edozein mailatan amaitu daiteke, arrautza erdibitzen hasten denetik enbrio-garapenaren azken fasera arte edo garatu ondoko fasera arte. Hibridoari helduarora iristen uzten ez dioten garapen-aldaketen fisiologiaz ez dakigu ia ezer. Eta arbasoen hozi-plasmen arteko «afinitate» faltaren edo «lankidetz» faltaren teoriak ez garamatza inora.

Oso urruneko formen arteko hibridazioan (ekinodermatuak x moluskuak, ekinodermatuak x anelidoak, etab.), espermaren nukleoa ezabatu egiten da sarri lehen segmentazio-ardatzetik, edo, bestela, aitarren kromosomak —eta amaren batzuk ere bai batzuetan— zito-plasman baztertuta gelditzen dira eta hil egiten dira. Hain muturrekoak izan gabe ere antzeko gorabeherak ikusi dira itsas trikuen eta anfibioen familia eta genero ezberdinen arteko gurutzaketetan (Hertwig, 1936). Arrain ezberdinen arteko hibridoetan (Moenkhaus, 1910; New-

man, 1914, 1915; Pinney, 1918, 1922; eta beste batzuk), era guztietako gorabeherak gerta daitezke; segmentatzean kromosomak ezabatu egin daitezke eta gastrulazioa eta organo-eraketa gelditu egin daiteke, eta enbrioio aurreratuak hil ere egin daitezke. Goiko autore horiek nabarmentzen dute enbrioioak goiz edo berandu hiltzea ez dagoela nahitaez lotuta gurutzatutako formak urrunekoak edo hurbilekoak izatearekin. Horri dagokionez, Zimmermann-en (1936) eta Strasburger-en (1936) datuak oso adierazgarriak dira. European, Afrikan eta Asia mendebaldean bizi den marigorri-espezie bat ikertu dute, *Epilachna chrysomelina*. Eremu horren barruan txikiagoko eskualde asko daude, eta bakoitzean arraza bereizi bat bizi da (azpiespezia). Esperimentuetan eskura zituzten arraza gehienen arteko gurutzaketek arazo handirik gabe eman zituzten hibridoak. Baina *E. capensis* Hego Afrikako forma eta *E. chrysomelina* forma gurutzatutakoan ez zen larbarik sortu, aldaketa sakonak gertatu baitziren enbrioioaren garapenean. Morfologia aldetik, *E. capensis* eta *E. chrysomelina* ez dira horren ezberdinak, ez espezie horretako arrazak baino ezberdinago behintzat. Pictet-en esanetan (1936), bestalde, leku ezberdinetako *Lasiocampa guercus* sitsen arteko hibridoek bizigaitasuna alderantziz proportzionala da leku horien arteko distantziarekiko. Antzeko emaitzak lortu ditu Pictetek beste sits batean, *Nemeophila plantaginisen* hain zuzen; izan ere, datu horiek erakusten dute tokiko arrazak hibridatzean arrautza ernaltu gabeak sor daitezkeela (ez da azterketa zitologikorik egin, ordea).

Zigoto hibridoek heriotza landareetan ere gertatzen da. Datura generoko espezieen arteko gurutzaketa batzuetan, polen-hodiak obulutegiraino iristen dira eta ernalketa gertatu egiten da, baina, hala ere, ez da hazirik sortzen. *D. stramonium* x *D. metel* hibridoa garatu egiten da zortzi zelulako enbrioia garatu arte, baina ez gehiago. Hibrido beraren endosperma, itxura batera, normal garatzen da ernalketa osteko zazpigarren egunera arte, baina, gero, gelditu egiten da garapena (Satina eta Blakeslee, 1935). Antzeko zerbait gertatzen da Nicotiana generoko espezie batzuk gurutzatutakoan (McCray, 1933). Watkins-en arabera (1932), gari-espezieen arteko gurutzaketetan ez da sortzen hazirik enbrioioaren garapena eta endospermarena desorekan daudelako. Goi-mailako landareetan ernalketa-prozesua bikoitza izaten denez, enbrioioaren eta endospermaren ehunetan 2:3 kromosoma-kopuruak egon ohi dira. Kromosoma-kopuru handiena duen espeziea artzat eta kopuru txikiena duena emetzat erabiliz gero, enbrioioaren eta endosper-

maren kromosoma-kopuruen proportzioa 2:3 baino handiagoa izango da, eta enbrioia hil egingo da. Alderantzizko gurutzaketak 2:3 baino txikiagoko proportzioa ematen du, eta ez dio halako kalterik egiten hibridoaren bizigaitasunari.

Batzuetan, organismo hibridoaren osaera ahulak ez dakar aldaketa handirik bizitzaren funtsezko prozesuetan, eta, tratamendu jakin batzuen bidez, esperimentatzaileak helduarora eramán ditzake bestela biziraungo ez zuten hibridoak. Fenomeno horren adibide paregabea eman du Laibach-ek liho-espezieen arteko hibridoetara buruzko lanean (1925). *Linum perenne* x *L. alpinum* gurutzaketan, hazi hibridoak ernamuindu egin daitezke, zailtasunak izan arren. *L. perenne* ♀ x *L. austriacum* ♂ gurutzaketatik ateratako haziak ez dira hozitzen beren kabuz utziz gero. Baina enbrioari hazi-estalkia modu artifizialean kentzen bazaio (estalki hori amaren ehuna besterik ez da kasu honetan), hozitu egiten dira, eta, hala, mintegiko landare gazteetatik landare hibrido oparoak sor daitezke, emankorrak eta F_2 belaunaldian hazi normalak sortuko dituztenak. *L. austriacum* ♀ x *L. perenne* ♂ gurutzaketan are oztopo gehiago ditu haziak garatzeko, baina horiek ere gainditu egin daitezke. Enbrioia nimitsoak hazietatik atera eta elikagai-disoluzio batean jartzen dira hazten jarraitu dezaten; disoluzioaren % 10 eta % 20 artean azukrea da. Egun batzuk igaro ostean, paper iragazle heze batera pasatu eta hozitzen uzten dira. Mintegiko landare horiek lurlean landatzen dira gero.

Sits jakin batzuen espezieak gurutzatutakoan hibrido heldu arrak baino ez dira agertzen (*Chaerocampa elpenor* ♀ x *Metopsilus porcellus* ♂ eta *Deilephila euphorbiae* ♀ x *D. galii* ♂); beldar emeak sortzen dira, baina hil egiten dira pupa-garaian. Alderantzizko gurutzaketatik, oster, bi sexuetakoa hibridoak sortzen dira (Federley, 1929). Normalean hiltzen diren pupen obulutegiak hartu eta guraso-espeziearen pupetan ezarri zituen Bytinski-Salz-ek (1933). Jatorrizko gorputzean garatuko ziren baino askoz haratago garatu ziren inplanteak ostalari berrian. Horrek frogatzen du hibrido bat bizigaia ez izateak ez duela esan nahi bere ehun guztiak bizigai ez direnik.

Azaldu berri ditugun gurutzaketetan ikusi dugu sexu bakarreko ondorengoak agertzen direla. Animalia-espezieen arteko hibridoetan ohiko fenomeno da hori; sexu bateko banakoak hil egiten dira, eta beste sexukoak, berriz, ez du bizigaitasuna galtzen edo oso gutxi.

Haldane-k arau bat asmatu du (1922), eta nahiko ondo betetzen da, salbuespenak egon arren: «bi animalia-espezie ezberdinen F_1 belaunaldiko ondorengoetan sexu bat falta bada, gutxi agertzen bada edo antzua bada, horixe da sexu heterozigotoa». Ugaztunetan, anfibioetan eta intsektu gehienetan, arrak heterozigotoak (XY) dira sexuarekiko eta emeak homozigotoak (XX), eta hibrido arrak emeak baino sarriago izaten dira akastunak. Aldiz, hegaztietan, tximeletetan eta sitsetan, emeak heterozigotoak dira (XY) eta arrak homozigotoak (XX); eta hibrido emeak ez dira arrak bezain bizigaiak izaten.

Dobzhansky (1937b) Haldaneren arauaren azpian egon daitekeen mekanismo bat proposatu zuen. Ikusi dugu (IV. kapitulu) *Drosophila pseudoobscura* eta *D. miranda* espezieak gene-antolaketan bereizten direla, eta orain garrantzi handiagoa duen beste gauza bat dakigu: gene batzuk X kromosoman daude espezie horietako batean, eta autosometan bestean, eta beste gene batzuk, alderantziz. *D. miranda* ♀ x *D. pseudoobscura* ♂ gurutzaketak hibrido eme bizigai samarrrak eta ar anormalak ematen ditu; alderantzizko gurutzaketak, berriz, eme bizigaiak sortzen ditu, baina arrak hil egiten dira. Demagun *D. pseudoobscurak* X kromosoman duen *A* gene-multzo jakin bat *D. mirandaren* autosometan dagoela, eta *D. mirandaren* X kromosoman dagoen *B* gene-multzoa *D. pseudoobscuraren* autosometan dagoela. Bi espezieetako emeen osaerak eta eme hibridoena antzekoak dira gene horietan; *AABB*, hain zuzen. *D. pseudoobscura* arrek eta *D. miranda* ♀ x *D. pseudoobscura* ♂ gurutzaketatik ateratako hibrido arrek *ABB* osaera dute; *D. miranda* arrak eta *D. pseudoobscura* ♀ x *D. miranda* ♂ gurutzaketaren hibrido arrak, berriz, *AAB* dira. Hautespen naturalak hainbat eta hainbat belaunaldiz egokitu ditu espezie garbiaren genotipoak; hori dela eta, *D. pseudoobscuraren* *ABB* osaerak eta *D. mirandaren* *AAB* osaerak aukera ematen dute dagokien espezieko ar «normalak» garatzeko. Baina hibrido baten genotipoa guraso-espezieen genotipoen tarteko zerbait da, bi aldean arteko akordio bat; *AABB* osaera normala da bi guraso-espezieen emeetan, bai eta hibrido emeetan ere. *ABB* osaera, aldiz, bateraezina da *D. mirandaren* genotipoarekin, eta *AAB* ere bai *D. pseudoobscuraren*arekin. Hibrido arrei aldatu egiten zaie gene-oreka, eta bizigaitasunean eragiten die horrek. Era horretako azalpena hibrido zehatz batzuk ditugunean bakarrik eman dezakegu, geneak X kromosoman eta autosometan ezberdin banatuta dauzkaten espezieen arteko hibridoak ditugunean; horietako bat da *D.*

pseudoobscuraren eta *D. mirandaren* arteko gurutzaketa, baina beste espezie-gurutzaketa batzuetan ez dago datu erabakigarriarik. Azalpen hori beste eremu batzuetara zabaldu daiteke pentsatzen badugu espezie gehienek X kromosoman eta autosometan duten gene-oreka hori berezia eta beste espezieenaz bestelakoa dela. Hibridoaren sexu homozigotoak eutsi egingo dio oreka horri beharbada, baina sexu heterozigotoak ez, ziur asko.

Bi espezie horien arteko hibridoaren bizigaitasuna gurutzatutako guraso-espezieen andui jakin batzuen mende dago, eta hori oso garrantzitsua da genetistaren ikuspuntutik. Gertaera horien berri izanda, hobeto ulertuko dugu, agian, bakartzea sortzen duen mekanismoa. *Crepis capillaris* x *C. tectorum* gurutzaketaren emaitza ezberdina izan daiteke: hazkuntza batzuetan, mintegiko landare guztiak hil egiten dira kotiledoi bilakatu baino lehen; beste batzuetan, mintegiko landareen erdia bakarrik hiltzen da; eta, beste batzuetan, bizigaiak dira hibrido guztiak. Hollingshead-ek erakutsi du (1930a) *C. tectorum* espeziearen andui batzuek gene gainartzaile bat dutela eta gene horrek ez duela ageriko efekturik espezie garbian, eta, bereziki, ez duela eraginik mintegiko landareen erretzean. Gene hori bera *tectorum* eta *capillaris* espezieen arteko hibrido batean badago, oster, hibridoa ez da kotiledoitik aurrera garatzen. Gurutzaketa batean *tectorum* espezieko gurasoa gene horrekiko homozigoto bada, ez da mintegiko landarerik sortuko. Genea heterozigotoa den edo falta den hazkuntzetan, berriz, landare horien % 50 edo % 100 agertzen da. Esperimentu gehiago egindakoa ikusi da gene bera hilgarria dela *C. tectorum* x *C. leontodontoides* eta *C. tectorum* x *C. bursifolia* hibridoetan, baina ez *C. tectorum* x *C. setosa* eta *C. tectorum* x *C. taraxacifolia* gurutzaketetan. *C. tectorum* espeziearen leku batzuetako populazio basatiek genea badutela eta beste leku batzuetakoek ez dutela ohartuko gara agian.

Antzeko egoera ikusi dute Bellamy-k (1922), Kosswig-ek (1929) eta beste batzuek *Platypocilus maculatus* eta *Xiphophorus helleri* arrainen arteko gurutzaketan. *Platypocilus* generoan, sexuari lotutako *N* gene gainartzaileak pigmentazio beltza areagotzen du azpirakorrarekin alderatuta. *N* daraman *Platypocilus* bat *Xiphophorus* batekin gurutzatzen badugu, F_1 hibridoak heterozigotoak izango dira *N* genearekiko, baina pigmentu beltza zabalduago izango dute *Pla-*

typoecilus espezie garbiaren heterozigotoak (Nn) eta homozigotoak (NN) baino. F_1 banakoak (Nn) atzera *Xiphophorus* banakoekin (nn) gurutzatutakoan sortzen diren heterozigotoei (Nn) gehiegi garatzen zaie pigmentazio beltza, patologia gisa, eta, azkenean, tumore melanotikoak agertzen zaizkie. Hortaz, N geneak ez du bizigaitasuna murrizten *Platytypoecilus* generoaren oinarri genetikoan dagoenean, baina hilgarri bihurtzen da *Xiphophorousen* genotipoan sartzen denean. *Drosophila pseudoobscuraren* gene jakin batzuek espezie horretako A eta B arrazen arteko hibridoetan dituzten efektu kaltegarriak puztu egin izan dira, baina gero hitz egingo dugu horretaz (IX. kapituluan). Kostoff-en arabera (1936), *Nicotiana rustica* bar. *humilis* x *N. glauca* gurutzaketak sortzen dituen hibridoak hil egiten dira enbrio txikiak direnean, eta *N. rustica texana* x *N. glauca* gurutzaketak sortzen dituenak, berriz, bizigaiak dira. Backhouse-ren (1916) eta Meister-en eta Tjumjakoff-en (1928) arabera, garia eta zekalea gurutzatzeko guraso-espeziearen zer aldaera erabiltzen den, gurutzaketa ondo ala gaizki irtengo da.

BAKARTZEAREN JATORRIA

Bakartzearen auziak genetikan behar besteko arreta jaso ez badu ere, arrazoi asko dago pentsatzeko bakartze-mekanismo asko daudela naturan, espezie ezberdinetako populazioen artean gene-trukea eragotzeko. Dena den, mekanismo horiek nola sortzen diren misterioa da oraindik, eta, idazle batzuen ustez (adib., Bonnier, 1924, 1927), egungo genetikako printzipioak ez dira aski horiek azaltzeko. Hurrengo paragrafoetan nabarmendutako ideia lan-hipotesizat hartu behar da, aurrerantzean egingo diren lanetarako baliagarria izan daitekeena.

Nekez uler daiteke mutazio bakar batek nola bakartu ditzakeen bi banako-talde. Hainbat eratako mutazioak gerta daitezke: sexu-sena aldatzen dutenak, edo sexu-organoen egitura aldatzen dutenak, edo gametoen fisiologia aldatzen dutenak, edo ugaltzeko ezinbesteko diren beste propietate batzuk aldatzen dutenak. Halako mutazioek eraldatutako anduia eta arbasoarena elkarrekin gurutzatzea eragotz dezakete, baina horrekin bakarrik ez da lortzen bakartze-mekanismo baliagarri bat. Izan ere, naturako bakartzeek bi alderdi izaten dituzte beti: A taldeko banakoak eta B taldekoak gurutzatzea zaila edo ezinezkoa da, baina A taldekoek beren artean gurutzatzeko gaitasun osoa dute, eta

B taldekoek berdin. Mutazio batek, bakartze-egoera sortu behar badu, andui mutantearen eta jatorrizkoaren arteko gurutzaketa galarazteaz gain, ziurtatu egin behar du mutazioa daramaten banakoak elkarrekin normal gurutzatzeko gai direla. Bestela esanda, A-ren eta B-ren arteko gurutzaketa eragozteak funtsezkoa da, baina baita erreakzio fisiologikoen sistema berria eta orekatua sortzea ere, andui berria heda dadin. Kointzidentzia hori nekez har daiteke gertaera arrunt gisa.

Zailtasun hori ez da gertatzen bakartze ekologikoaren edo urtaroaren arabera bakartzearen sorreran; izan ere, horietan ez dago ugalketa-sistemaren morfologia edo fisiologia berregituratu beharrik. Alabaina, espeziea autoernalketarako gai ez bada behintzat, nekez sortuko da bakartzea mutazio bakar baten bidez, mutantea naturan finkatzea zaila da eta. Demagun, esaterako, arbaso-formak eta mutanteak garai ezberdinetan lortzen dutela sexu-heldutasuna, edo txoko ekologiko ezberdinetan daudela. Mutazio-tasak laborategian aztertutako gene gehienek bezain txikiak balira, mutante gutxi-gutxi sortuko lirakeke belaunaldi bakoitzean, eta zaila izango lukete bikoteak aurkitzea. Bakartze ekologikoa edo urtaroaren arabera bakartze partziala gertatzen direnean bakarrik esan daiteke mutazio bakar baten bidez sor daitezkeela.⁵

Segur aski, bakartze-mekanismoak sortzeko, gene osagarrien sistemak eratu beharko dira. Demagun bi espezie garatu berriren arbasoen populazioak *aabb* osaera genetikoa duela, eta *a* eta *b* geneak edo gene-taldeak direla. Horrez gain, demagun arbasoen populazio hori bi partetan zatituta dagoela, eta, epe luzeko kausak direla eta —hala nola bakartze geografikoa—, parte horiek bata bestetik bakar-tuta daudela aldi baterako. Populazioaren parte batean *a* mutatu eta *A* bihurtzen bada, *AAbb* tokiko arraza eratuko da; beste partean *b* mutatu eta *B* bihurtzen bada, *aaBB* tokiko arraza sortuko da. *aabb*, *Aabb* eta *AAbb* osaerako banakoak askatasunez gurutza daitezke elkarrekin, eta,

⁵ Aloploidieen sorrerak eta arbaso-espezietik bakartzeak badirudi argumentu horiek balio gabetzen dituela. Baina ez da horrela. Arbaso-espezieen banaketak gainjartzen diren lekuetan, aloploidieak *en masse* sor daitezke, eta, gainera, arbasoetatik bakartuta dauden aloploidieak bakarrik finka daitezke naturan. Osagarri kromosomikoa berriro bikoizten denean, bakartzea automatikoki sortzen da, tetraploidea x diploidea gurutzaketak kume triploideak ematen baititu eta horiek ezegonkorak izaten baitira sexu bidez ugaltzen direnean. Oro har, gene-mutazioen efektuek ez dute poliploidiekin zerikusirik alde horretatik.

beraz, *A* genea erraz finkatuko da populazioan; gauza bera gertatzen da *aabb*, *aabB* eta *aaBB* banakoetan. Baina *AAbb* x *aaBB* gurutzaketa zaila da edo ezinezkoa, *A*-ren eta *B*-ren arteko elkarrekintzak goian azaldutako bakartze-mekanismo fisiologikoetako bat sortzen duelako. Hortaz, *AAbb* eta *aaBB* genotipoen eramaileak harremanetan hasten direnean (banantzen zituen muga geografikoa gainditu dutelako, adibidez, edo ingurunea aldatu delako), kausa fisiologikoez eragotziko diete elkarrekin gurutzatzea.

Azaldu berri dugun ideiak bitxia dirudi, baina baliagarria da berekin dakartzan ideiak benetako datuek berresten dituzten ikusteko. Funtsezko postulatuetakoa bat da bakartze-mekanismo fisiologikoak garatu baino lehen jatorrizko populazioaren zati batzuen bakartze geografikoa gertatzen dela. Naturako aldakuntzen behaketa-lanek frogatzen dira mordoa ematen dituzte tesi horren alde. Darwinez geroztik —eta, bereziki, Wagner-ez geroztik— uste da espezieak eratu baino lehen arraza geografikoak eratzen direla; gaur egun, ikertzaile asko agertu dira iritzi horren alde, besteak beste, K. Jordan (1905), D. Jordan (1905), Semenov-Tian-Shansky (1910), Rensch (1929) eta Kinsey (1936).

Sistematista batzuen aburuz, beren lanetik ateratako orokortze handienetakoa da hori. Espezie bereko arrazen banaketa-eremuak ez dira gainjartzen normalean; espezie bereizien eremuak, aldiz, askotan. Ostera, leku batean banako-talde ezberdinak bizitzea eta ezaugarrien birkonbinaziorik edo tartekorik ez sortzea zeharkako frogatzen da talde horiek fisiologikoki bakartuta daudela esateko (haien arteko ezberdintasunak gene batean baino gehiagotan daudela jorik, jakina). Hala ere, ez dago zertan onartu bakartze geografikoa espezie-eraketaren *conditio sine qua non* edo ezinbesteko kondizioa dela. Bakartze ekologikoa mutazio bakar batetik sor daitekeela ikusi dugu, eta bali-teke, horri esker, banako-taldeek beste mekanismo fisiologiko batzuk garatu ahal izatea. Mekanismo horiek gara daitezten, mota bateko edo besteko bakartzeak gertatu behar du hasteko. Bakartze-mekanismo bat gertatu denean, askoz errazago gertatuko dira besteak lehenengoaren eragina indartzeko. Sarritan, bi espezieren arteko gurutzaketa ez du mekanismo bakar batek eragozten; mekanismo askok baizik, elkarren ekingintza indartuz (Dobzhansky, 1937a). Baina ez dakigu ziur mekanismo horietatik zein garatzen den lehenen.

Populazio baten parte bat geografikoki bakartuta dagoenean, azpitaldeetan aldaketa heredagarriak sor daitezke, eta, horien eragi-

nez, etengabeko bakartzea sortu azpitaldeen artean. Horrenbestez, naturan *in statu nascendi* dauden mekanismoak ikus ditzakegu; hau da, banako batzuk beste espezie batetik bakartuta daudela jada, eta beste batzuk oraindik ez. Gorago azaldutako Hollingsheaden esperimentuek (1930a) egoera horren adibide ederra ematen dute. *Crepis tectorum* populazioaren zati bat oraindik ere gai da kume bizigaiak sortzeko *C. capittarisekin* eta beste espezie jakin batzuekin gurutzatutakoan; beste banako batzuek, aldiz, hibrido ez-bizigaiak sortzen dituzte soilik. Hibridoak hiltzen dituen genea ez da *C. tectorum* populazio osoan zabaldu oraindik. *Drosophila pseudoobscuraren* eta *D. mirandaren* arteko sexu-bakartzearen intentsitate aldakorrari (ikus gorago) antzeko zerbait gertatzen zaio. Esperimentu gehiago egiten direnean era horretako adibide gehiago azaleratzea espero da.

Populazio baten barruan geneak hedatzen direnean, gerta daiteke azkenerako populazioak elkarrengandik bakartzea, baina geneok populazioaren propietateengatik hedatzen dira bakartzeagatik baino gehiago. Propietate horiek zer diren zalantza egiten da, eta horixe da teoria osoaren ahulgunerik handiena. Adibidez, *Crepis teetotumen* eta *C. capillaris*en arteko hibridoaren heriotza eragiten duen geneak zer zeregin du *Crepis teetotumen*? Hollingsheadek ezin izan zuen gene horren eraginik aurkitu, salbu eta hibridoetan duena. Bakartzea, oro har, populazioak genetikoki ezberdintzearekin batera gertatzen da. Esan behar da, hala ere, genetikoki ezberdinak diren anduiek, eremu berean bizi badira, nolabait bakartuta egon behar dutela, elkarrekin gurutza ez daitezen eta haien arteko aldeak desager ez daitezen. Horregatik, bakartzea onuragarria da banaketa-eremu gainjarriak dituzten espezieentzat, betiere espezie bakoitzak hibridoak baino sistema genetiko orekatuagoa duela pentsatuta. Kondizio horietan, bakartzea eragiten edo areagotzen duten geneak esparru horretan bakarrik dira onuragarriak, eta hautespen naturalak haiek aukeratuko ditu. Lehenago nabarmendutako zailtasuna konpon dezake horrek, neurri batean bederen.

Azkenik, haxe galdetuko du norbaitek: gene batzuk neutralak edo onuragarriak badira espezie batean, bihur al daitezke kaltegarri hibridoan, beste gene batzuekin konbinatzean? Hibridoak gene-konbinaziotatik dira ez-bizigaiak (eta antzuak, hein batean), gene bakoitzak bere kabuz ez baitu eraginik eramailearengan. Hollingshead-ek *Crepis*-

sen eginiko behaketak eta Bellamy-k eta Kosswig-ek *Platypocilus* eta *Xiphophorus*en egindakoak horren froga ukaezinak dira. Hibridoetan ezaugarri «berriak» agertzea fenomeno genetiko ezagunenetako bat da. Ildo horretatik, oso interesgarriak dira Irwin-ek eta Cole-k (1936) eta Irwin-ek, Cole-k eta Gordon-ek (1936) usoetan eginiko behaketak. Ikertzaile horiek espezieari dagozkion substantzia batzuk aurkitu dituzte odolean erreakzio immunogenetikoaren bidez. Hibridoek, ordea, gurasoei zegozkien substantziak ez ezik, substantzia «hibrido» batzuk ere bazituzten, guraso-espezieek ez zituztenak. Jakaren eta abelgorriaren arteko hibridoek hemoglobina gehiago dute odolean gurasoetako edozeinek baino (Kosharin eta Samochwalowa, 1933).

IX

ANTZUTASUN HIBRIDOA

SARRERA

Antzutasun hibridoaren arazoa Aristotelesen garaitik datorkigu, gutxienez. *De generatione animalium* idazlanean mandoaren antzutasuna aztertu zuen luze eta zabal. Mandoaren antzutasunari buruz eman zituen azalpenek, hala ere, balio historikoa baino ez dute. Ikerketa asko egin izan dira harrezkero eta behaketa garrantzitsu ugari egin dira animalien eta landareen antzutasun hibridoari buruz. Beraz, gaur egun nahiko ondo ezagutzen dugu antzutasun hibridoaren inguruko fenomenologia, baina haren kausa-azterketan erabat gainditu ez diren zailtasunak ditugu. Horregatik, gaiaren tratamendu laburtua egiteko unea ez da oraindik iritsi.

Hibrido antzuak indartsuagoak izaten dira somatikoki, baina haien ugalketa-organoak —gonadak, zehatzago esatearren— desitxuratuta egoten dira, eta ezin dute sexu-zelula funtzionalik ekoitzi. Kontraste hori hibrido antzu guztien ezaugarria da. Mandoak, itxuraz, bere gurasoek bezain ondo antolatutako sistema dute, eta, kondizio jakin batzuetan, bideragarriagoak dira haien arbaso-espezieak baino. Hala ere, mandoaren testikuluak eta obulutegiak desitxuratuta daude, eta ez dute ez espermatozoide ez obulu heldurik sortzen. Hibridoen bideragarritasunaren murrizketa eta antzutasuna fenomeno bereiziak dira. Nolanahi ere, baliteke lan-eremuan zaila izatea bereizketa hori egitea, eta, gonadak parterik ahulentzat hartuta, organo hori desitxuratuta ikustean organismo osoaren ahultasun-zantzutzat hartzea. Irudipen hori, ordea, baliogabea da. Espezie puruen ahultasun fisikoak ez dakar nahitaez berekin antzutasuna, eta, gainera, bideragarritasun murriztuko hibrido asko ez dira antzuak izaten (ikus, adibidez, Laibach-en liho-espezieen arteko hibridoak, VIII. kapituluan).

Dobzhanskyk eta Beadle-k (1936) hibrido baten gonadetan gertatzen diren prozesuak eta haren soman gertatzen direnak bereizi dituzte

Drosophila pseudoobscura espeziean. Espezie horren A eta B arrazen arteko hibrido arrak antzuak dira, eta oso espermatogenesi itxuragabea dute. Larba hibridoaren testikuluak hartu eta arraza puruen larbetan txertatu zituzten, eta alderantziz. Euli nagusiak sortutakoan, ostalariaren eta txertatutakoaren testikuluak zitologikoki aztertu zituzten. Ikusi zuten testikuluen garapena erabat autonomoa zela kasu guztietan. Arraza puru baten testikuluak hartu, hibridoan txertatu eta hibrido horren sexuhodiarik atxikitzen bazaizkio, hibridoa emankorra izango da, txertatutako testikuluetatik baitator esperma funtzionala. Ar normal baten gorputzean garatutako testikulu hibridoetan gertatutako espermatogenesiak, aldiz, eragozpenak izango ditu, hibridoan zituen bezala. Gainera, ostalariaren testikuluei ez die ezertan eragiten beste osaera genetiko bat txertatua izateak. Ephrussi-k eta Beadlek (1935) obulu emankorrak lortu dituzte *Drosophila simulans*en obulutegiak hartu eta *D. melanogaster*en txertatu ondoren, nahiz eta bi espezieen arteko hibridoak erabat antzuak izan. Esperimentu horiei guztiei kritika orokor bat egin dakieke: transplantea egiten denean berandu samar da txertatutako gonadaren garapena aldatzeko. Nolanahi ere, esan daiteke, *D. pseudoobscura* espeziearen A x B arrazen arteko hibridoaren kasuan behintzat, antzutasuna gonadan bertan gertatu diren prozesuen ondorioa dela seguru asko, eta ez gonaden eta ehun somatikoaren arteko interakzioen ondorioa.

Edozein modutan, antzutasun hibridoaren gaia ikertu duten ikertzaile gehienek ardura nagusia izan da ugalketa-organoen egitura azterzea eta, batez ere, kromosomek gonogenesi-prozesuan⁶ duten portaera ikertzea. Arlo horretako lehen azterlana Federleyk egin zuen (1913, 1914, 1915, 1916); sits-espezie batzuen arteko hibridoetan kromosomek duten portaera deskribatu zuen. Federleyk ikusi zuzenez, hibrido antzu eta erdiantzu batzuetan, guraso-espezieen kromosomak ez ziren parekatzen askotan eta, ondorioz, ez zuten bibalenterik eratzen meiosian. *Pygaera anachoreta*, *P. curtula* eta *P. pigra* espezieek 30, 29 eta 23 kromosoma dituzte (haploidea), hurrenez hurren, eta hibridoek guraso-espezieen kromosoma-kopuru haploideen batura dute ehunetan. Hibridoek espermatogenesisian oso parekatze gutxi, edo bat ere ez, ikusten da meiosian, eta, ondorioz, kromosoma gehienak era unibalentean kokatzen dira.

⁶ «Gonogenesi» eta «gono» terminoak Lotsyk proposatu zituen animalien gametoak eta landareen gametofitoak termino batean elkartzeko.

Pygaera hibridoetan, adibidez, unibalenteak erdibitzen dira zatiketa meiotiko bietan, eta, ondorioz, espermatidek kromosoma-kopuru somatikoak dituzte. Espermatozitoetan, anormaltasun bat baino gehiago agertzen dira (ardatzak bat eginda, zelula-zatiketa akastuna); espermatidak, berriz, endekatu egin ohi dira. Hibrido horiek erdiantzuak dira.

Federleyk ikusitakoa berrestera eta gehiago garatzera etorri ziren beste ikertzaile batzuk, animalia- nahiz landare-espezieen arteko hibridoetan egindako ikerketen bidez. Kontua da hibrido antzu gehienetan (denetan ez bada ere) ez direla espezie bien kromosomak parekatzen meiosian, akatsen bat gertatzen dela. Zehatzago esanda, egoera asko eta ezberdinak gerta daitezke. Hala nola kromosoma batzuk parekatu egin daitezke eta bibalenteak eratu, eta besteak ez eta unibalenteak sortu; bibalenteen eta unibalenteen proportzioa aldatu egin daiteke, eta ez bakarrik hibrido ezberdinetan, baizik eta hibrido bereko banako eta zelula ezberdinetan ere bai. Bibalenteak behar bezala aldenduko dira, hau da, zatiketa bakoitzean bibalenteen erdia ardatzaren polo batera joango dira, eta beste erdia, bestera. Unibalenteak erdibitu egingo dira lehenengo edo bigarren zatiketa meiotikoan; unibalenteak erdibitzen ez diren zatiketan, ausaz sakabanatuko dira ardatzaren polo banatan, eta, ondorioz, zelula alabak kromosoma-kopuru ezberdinak izan ditzakete. Zelula-zatiketaren mekanismoak berak ere huts egin dezake, eta zelulan era guztietako endekapen-fenomenoak gertatu. Gono gutxi edo ez-funtzionalak sor ere daitezke.

Meiosian kromosomak ez parekatzea badirudi askotan dela hibrido antzuen gonogenesiaren anormaltasunen abiapuntua. Horrek berez garamatza fenomeno horien artean kausa-ondorio harreman bat dagoela pentsatzera, eta, horrenbestez, meiosian kromosomak ez parekatzeak hibridoaren antzutasuna eragiten duela esatera. Teoria orokor gisa hartuta suposizio baliogabea da hori, ez baita hain bitxia meiosian kromosomak itxuraz normal parekatzea eta kromosomak ondo aldentzea eta, hala ere, hibridoaren antzua izatea. Hori da, adibidez, hibrido hauen kasua: *Ribes sanguineum* x *R. aureum* (Tischler, 1906), *Digitalis lanata* x *D. micrantha*, *D. purpurea* x *D. ambigua* (Haase-Bessell, 1921), *Epilobium montanum* x *E. hirsutum* (Håkansson, 1934), *Pisum humile* x *P. sativum* (Lutkow, 1930), *Lolium perenne* x *Festuca pratensis* (Peto, 1933). *Drosophila pseudoobscura*ren A eta B arrazen arteko

hibridoak ere horren adibide argia dira. F_1 belaunaldiaren hibrido arrak beti dira antzuak, baina meiosian kromosoma-parekatze bat baino gehiago gerta daiteke (Dobzhansky, 1934b). Arraza baten barruan, andui batzuek meiosian bibalenterik eratzen ez duten hibridoak sor ditzakete, eta beste andui batzuek bibalenteak bai baina unibalenterik eratzen ez duten hibridoak sor ditzakete. Zatiketa meiotikoa, hala ere, anormala izango da kasu batean zein bestean: lehenengo zatiketaren ardatza ikaragarri luzatzen da, eraztun baten moduan okertzen da, zelularen gorputza ez da behar bezala zatitzen, bigarren zatiketa meiotikoa desagertu egiten da eta eratuko diren espermatida erraldoi nukleo bikoak endekatu egingo dira. Kromosomak ez parekatzea espermatogenesi-prozesuaren eragozpen orokorren ondorioa da, kausa baino gehiago, eta parekatu gabeko kromosomak egoteak edo ez egoteak ez du eragin erabakigarriarik zatiketa meiotikoaren garapenean. Sortuko diren sexuzelulen endekapen-prozesua, hala ere, zatiketa meiotikoaren ondoren hasten da nagusiki.

Beste hibrido batzuetan, gonadetako zelulak meiosiaren faseak hasi aurretik endekatzen dira. *Drosophila melanogaster*en eta *D. simulans*en arteko hibridoetan, gonadak errudimentarioak dira, eta, Kerkisek erakutsi duen bezala (1933), espermatogenesiak eta obogenesiak ez dituzte espermatogonia- eta obogonia-faseak gainditzen. Itxuraz, antzeko zerbait gertatzen da hegazti galinazeoen zenbait espezieen arteko hibrido batzuetan (Poll, 1910, 1920), eta agian baita ugaztun-espezieen arteko hibridoetan ere (zaldia x zebra, jaka x etxeko behia). Landare hibrido batzuek loreetan eta anteretan izaten dituzten itxuragabetzeak ere kategoria horretakoak izan daitezke (Lehmann eta Schwemmle, 1927; Müntzing, 1930).

Hibridoen antzutasuna eragingo duen ehun germinalen endekapen hori zatiketa meiotikoaren aurretik, ondoren eta tartean gerta daiteke, kromosomak parekatuta zein parekatu gabe. Antzutasun-gertakizun horien guztien aniztasuna ez da berez argumentu erabakigarria lehen aipatu dugun suposizioaren kontra, hots, gametoen endekapenaren eta, ondorioz, antzutasunaren kausa kromosomak ez parekatzea dela dioen suposizioaren kontra. Baina iradokitzen du naturan antzutasun-mekanismo bat baino gehiago izan daitezkeela. Federley (1928) eta Renner (1929) ikertzaileek antzutasun gametikoa eta zigotikoa bereizten dituzte. Lehen gameto (edo gono) ez-fun-

tzional endekatuak ekoiztea litzateke, eta bestea, zigoto ez-bizigaiak sortzen dituzten gametoak ekoiztea. Müntzingek (1930) antzutasun «haplontikoa» eta «diplontikoa» izendapenak erabiltzea nahiago du. Lehena haplofaseko hilkortasunaren ondorioa da, haplonteen osaera genotipikoaren ondoriozkoa seguru asko, eta bigarrena, bizi-zikloaren zati diploidearen eragozpenen ondoriozkoa. Izendapen horiek egokiak izan daitezke deskribapena egin nahi denerako, baina sailkapen horrek ezer gutxi sakontzen du fenomenoan. Askoz hobea dirudi antzutasun genetikoa eta kromosomikoa bereiztea (Dobzhansky, 1933b). Ikus hurrengo atalak.

ANTZUTASUN GENETIKOA ETA KROMOSOMIKOA

Bi arrazoi egon daitezke kromosomak ez parekatzeko, eta, horrenbestez, meiosiaren hurrengo faseetan anormaltasunak gertatu eta azkenean gonoak endekatzeko. Bi arrazoi horiek bat datoz material kromosomikoak bereizteko ezagutzen ditugun bi metodoekin. Lehenik, mutazio-prozesua dugu, kromosomaren gene bakoitzaren egitura aldatzen duen hori; eta bigarrenik entitate handiagoko egitura-aldaketak ditugu, gene-blokeek batak bestearikiko duten kokapen erlatiboaren aldaketen ondoriozkoak.

Meiosia, beste edozein prozesu fisiologiko bezalaxe, organismoaren genotipoak berak kontrolatzen du azken finean. Meiosiaren bilakaera normalak gertaera-segida zehatz bat finkatzen du. Gertaera horiek hain ondo doituta daude, ezen batek huts egitea edo denboraren doitasunean edozein aldaketa gertatzea nahikoa baita prozesu osoa hankaz gora jartzeko. Gene-mutazioak edozein unetan eragin diezaioke prozesu horri. Beraz, kromosoma-konjugazioak huts egin dezake nahiz eta kromosoma-bikotekideek antzeko geneak izan, antzeko segida linealetan antolatuta. Sortuko den antzutasunaren eragilea ez da kromosomen egitura larriaren ezberdintasuna izango, baizik eta organismoaren osaera genetikoa. Antzutasun genetikoa da hori.

Bestalde, kromosoma bat beste batekin parekatu gabe gera daiteke eta bibalenterik eratu gabe antzeko egiturako bikoterik aurkitzen ez duelako. Bi kromosomak gene berdinak izan ditzakete, baina ezberdin antolatuta: batean *abcde* izan daiteke antolaketa, eta bestean *caebd*; edo bi kromosomek gene batzuk berdinak izan ditzakete, eta, horiez gain, beste kromosoman ez dauden geneak ere (esaterako, *ab-*

cde eta *abfgh*). Kasu horretan, egitura-ezberdintasun horrek eragingo du antzutasuna, eta antzutasun kromosomiko esango zaio.

Hibridoen sexu-organoetako arazoak meiosiaren kromosoma-parekatzea gertatu aurretik has daiteke, baina baita parekatzea gertatu eta zelula ondo erdibitu ondoren ere. Horrek frogatzen du antzutasun genetikoak ez diola nahitaez mekanismo kromosomikoari eragiten. Horrez gainera, hibrido baten gonogenesiaren anormaltasunak kromosomak parekatu ez direlako hasten direnean, antzutasuna kromosomikoa edo genetikoia izan daiteke. Hibrido batzuen antzutasuna bi arrazoi horien konbinazioz gertatu delako aukera ere aztertzekoa da; izan ere, dakigun bezala, espezie askoren arteko ugalketa bakartze-mekanismo batek ez askok eragozten dute, eta batak bestearen ekintza indartu ohi du.

ESPEZIE BARRUKO ANTZUTASUN GENETIKOA

Espezieen arteko hibridoen antzutasuna aztertzen jarraitu aurretik, labur-labur aipatuko ditugu espezie barruan gerta daitezkeen antzeko fenomenoak, argi pixka bat egin baitezakete espezie-gurutzaketan sortzen diren arazoetan. Ugalkortasuna murriztea eta erabat antzu geratzea ez dira hain gertakari arraroak espezie batzuetan, eta andui jakin baten ezaugarri gisa hereda daitezke. Gametogenesia espezieen arteko hibrido antzuetan bezalaxe itxuragabetu daiteke, eta meiosisian kromosomak parekatu gabe geratu eta behar ez bezala aldendu.

Antzutasun genetiko gisa definitu duguna organismo askotan deskribatu izan da. Beadle-k (1930, 1933) *Zea mays*en ikertu zuen gene «asinaptikoa» adibide egokia izan daiteke gerta daitezkeen aldakuntza-motak ikusteko. Gene horrekiko heterozigoto diren arto-landareak normalak dira itxura guztien arabera, baina, homozigoto direnetan, polen gehienak eta obulu ia guztiek ez dute aurrera egiten. Beraz, genea azpirakorra da, eta, landare heterozigotoak elkarrekin gurutzatuz gero, proportzio hau lortzen da ondorengoetan: 3 landare emankor eta 1 antzua. Asinapsiari dagokionez homozigoto diren landareen polenaren zelula amak zitologikoki aztertuta ikusten da meiosisia normal hasten dela eta kromosomak hamar kate bikoitzetan parekatzen direla. Hala ere, kromosoma gehienetan ez da kiasmarik eratzen parekatutako kateen artean, bikotea desegin egiten da eta lehenengo zatiketa meiotikoan unibalenteak agertzen dira. Ardatza itxura gabe luzatzen da eta

sortzen diren zelula alabetan osagarri kromosomiko aberranteak eratzten dira; zelula horietako gehienak endekatu egiten dira.

Beadlek (1931, 1932a, b, c) arto-landarearen antzutasuna eragiten duten beste gene batzuk ere deskribatu ditu. Azpirakorrak dira eta eragiten dituzten anormaltasunak meiosiaren zenbait fasetan antzeman daitezke. Gene «itsaskor» deritzan horrekiko homozigoto diren banakoetan meiosisia hasieratik da ezohikoa; beste gene batek zelula-zatiketa ugari eragiten ditu meiosisia bukatu ondoren. Gene horietako batzuek sexu bien meiosiari eragiten diote; beste batzuek lerro maskulinoari bakarrik (adibidez, mikrosporogenezian). *Drosophila melanogaster*en hirugarren kromosoman, bada gene mutante azpirakor bat, gaingurutzaketak saihesten dituena eta kromosoma guztien disjuntzioa kaltetzen duena (Gowen, 1931). Gene horrekiko homozigoto diren arrak badirudi nahiko normalak direla, baina eme homozigotoek sortutako obuluen parte handi bat ez da bideragarria zenbait kromosoma falta dituztelako eta beste zenbait bikoiztuta dauzkatelako. Obulutako batzuek osagarri kromosomiko diploide osoa dute. Espermatozoide normalekin ernalduz gero, obulu horiek eme triploideak eta banako intersexualak emango dituzte. *D. simulans*en hirugarren kromosoman dagoen gene batek (ez da *D. melanogaster*en arestian deskribatu dugun genearen aleomorfoa) zatiketa murriztailea oztopatzen du, bai eta obuluak erdibitzean kromosomen disjuntzioa ere (Sturtevant, 1929). Gene hori ere azpirakorra da, eta emeen meiosiari eragiten dio, baina ez arrenari. Meiosisia eraldatzen duten eta antzutasun partziala eragiten duten geneak beste hauetan ere aurkitu dira: *Crepis* (Hollingshead, 1930b; Richardson, 1935), *Datura* (Bergner, Cartledge eta Blakeslee, 1934), oloa eta irina (Huskins eta Hearne, 1933) eta sorgoa (Huskins eta Smith, 1934).

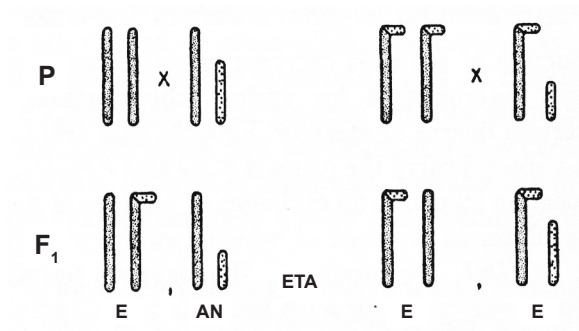
Horrez gainera, ez da oso ezohikoa tankera honetako eramai-leak antzu bihurtzen dituzten gene mutanteak aurkitzea: loreetan akatsak dituztenak (*Antirrhinum*, Baur, 1924) edo ugalketa-organoetan nahiz genitaletan akatsak dituztenak (*Drosophila melanogaster*en «abdomen biratua»). *D. melanogaster*en, sexuari lotutako *fu* gene mutante azpirakorraren kasua oso interesgarria da. *fu* genearekiko homozigoto diren emeek itxura anormaleko obuluak ekoizten dituzte, eta obulu horiek, *fu* genea duten arren espermatozoideekin ernaltzen direnean, larba edo heldu ez bideragarriak sortzen dituzte.

Obulu horiek berak, ostera, bideragarriak izango dira *fu* genea ez duten espermatozoideekin ernaltzen direnean. *fu* genearekiko heterozigoto diren edo gene hori ez duten obuluak ondo garatuko dira *fu* genea duten arren espermatozoideekin ernaldutakoan (Lynch, 1919). Beraz, aztergai dugun genearen ekintza obuluaren zitoplasman antzematen da obogenesian (ama-efektua). Obuluaren etorkizuna, hala ere, ez dago erabakita ernaldu arte; izan ere, espermatozoideek dakartzaten geneek arindu egin ditzakete ama-efektu kaltegarriak, edo hilgarri bihur dezakete sortuko den osaera genetikoa. Aurrerago ikusiko dugunez, espezieen arteko hibridoetan ere antzeko fenomenoak aurkitu daitezke.

Ondorio gisa esan dezakegu espezieetako antzutasun-geneek meiosiaren edozein faseri eragin diezaioketela eta, ondorioz, ugalketa-zelulen garapenari meiosiaren aurretik eta ondoren eragin diezaioketela. Horri dagokionez, espezie barruko antzutasuna eta hibridoan antzutasuna antzekoak dira. Bi fenomenoen arteko ezberdintasuna, hala ere, argi eta garbi geratzea komeni da. «Antzutasun hibrido» terminoa erabiltzen da bi espeziek, bakoitza bere aldetik erabat emankorrak direlarik (adibidez, zaldia eta astoa), hibrido erabat antzua (mandoa) edo neurri batean antzua ematen dutenean. Espezie barruko antzutasunak, ostera, ez ditu bi mota emankor behar, ikusi dugun moduan: forma bat —normala edo jatorrizkoa— emankorra izango da, eta bestea, antzua. Heterozigotoa emankorra izaten da. Espezie barruko antzutasuna gene mutante gainartzaile batek eragiten duenean (*Crepisen* bezala, Hollingshead 1930a), ez dago frogatuta gene horrekiko homozigoto diren banakoak emankorrak direnik. Antzutasun hibridoa gene batek eragin dezake, berak bakarrik, baldin eta gene horrekiko homozigotoak (*AA* eta *aa*) emankorrak badira, eta heterozigotoak (*Aa*) antzuak. Halako geneak posible dira teoriarik behintzat, baina ez da sekula halakorik ikusi, agian naturan egonkortu ezin direlako. Antzutasun hibrido genetikoan azterketa genetiko pozgarria lortu den kasu bakarra *Lymantria dispar* sitsaren arrazen arteko hibridoekin eta *Drosophila pseudoobscuraren* A eta B arrazen arteko hibridoekin lortu da. Kasu bietan, faktore genetiko osagarriek eragin dute antzutasuna (ikus aurrerago), eta badirudi antzutasun hibridoa, oro har, gurutzatuta diren bi gurasoen gene banak gutxienez eragin dutela. Gene horiek bereiz hartuta ez dute antzutasuna eragiten, baina konbinatuta bai.

Stern-ek (1929, 1936) ahalegin ederra egin du *Drosophila melanogaster* espeziearen barruko antzutasun hibridoaren eredua sortzeko. Y kromosoma falta duten arrak antzuak dira, eta, gainera, Stern-ek ikusi duenez, kromosoma horren bi zati ezberdinek gutxienez dute eragina antzutasunean, eta zati biek egon behar dute kromosoman arra emankorra izan dadin. Y kromosoma osoa edo parte bat eta beren X kromosoma duten emeak emankorrak dira. Demagun translokazio bat gertatu dela, Y kromosoma hautsi egin dela eta «gene emankor» horietako bat duen zati bat X kromosomara pasatu dela. Lortuko den arrazako emeek (ikus 19. irudia, goi-eskuinean) bi X kromosometan izan ditzakete Y kromosomaren zatiak, eta arrek, antzeko X kromosomaz gain, zati bat falta duen Y kromosoma (falta duen zatia X kromosomari erantsitakoa izango litzateke).

X ETA Y KROMOSOMEN ARTEKO TRANSLOKAZIOA
(Y-K ♂ EMANKORTASUN-FAKTOREA DU)



19. irudia.

*Drosophila melanogaster*en bi andui, gurutzatutakoan hibrido ar antzuak sortzen dituztenak. X kromosoma itzalduna; Y kromosoma puntuduna.

Goi-ekzerrean eme normala; goi-eskuinean translokazio-anduiko arra; behean, hibridoak. E, emankorra; AN, antzua. (Iturria: Stern).

Arraza horretako arra emankorra izango da emankorra izateko behar diren Y kromosomaren bi zatiak batera daramatzalako. Arraza artifizia horretako arrak eta emeak elkarrekin gurutzatzen badi-
ra, ondorengoak ez dira antzuak izango, eta arraza horren ezaugarri

berberak izango dituzte. Eme normalak eta arraza artifizialearen arrak gurutzatzen badira, sortuko diren emeak emankorrak izango dira, eta arrak antzuak (ikus 19. irudia; behe-ezkerrean); ar normalak eta arraza artifizialeko emeak gurutzatzen badira, oster, F_1 belaunaldi emankorra sortuko da (19. irudia; behe-eskuinean).

Sternen ereduak antzutasun hibridoaren oinarritzko ezaugarriak hartzen dituela ulertu behar da: bi lerro puru eta emankor gurutzatzen direnean, ondorengo antzuak sor ditzakete. Hala ere, badirudi oso kasu berezia dela Y kromosoma falta dutelako drosofila arrak antzuak izatea. Shen-en arabera (1932), halako arren espermatogenesisia normala da, baina espermak galdu egiten du mugikortasuna semen-besikuletan, hau da, behin gonadetatik irtenda. Espezie edo arraza naturalen arteko hibridoetan ez da halako antzutasunik ikusi, baina baliteke nahiko daturik ez dagoelako izatea.

ESPEZIE BARRUKO ANTZUTASUN KROMOSOMIKOA

Zenbait kromosoma-aberrazioerekiko heterozigoto diren banakoei osagarri genetiko anormala duten sexu-zelulak ekoizten dituztenean, nolabaiteko antzutasuna ondorioztatzen da. Demagun espezie baten bi kromosoma normalek *ABCD* eta *EFGHI* geneak dituztela, hurrenez hurren, eta translokazio bat gertatzen dela kromosoma horien zati batzuk trukaturik, eta, horren ondorioz, bi kromosoma «berri», *ABFE* eta *DCGHI*, sortzen direla. Homozigoto normalek eta translokazio-homozigotoek gene bakoitza behin, eta behin bakarrik, duten sexu-zelulak ekoiztiko dituzte, baina translokazio-heterozigoto batean sei sexu-zelula mota gutxienez ekoitz daitezke: (1) *ABFE*, *DCGHI*, (2) *ABCD*, *EFGHI*, (3) *ABFE*, *EFGHI*, (4) *ABCD*, *DCGHI*, (5) *ABFE*, *ABCD* eta (6) *DCGHI*, *EFGHI*. 1 eta 2 motek osagarri genetiko normalak dituzte, baina 3tik 6ra bitartekoetan gene batzuk falta dira eta beste batzuk bikoiztuta daude; 1 eta 2 motakoei arrunt edo ortoploide deritze, eta 3tik 6ra bitartekoei, berriz, gono berezi edo heteroploide edo sexu-zelula.

Azken horien patua ezberdina da animalietan eta goi-mailako landareetan. Animalietan, zatiketa meiotikoaren ondorioz sortzen diren zelulak berehala eraldatzen dira obulu edo espermatozoidetara, kasuan kasu. Animalien gametoei ez dute gaitasun

funtzionala galtzen nahiz eta osagarri genetikoak oso desorekatuta egon, hau da, gene-bloke handiak faltan edo bikoiztuak izan. Gameto berezi edo heteroploideek zigotoak sortuko dituzte. Adierazitako proposamenen zuzentasunaren probetako bat esperimentu erraz batzuen bidez baieztatu da (Muller eta Settles, 1927; Dobzansky, 1930b, eta beste batzuk). Translokazioan parte hartzen duten kromosomak gene mutantez markatu dira; horri esker, kromosoma bakoitzak herentzian egiten duen bidearen jarraipena egin daiteke gurasoen eta ondorengoen fenotipoari erreparatu hutsarekin. Translokazio berarekiko heterozigotoak hartu eta gurutzatu egiten dira. Gameto berezi edo heteroploideen artean 3 eta 4 motak ditugu, eta haien osagarriak 5 eta 6 gametoak izango dira; izan ere, 3 eta 5 gametoei falta zaizkien gene berberak dauzkate bikoiztuta 4 eta 6 gametoei, eta 4 eta 6 gametoei falta dituztenak 3 eta 5 gametoei. Horrenbestez, 3 eta 5, edo 4 eta 6, elkartzen badira, gene bakoitza bi aldiz daramaten zigotoak sortuko dira, eta halako zigotoetatik erraz identifika daitezkeen banako bizigaiak sortuko dira. Bestalde, translokazio-heterozigotoak (4D irudia) homozigoto normalekin (A) gurutzatzen badira, edo translokazio-homozigotoekin gurutzatzen badira (E), gameto bereziek sortzen dituzten ondorengoek gene batzuk izango dituzte faltan, eta beste batzuk bikoiztuta. Ondorengo horiek bideraezinak edo anormalak izaten dira gehienetan. Animalietako translokazio-heterozigotoen antzutasuna haien ondorengoen parte bat bizigaia ez izateari zor zaio.

Landareetan, berriz, zatiketa meiotikoaren ondorioz sortzen diren gametofito emeek eta arrek hainbat zatiketa zelular izango dituzte, eta, azkenean, zelula sortzaileak —gametoak zehatz esanda— sortuko dira. Kasu honetan, gameto bereziak bertan behera geratuko dira ernalketa gertatu aurretik; oso kasu gutxi igaroko dute gametofitoaren fasea, bertan behera geratu gabe (gene-bikoizketa txiki batzuek eta, gutxiagotan, gene faltak). Translokazio-heterozigotoen ezaugarria da, beraz, polenaren eta obuluen parte batek ez duela aurrera egiten (Brink, 1929; Brink eta Burnham, 1929; Burnham, 1930 arto-landarean; Belling, 1927; Bergner, Satina eta Blakeslee, 1933 *Datura*; Håkansson, 1929 *Pisum*; eta beste asko). Landare batzuetan, erdizkako antzutasuna erabiltzen da translokazioak haute-mateko metodo gisa. Translokazio-homozigotoak, berriz, emankorak dira, espero izatekoa den bezala.

Translokazio-heterozigoto batek izango duen antzutasun-maila ekoitzitako gameto arrunten eta berezien maiztasun erlatiboaren araberakoa da. Goian aipatutako sei gameto-motak maiztasun berarekin gertatzen badira, arruntek totalaren ehuneko 33,3 izango dute, eta translokazioen ehuneko 66,7 antzu izango dira. Gameto bereziak sortzen badira, seinale gene homologoak dituzten kromosomen atal batzuk zatiketa meiotikoaren ardatzaren polo berera joan direla; atal homologo guztiak bereizi eta zatiketa meiotikoaren aurkako poloetara joaten badira, gameto arruntak bakarrik eratuko dira (ikus 4. eta 5. irudiak). Horrenbestez, meiosian kromosomen edo kromosoma-atalen disjuntziorik gertatzen ez denean, gameto bereziak sortzen dira. Disjuntziorik ezaren maiztasuna handituko duen edozein faktorek antzutasuna areagotzen du, eta alderantziz. Arazo horrek ikerketa esperimentalak merezi du.

Drosofilaren translokazio-heterozigotoetan bada nolabaiteko korrelazioa parte hartzen duten kromosoma-atalen disjuntzioaren eta haietan gertatzen diren gaingurutzaketen kopuruaren artean (Dobzhansky eta Sturtevant, 1931; Dobzhansky, 1933a; Glass 1935 eta beste batzuk). Gauza jakina da kromosoma edo kromosoma-atal batean gertatzen diren gaingurutzaketen kopurua konstantea dela kondizio arruntetan, hau da, berrantolaketa kromosomikorik ez dagoenean eta ingurumena iraunkorra denean. Translokazio-heterozigotoetan, gaingurutzaketen maiztasuna murriztu egiten da, batez ere kromosoma-zatiak ebaki eta atzera berriz itsatsi diren puntuen inguruan. Translokazio batean, kromosoma baten atal labur bat aldatu bada beste kromosoma batera, atal horren gaingurutzaketa nekezago gertatuko da atal luzea aldatu bada baino. Gaingurutzaketa-maiztasuna gehien murrizten zaien kromosomak eta kromosoma-atalak gehiagotan geratzen dira meiosian disjuntzioa gauzatu gabe gaingurutzaketa-maiztasuna normala duten kromosomak baino. Gaingurutzaketa saihesten duen faktore bat agertzen bada kromosoma edo kromosoma-atal batean (adibidez, alderantzikatzea), proportzionalki handitzen da disjuntzioa ez gertatzeko aukera. Faktore horiek eta beste batzuek ondorioztatzen duten teoriaren arabera, egiturazko heterozigotoen kromosomak eta kromosoma-atalak elkarren lehian jartzen dira meiosian dagokien homologoarekin parekatzeko (Dobzhansky, 1931, 1933a, 1934a).

Egiturazko homozigoto normal batean, kromosoma bakoitzak gene-antolaketa bereko homologo bat eta bakarra du. Translokazio-

heterozigotoetan, kromosoma batzuen atalek zati homologoak dituzte beste bi kromosomatan edo gehiagotan (5. irudia). Alderantzikatzeko heterozigotoetan, berriz, kromosoma batzuen homologoek gene berdinak dituzte, baina beste segida batean antolatuak. Meiosian gertatzen den parekatzea *loci* homologoen arteko erakarpenaren ondorioa da kromosomen artekoa baino gehiago (Belling, 1927, 1928, 1931 eta beste batzuk). Egiturazko heterozigotoetan, kromosoma beraren atalak noranzko ezberdinetara mugitzen has daitezke aldi berean, dagozkien homologoekin parekatzeko ahaleginetan. Horrenbestez, kromosoma-atal batzuen parekatzea asko luza daiteke, edo sekula gertatu ez. Parekatzen ez direnean, gaingurutzaketen maiztasuna murriztu egiten da, eta, behaketa zitologikoei esker dakigunagatik (Darlington, 1931), ez da disjuntziorik gertatzen. Parekatzeko lehia kromosoma-atal laburrak ahulagoak dira luzeak baino. Beraz, gaingurutzaketa are gehiago murrizten da atal laburretan, eta normalean halako atalek ez dute disjuntziorik jasaten; ondorioz, gameto bereziak eratzen dira. Gurasoen kromosomen artean zenbat eta gene-antolaketa ezberdin gehiago egon, orduan eta lehia handiagoa izango da meiosian parekatzeko, eta orduan eta parekatze-akats eta disjuntzio-akats gehiago gertatuko dira. Beste faktoreak berdinak izanik, gene-antolaketa ezberdin gehien dituzten kromosomak dituen egiturazko heterozigotoak osagarri genetikoki anormaleko gameto gehiago ekoitziko ditu kromosoma antzekoak dituen heterozigoto batek baino. Organismo ezberdinetan parekatze meiotikoaren egoerak ez du nahitaez berdina izan behar. Hala, *Oenothera*ren translokazio-heterozigotoek gameto berezi gutxiago ekoizten dituzte *Drosophila*ren translokazioek baino.

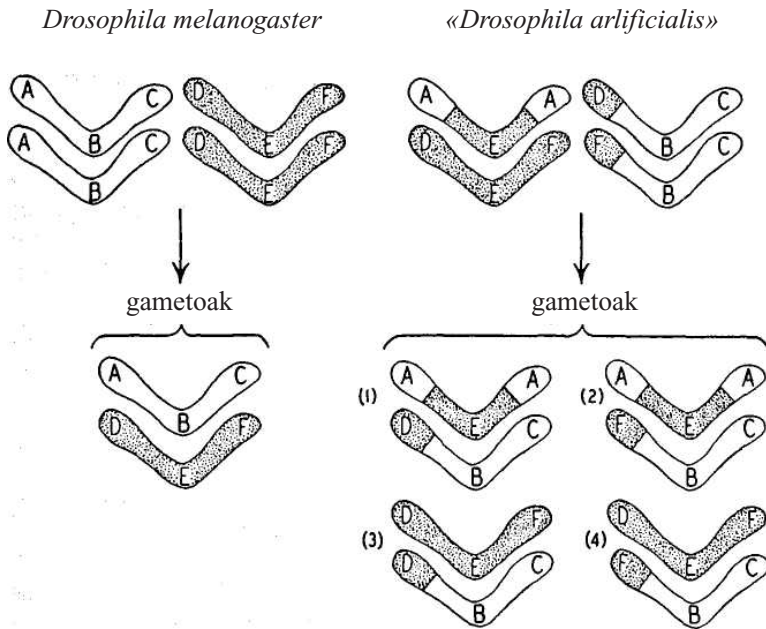
Meiosiaren kromosoma-parekatzeen akatsak zitologikoki ikusi ahal izan dira zenbait egiturazko heterozigototan. McClintock-ek (1932, 1933) eta Burnham-ek (1932) arto-landarean ikusi dutenez, translokazio-heterozigotoetan askotan geratzen dira parekatu gabe kromosomen haustura-*locien* inguruko atalak. Beste kromosoma batzuetara aldatutako kromosoma-atal laburrek atal luzeek baino gehiagotan huts egiten dute homologoekin parekatzen. *Drosophila*ren, meiosiaren profaseak teknikoki zailak dira ikertzen, baina listu-guruineko zelulen nukleoetan ikus daitekeen kromosoma-parekatzea badirudi nahiko eredu baliagarria dela meiosiko parekatze-prozesua azaltzeko. Translokazio- eta alderantzikatzeko heterozigotoetan, parekatzea askotan ageri da desitxuratuta haustura-puntuen inguruan, nahiz eta atal

guztiak erabat parekatuta dauzkaten zelulak ere aurkitu daitezkeen. *Drosophila pseudoobscuraren* alderantzikatzeko-heterozigotoetan (Sturtevant eta Dobzhansky 1936, datu argitaratu gabeak), parte hartzen duten kromosomen atal luze batzuk parekatu gabe gera daitezke, eta atal labur batzuk zelula guztietan geratzen dira parekatu gabe. Oliver-ek eta Van Atta-k (1932) ikusi zuten parekatze somatikoak arazoak zituela translokazioen eta alderantzikatzeko eraginez. Arrazen eta espezieen arteko hibridoetan, kromosoma-parekatzeen akatsak proportzionalak dira oro har kromosomen egitura-ezberdintasunarekiko. *Drosophila pseudoobscuraren* A eta B arrazak lau atal alderantzikatu-tan bereizten dira, eta listu-guruineko zelulen nukleoetan kromosomak ondo parekatzen dira, salbu eta haustura-puntuenguruz (Tan, 1935; Koller, 1936). *D. pseudoobscura* eta *D. miranda* oso ezberdinak dira gene-antolaketari dagokionez, eta horien hibridoen nukleoetan kromosoma-atal gutxi batzuk agertzen dira parekatuta (Dobzhansky eta Tan, 1936). *D. azteca* eta *D. athabasca* are ezberdinaoak dira oraindik gene-antolaketari dagokionez, eta larba hibridoaren listu-guruinetako zelula gehienetan ez da bat ere parekatzerik gertatzen; atal labur gutxi batzuk dituzten zelula bakar batzuetan bakarrik gertatzen da (Bauer eta Dobzhansky, argitaragabea).

Hala ere, badirudi beste zenbait behaketa kontraesanean daudelarik parekatze lehiakorren teoriarekin. Hala, Beadlek (1933d) eta beste ikertzaile batzuek erakutsi dutenez, gaingurutzaketan maiztasuna aldatu egin daiteke, bai translokazio-heterozigotoetan, bai translokazio-homozigotoetan, nahiz eta azken horietan parekatzeko lehiarik ez gertatu. Dubininek, Sokolovek, Tiniakovek eta Sacharovek (1935) eta Dobzhanskyk (1936c) azpimarratu dutenez, hala ere, kromosomen gene-antolaketaren aldaketek gaingurutzatzeko maiztasuna alda dezakete, bai parekatzeko lehiaren bidez, bai kromosoma bakoitzak nukleoan besteei duen kokapen erlatiboa aldatuz, gutxi gorabehera finkoa izaten baita (zenbait organismoetan kromosoma guztien ardatz-lotuneek elkarren ondoan egoteko joera dute, nola atsedenean dagoen nukleoan, hala profaseetan eta telofaseetan). Translokazio-homozigotoen gaingurutzaketan maiztasun-aldaketak azalduko luke hori.

Espezieen barruko egiturazko heterozigotoen antzutasuna eta espezieen arteko hibridoaren antzutasuna alderatuz gero, aintzat hartu behar genituzke honako baieztapen hauek: animalietan, osagarri gene-

tiko desorekatuak daramatzaten gametoek ernaltzeko gaitasun egokia dute, eta halako gametoak ekoizten dituen banakoaren antzutasuna ondorengoan parte bat desagertzeari sor zaio. Bestalde, espezieen arteko hibrido antzu askok ezin dute ekoitzi obulu eta espermatozoide heldu eta funtzionalen antzeko ezer. Ezberdintasun hori kualitatiboa izaten da, eta ez maila kontu bat. Hala ere, ez litzateke egokia izango antzutasun kromosomikoa animalien espezie hibridoan ugalkortasun ezaren arrazoi gisa baztertzea.



20. irudia. *Drosophila melanogaster*en eta *D. artificialis*en bigarren kromosomaren (zuria) eta hirugarren kromosomaren (itzalduna) zatien antolaketa (Kozhevnikoven arabera).

Zatiketa meiotikoan kromosoma parekatu gabe asko (unibalenteak) egoteak baliteke zelula-zatiketaren mekanismoaren funtzionamendu egokia kaltetzea eta, beraz, gameto funtzionalen ekoizpena etetea. Aukera hori noizbait gertatu izanaren frogarik ez dugu, ordea, eta kromosoma-parekatzea gertatu ez den hibrido baten antzutasuna gertaera horren ondorioa dela esanez ikertzaile batzuek egin dituzten

aldarrikapenek ez dute funtsik. Aldaketa kromosomikoak eginez *Drosophila melanogaster* zenbait andui bakartzeko esperimentu interesgarriak egin ditu Kozhevnikov (1936). Bigarren eta hirugarren kromosomak parte hartzen duten bi translokazio ezberdin konbinatuz, Kozhevnikov *Drosophila artificialis* izendatu duen andui bat lortu du. Andui horrek hirugarren kromosoma normala du eta bigarren eta hirugarren kromosomen atalez osatutako beste hiru kromosoma ditu (ikus 20. irudia). *D. artificialis* anduiak irudi horretan ageri diren lau gameto-motak ekoitziko ditu (ez dira kontuan hartu kromosoma berantolatuen artean gerta daitezkeen gaingurutzaketa ezohikoak). *D. artificialis* endogamian, hamasei zigoto-mota ekoitziko dira kopuru berdinetan; horietako hamabi desagertu egingo dira kromosoma-atalak faltan edo bikoiztuak dituztelako, eta lauk bakarrik egingo dute aurrera. Lau horiek gurasoen berdinak dira kromosoma-osaeran. Anduiak bere ezaugarri bereko ondorengoak izango ditu. *D. melanogaster* ♀ x *D. artificialis* ♂ gisako gurutzaketa batek ez du, hala ere, ondorengo bizigairik emango, eratuko diren zigotoetako batek ere ez baitu osagarri kromosomiko orekaturik izango. Bi anduien arteko gurutzaketak hibrido ez bizigaiak ematen dituen egoera deskribatzen du Kozhevnikov enereduak. Ez du zerikusirik, jakina, antzutasun hibridoarekin.

INTERSEXUALITATEA HIBRIDOETAN

Gene-ezberdintasunak askotariko eragin fisiologikoak izan ditzakeenez eta gametogenesiaren prozesua modu askotan eten daitzekenez, ez litzateke arraroa izango antzutasun genetikoaren izendapen orokorraren barruan fenomeno fisiologiko ezberdin samarrak multzokatzeari. Fenomeno horietako bat izan daiteke sexua erabakitzen duten faktoreak desorekan egotea eta hibridoak intersexual bihurtzea. Lehen ikusi dugunez, banako batek emetasuna erabakitzeko dituen faktoreen eta artasuna erabakitzeko dituen arteko orekak erabakitzen du banakoaren sexua. *Drosophila*-n, emetasunaren geneak X kromosoman daude, eta artasunarenak, autosometan. *Lymantria dispar* sitsean, osteratuta, X kromosomak artasuna garraiatzen du; emetasunaren faktorea, berriz, zitoplasmaren bidez transmititzen da Goldschmidtek dioenaren arabera. Arraza batean, sexua erabakitzeko geneen ekintza hain zehatza da, non emeak edo arrak bakarrik ekoitz baitaitezke; in-

tersexualik ez. *Drosophilan*, bi X kromosomak bi autosoma-sortarekin konbinatuz emea ematen dute, eta X kromosoma batek, arra. *Lymantrian*, berriz, sexu emea heterozigotoa denez, bi X kromosomak arra ematen dute, eta X kromosoma batek, emea. Erraz ikus daiteke, hala ere, arraza eta espezie batetik bestera aldatu egin daitekeela sexu-geneen indarra. Hibridoetan, emetasuna eta artasuna erabakitzen duten faktoreen artean gerta daitezkeen konbinazioetariko batzuek ez lukete ez emerik, ez arrik ekoitziko, intersexualak baizik. Intersexualak antzuak izaten dira eskuarki. Hibridoetan intersexual antzuak agertzea antzutasun genetikoaren kasu berezi bat da, sexua erabakitzen duten faktoreen desoreka batek ekoitzia.

Goldschmidtek (1932a, 1934b) *Lymantria dispar*en arraza geografikoen arteko gurutzaketetan ikusi den intersexualitatearen azterketa sakona egin du. Japoniako ipar-uharteko (Hokkaido) arrazek eta Europakoek sexua erabakitze faktore «ahulak» dituzte. Turkestan errusiarretik, Mantxuriatik eta Japoniako hego-mendebaldetik datozen anduiek, berriz, «erdiahulak» edo «neutralak» dituzte. Japoniaren iparraldetik eta erdialdetik datozen anduiek «indartsuak» dituzte. Goldschmidten arabera, sexu-geneen aleomorfo askoren sorta zabalei zor zaie arrazen arteko ezberdintasun hori, nahiz eta garrantzi txikiagoko geneak ere aurkitu izan diren.

♀ ahula x ♂ indartsua gurutzaketan, ar normalak eta eme intersexualak sortuko dira F_1 belaunaldian. Alderantzizko gurutzaketan, ♀ indartsua x ♂ ahula, eme eta ar normalak sortuko dira F_1 belaunaldian, baina F_2 belaunaldian arren erdia intersexualak izango dira. Goiko emaitzak jasotzen dituen adierazpidean, emetasuna erabakitzen duen faktorea E da, artasuna erabakitzen duena A, eta aleomorfo ahula eta indartsua *a* eta *i* azpiindizeak, hurrenez hurren:

$$\begin{aligned} E_a A_a (\text{ahula } \text{♀}) \times A_i A_i (\text{indartsua } \text{♂}) &= E_a A_i (\text{intersexuala}) \text{ eta } E_a A_i A_a (\text{♂}) \\ E_i A_i (\text{ahula } \text{♀}) \times A_a A_a (\text{indartsua } \text{♀}) &= E_i A_a (\text{♂}) \text{ eta } E_i A_a A_i (\text{♀}) \end{aligned}$$

E bat nahikoa izaten da normalean A bakun baten eragina gainditu eta eme bat sortzeko, baina E_a ez da A_i bat gainditzeko bezain indartsua, $E_a A_i$ banakoa intersexuala baita. Horrenbestez, indartsua ♀ x ahula ♂ gurutzatu eta sortzen den F_2 belaunaldian $E_i A_a A_a$ osae-ra izango duten banakoak ez dira arrak izango, intersexualak baizik. Intersexualitate-maila aldatu egin daiteke gurutzaketa batetik bestera.

Goldschmidtek eta lankideek erakutsi dutenez, intersexualek sexu bateko banako gisa hasten dute garapena baina beste sexuko banako gisa bukatzen dute. Emetasunaren faktoreak edo artasunaren faktoreak zenbat eta garapenaren parte handiagoa menderatu, sortuko den banakoak orduan eta eme edo ar normalaren antz handiagoa izango du, hurrenez hurren. Hala ere, biraketa-puntua garapenaren erdian gertatzen bada, intersexualak emearen eta arraren parteen nahasturak izango ditu. Guraso-arrazetan sexua erabakitzen duten faktoreen «indarra» pixka bat bakarrik bereizten denean, intersexualak banako normalen antzekoak izango dira eta emankorrak izango dira. Guraso-arrazen arteko aldea handiagoa denean, intersexualek oso aldatuta izango dituzte gonadak, ugalketa-aparatuaren hodiak, genitalak, bigarren mailako sexu-ezaugarriak eta sexu-jokabidearen eredua, eta, horren ondorioz, antzuak izango dira. Gonaden endekapena gogorra izan arren, daki-gunagatik kromosomek jokabide arrunta dute meiosian (gonadetako zelulak fase meiotikoetara iristen badira, behintzat). Arraza oso indartsuen eta oso ahulen arteko gurutzaketek ematen dituzten intersexualak, azkenik, osaera kromosomikoari erreparatuz izan behar luketen sexua ez bezalakoa izateraino (XY emeen ordeztatu XX, eta XX arren ordeztatu XY) eraldatzen dira.

Lehen *Lymantriaren* arrazen banaketa geografikoa aipatu dugu: sexu-faktore ahulekoak, neutralekoak eta indartsukoak. Goldschmidtek arretarik handienarekin aztertu du gaia, eta ondorioztatu du ezen gurutzatutakoan hibrido antzuak sortzeko bezain sexu-gene ezberdinak dituzten arrazak ez direla sekula ondoz ondoko lurraldeetan bizi. Salbuespen bakarrak dira Japoniaren iparraldea —oso arraza indartsuak dituen— eta Hokkaido uhartea —oso arraza ahulak dituen—. Uharte horiek Tsugaru itsasarteak bereizten ditu, eta albo banatan bizi diren arrazak ez nahasteko bezain zabala da. Beraz, Goldschmidtek arraza jakin batek dituen sexu-faktoreen bariazioaren eta arraza hori bizi den lurraldeko klima-ezaugarrien arteko korrelazioa aurkitu nahi egindako ahaleginek ez dute fruiturik eman. Sexu-geneen aleomorfoen adaptazio-balioa ez da ezagutzen, eta sexu-geneen arabera arraza-bereizketa eragiten duen mekanismoak azterketa gehiago behar ditu.

Animalia-mota batzuetan, hibrido intersexual antzuak aurkitu izan dira, nahiz eta ez dirudien oso arruntak direnik. Hibrido antzu

gehienetan, arazoak gonadetan bakarrik gertatzen dira; intersexualetan, ostera, ugalketa-aparatuaren beste parte batzuetan eta bigarren mailako sexu-ezaugarri batzuetan. Keilin-en eta Nuttal-en datuen inguruan Goldschmidtek (1931) egin zituen analisisiek diotenez, buruko eta arropetako zorrien arteko gurutzaketak (*Pediculus capitis* x *P. vestimenti*) intersexualak sortzen ditu F_2 eta F_3 belaunaldietan. Antzeko zerbait ikusi zuten Guyenot-ek eta Duszynska-k (1935) *Cavia aperea* x *C. cobaya* akurien gurutzaketaren F_2 belaunalditik F_3 belaunaldira arte, eta Crew-k eta Roller-ek (1936) *Anas* x *Cairina* ahateen gurutzaketaren F_3 belaunaldian. Azken gurutzaketan, ar antzuen espermato genesisia ikertu da; badirudi meiosiko kromosoma-parekatzea normala dela, baina bigarren espermatozitoan zenbait anormaltasun ikusi dira.

Duela zenbait urte, Standfuss-ek F_1 hibrido erdiantzuak lortu zituen *Saturnia pyri* ♀ x *S. pavonia* ♂ sitsen gurutzaketan. Hibrido arrak *S. pavonia* emeekin gurutza daitezke berriro, eta ondorengoetan arrak eta Standfuss-ek «ginandromorfo» gisa deskribatu dituenak izango ditugu. Azken horiek intersexualak dira Pariser-en arabera (1927) eta Goldschmidten arabera (1931). Baina intersexual horien jatorria eta *Lymantriaren* gurutzaketakoak ezberdinak dira. *S. pavoniak* eta *S. pyrik* 29 eta 30 kromosoma dituzte, hurrenez hurren (haploide). F_1 hibridoak 59 kromosoma ditu, eta horietako gehienek huts egiten dute meiosian bibalenteak eratzen (Pariser-ek 45-51 gorputz inguru zenbatu ditu F_1 -en espermatozitoetan, eta horrek adierazten du 14-8 bibalente inguru eta 31-43 unibalente inguru eratu direla). Hibridoetako meiosiak Federleyk *Pygaeraren* kasurako (ikus 260 or.) deskribatutako eskemari jarraiki jokatzeko du itxuraz, eta atzerakako gurutzaketaren belaunaldia subtriploidea da (ez du erabateko triploiderik; seguru asko, F_1 meiosian bibalente batzuk daudenez, espermatozoiden bakar batek ere ez duelako osagarri kromosomiko diploide osoa). *Saturniaren* intersexualak *Drosophilaren* intersexual triploideekin alderatu daitezke (ikus VII. kapitulua). *Saturniaren* atzerakako gurutzaketaren banako batzuen antzutasuna haien intersexualitateari dagokionez, kasu hori antzutasun genetikoaren barruan sailkatu daiteke. F_1 belaunaldiaren gametogenesisian kromosoma-parekatzerik ez gertatzeak bi arrazoi izan ditzake: guraso-espezien kromosometan gene-antolaketa ezberdinak egotea (antzutasun kromosomikoa) edo beste faktore genetiko osagarri batzuk egotea (antzutasun genetikoa).

DROSOPHILA PSEUDOOBSCURAREN ARRAZEN ARTEKO HIBRIDOEN ANTZUTASUN GENETIKOA

Drosophilaren espezieak ezin egokiagoak dira ikerketa genetikoak egiteko. Duela gutxira arte, ordea, patente gisa hartu izan da antzutasun hibridoaren ikerketak egiteko *Drosophila* ez beste aztergai bat erabiltzea. Genero horretan lortu den espezieen arteko hibridazio ezagun bakarra *D. melanogaster* x *D. simulans* gurutzaketa da, zeinak hibrido erabat antzuak ematen dituen F_1 belaunaldian (Sturtevant, 1920-1921, 1929). Baina F_1 -etik aurrera aztertzen jarraitzeko ezintasunak muga gaindiezinak ezarri ditu lanaren bilakaeran. *D. pseudoobscura* espeziean bi arraza aurkitu izanak, ordea, beste egoera bat ekarri du; izan ere, gurutzatzen direnean hibrido ar antzuak eta hibrido eme emankorrak sortzen dira. Azken horiek guraso-arrazetako arrekin gurutza daitezke, eta hurrengo belaunaldietan banako antzuak eta emankorrak lortu (Lancefield, 1929). Beraz, *D. pseudoobscura* espezieak bere baitan konbinatzen ditu lehen mailako laborategi-animalia baten abantailak eta antzutasunaren ikerketa genetikoa hibrido-belaunaldi askotan egiteko moduko material bat.

Arrazen artean kanpo-ezberdintasun ikusgairik ez dagoenez, A arraza eta B arraza izendatu dira, hurrenez hurren. $B \text{ ♀} \times A \text{ ♂}$ gurutzaketak testikulu txikiko ar antzuak ematen ditu F_1 -en. Alderantzizko gurutzaketak, $A \text{ ♀} \times B \text{ ♂}$, tamaina normaleko testikuludun ar hibrido antzuak ematen ditu (hau da, guraso-arrazetako arren testikulu-tamainaren antzekoa dute). F_1 -eko emeak atzera A arrazako edo B arrazako arrekin gurutzatzen baditugu, ondorengoen artean arrek tamaina askotako testikuluak izango dituzte, hasi tamaina normaletik eta tamaina txiki-txikira artekoak. Testikulu txikiko arrak beti dira antzuak, eta oso handikoak batzuetan dira emankorrak (Lancefield, 1929). Antzutasuna espermatogenesiaren eraldaketa sakon baten ondorioa da. Meiosiko kromosoma-parekatzea era askotakoa izan daiteke: lehenengo zatiketa meiotikoan gerta daiteke unibalenterik ez egotea edo unibalente batzuk egotea edo unibalenteak bakarrik egotea. Zenbat bibalente eta unibalente eratzen diren gorabehera, zatiketa meiotiko bakarra gertatuko da, eta, gainera, ardatzak jokabide anormala izango du. Espermatidak endekatu egingo dira espermatozoide bihurtzera iritsi gabe

(Dobzhansky, 1934b). Espermatogenesiaren arazoak handiagoak dira zenbat eta hibridoaren testikuluak txikiagoak izan. Testikuluaren tamainak, beraz, iragar dezake zenbat aldenduko den bilakaera normaletik banako jakin baten espermatogenesia.

A arrazaren eta B arrazaren arteko hibridoak antzu egiten dituen arrazoa aztertzeko, honako egitate hauek hartu behar dira oinarri gisa. Hibridoaren antzutasuna eragiten duten gorabehera guztiak gonadetan gertatzen dira; ugalketa-sistemaren gainerako parteei (sexu-hodiak, kanpoko genitalak) eta bigarren mailako sexu-ezaugarriek itxura erabat normala dute (Dobzhansky eta Boche, 1933). Nolanahi ere, ar antzuak ez dira intersexualak. *Drosophila pseudoobscura* benetako intersexual batzuk aurkitu dira, eta oso ezberdinak dira itxuran ar hibridoetatik. A arrazaren eta B arrazaren kromosomen gene-antolaketak alderatu egin dituzte Tanek (1935) eta Koller-ek (1936), eta lau atal alderantzikatu aurkitu dituzte hibridoetan: bi X kromosoman, eta bana bigarren eta hirugarren kromosometan. Hala ere, oso zalantzazkoa da guraso-arrazen kromosometako gene-antolaketaren ezberdintasun horiei zor izatea hibridoaren antzutasuna. Izan ere, lau eta batzuetan bost atal alderantzikaturekiko heterozigoto diren *D. melanogaster*en banakoak lortu izan dira, bai eta emankorrek direla frogatu ere. *D. pseudoobscura*ren arrazetan nahiko ohikoa da naturan alderantzikatzeko heterozigotoak aurkitzea. Denak dira erabat emankorrek (Sturtevant eta Dobzhansky 1936). A arrazaren eta B arrazaren zenbait anduiaren arteko hibridotan, kromosoma-parekatze erabatekoa ikusten da meiosian, baina, hala ere, hibrido horien espermatogenesia anormala da eta, ondorioz, antzuak dira. Kromosometako batek (laugarrenak) antzeko gene-antolaketa du arraza bietan, baina hibridoetan laugarren kromosomak huts egin dezake parekatzean (Dobzhansky, 1934b).

A x B hibridoaren antzutasuna kromosomikoa izan daitekeela ustea indargabetuta geratzen da espermatozito tetraploideetan kromosomek duten jokabidea ikusita (Dobzhansky, 1933b). Halako espermatozitoak multzoka aurkitu ohi dira ar hibridoaren testikuluetan. Espermatozito tetraploideak badirudi sortzen direla espermatogonioko zatiketa batean zelulek huts egin dutelako erdibitzean, ondorioz nukleo biko zelulak eratu direlako eta hurrengo zatiketan telofaseko kromosoma-multzoek bat egin dutelako. Espermatozito tetraploideek A arrazaren eta B arrazaren bi kromosoma-sorta osoak

dituzte. Beraz, kromosoma bakoitzak gene-antolaketa berdineko kide bat aurkituko du. Diploidean kromosomak parekatzen ez diren landare hibrido batzuetan, osagarri kromosomikoaren bikoizketari esker kromosoma guztiak parekatu egingo dira eta bibalenteak eratu dira, eta, hala, hibridoak emankor bihurtuko (VII. kapitulua). *D. pseudoobscuraren* hibridoen espermatozito tetraploideetan parekatzen diren kromosomen ehunekoa ez da diploideetakoa baino handiagoa. Are gehiago, zatiketa meiotikoaren ondoren espermatozito tetraploideetatik eratorritako zelulek senide diploideen endekapen-prozesu bera jasango dute.

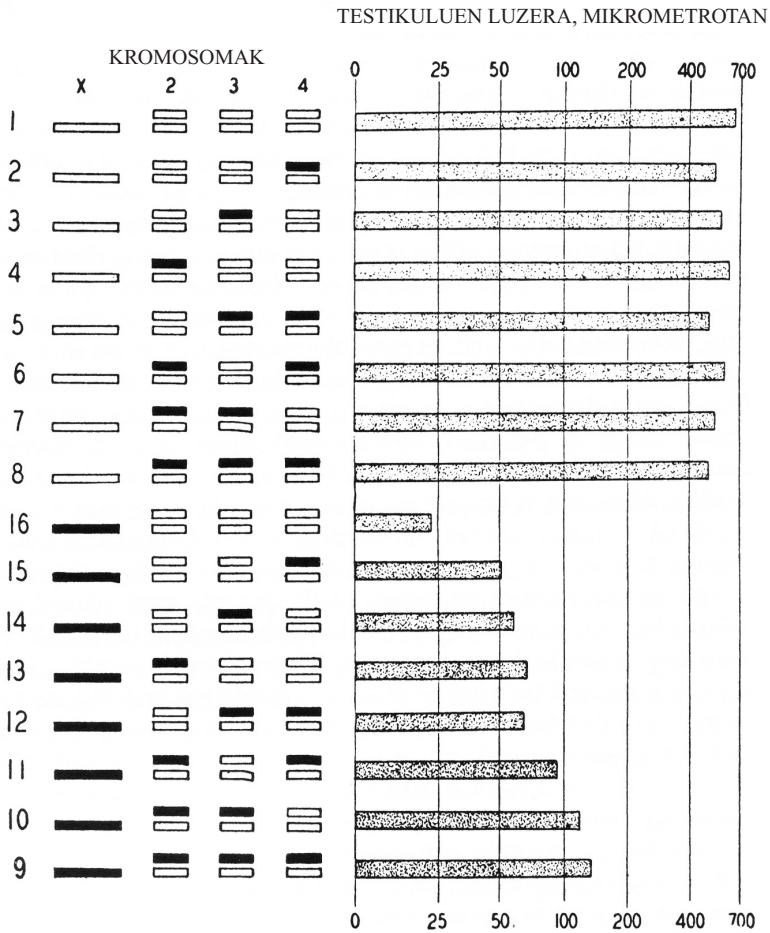
Horrenbestez, ia ezinezkoa da arestian azpimarratutako egitate bat etortzea *Drosophila pseudoobscuraren* arrazen arteko hibridoen antzutasuna kromosomikoa delako suposizioarekin. Antzutasun genetikoaren hipotesiak beste azalpen bat eskaintzen du. Hipotesi horren arabera (Dobzhansky, 1933b, 1934b), hibridoak gene bat edo gene-multzo bat jasotzen du gurasoetako bakoitzetik, eta gene horien elkarrekintzak eragiten du antzutasuna. Demagun gurasoetako batek *SStt* geneak daramatzala, eta besteak, *ssTT*; horrenbestez, hibridoa *SsTt* izango da. *S* bakarrik, edo *T* bakarrik, duten banakoak emankor-rrak izango dira, baina, *S* eta *T* batera agertzen badira, banakoa antzua izango da.

Goiko hipotesi hori baieztatzeko hainbat esperimentu egin ziren. Baina ezer baino lehen zehaztu behar da zelulako zer elementu diren antzutasun-geneen eramaileak. Lancefield-ek (1929) eta Koller-ek (1932) ikusi dutenez, atzerakako gurutzaketetatik sortu diren eta aitaren arraza bereko X kromosoma duten arrek testikulu handiak dituzte; amak emandako X kromosoma beste arrazakoa denean, berriz, testikulu txikiak dituzte, eta antzuak dira. Atzerakako gurutzaketetatik sortutako ar guztiek aitarengandik hartzen dutenez Y kromosoma, badirudi Lancefielden eta Kollerren lanetik ondoriozta daitekeela testikulu txikiak dituzten ar antzuetan X eta Y kromosomak arraza ezberdinekoak direla. Y kromosoma ez duten ar hibridoekin (XO) egindako ikerketei esker, baztertu eginda aukera hori. Y kromosoma ez duten arren testikuluak Y kromosoma baduten senideenak bezalakoak dira tamainan. Y kromosomak ez du zerikusirik *Drosophila pseudoobscuraren* hibridoen antzutasunarekin (Dobzhansky 1933d).

F₁ hibrido emeak guraso-arraza bakoitzaren aitekin gurutzatu eta lortutako ondorengoetan, banako batzuek A arrazaren eta B arrazaren kromosomen zenbait konbinazio dituzte (21 eta 22. irudiak). Batzuek arraza bereko kromosomak dituzte; beste batzuek X kromosoma arraza batekoa dute eta autosomak beste arrazakoak; eta, azkenik, beste batzuk bi arrazetako kromosomen nahasturak dituzte. Beste esperimentu batzuetan, kromosoma bakoitza (bosgarren kromosoma txiki-txikia salbu) gene mutante batekin markatzen da; atzeraka gurutzatutako banako jakin baten kromosomen konstelazioa kanpoko itxurari erreparatu soilarekin ezagut daiteke. Nahikoa erraz jakin daiteke, beraz, zer kromosoma-konbinaziok eragiten duten arrak testikulu txikiak izatea eta antzua izatea, eta zer konbinaziok ekartzen duten emankortasuna. Are gehiago, jatorrizko gurutzaketan A arrazaren emea erabili bada (A ♀ x B ♂), ondorengo guztiek A arrazaren zitoplasma izango dute, baina B ♀ x A ♂ gurutzaketa egin bada ondorengoek B arrazaren zitoplasma izango dute. Kromosomak arestian azaldutako moduan markatuta dauzkaten gurasoen zenbait gurutzaketa ikertu ditu Dobzhansky (1936b). Atzerakako gurutzaketetatik sortu eta osaera genetiko ezberdinak dituzten arren testikuluak neurtu zituen eta zenbait motaren emankortasuna zehaztu zuen. Argi geratu zen, berehala, atzerakako gurutzaketen ar horien emankortasuna edo antzutasuna haien osaera kromosomikoaren araberakoa dela, eta ez zitoplasmaren jatorriaren araberakoa. A arrazako amona duten arrak eta B arrazakoa dutenak antzekoak dira osagarri kromosomiko antzekoa badute.

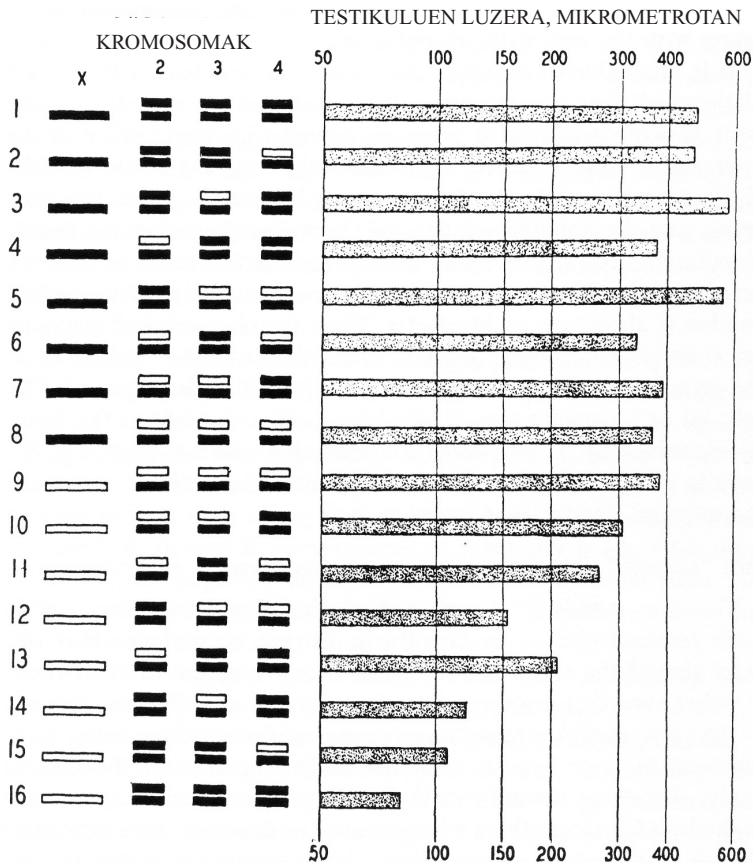
Atzerakako gurutzaketen arrek, arraza bereko X kromosoma eta autosomak dituztenean, testikulu handiak dituzte eta emankorrak dira (21 eta 22. irudiak). Zenbat eta ezberdinagoak izan X kromosoma eta autosomak jatorrizko arrazari dagokionez, orduan eta txikiagoak izango dira testikuluak. X kromosoma arraza batekoa eta autosoma guztiak beste arrazakoak dituzten arretan atzeman dira testikulurik txikienak. Salbuespenak salbu⁷, kromosoma guztiek jokatzen dute antzera, eta ekintza metakorra dute.

7 Hibridoa B arrazako arrarekin gurutzatzen denean A arrazaren hirugarren kromosoma eta B arrazaren X kromosoma daramaten semeek testikulu handiagoak dituzte B arrazaren hirugarren kromosomarekiko homozigoto diren anaiek baino. Erlazio bitxi hori ama-efektuari zor zaio (Dobzhansky, 1936b).



21. irudia. *Drosophila pseudoobscuraren* A eta B arrazen arteko hibrido-
doen testikulu-tamaina. A arrazako kromosomak zuriz ageri dira; eta B arra-
zakoak, beltzez. (Iturria: Dobzhansky).

Beraz, A arrazaren X kromosoma eta B arrazaren autosomak
dauzkaten banakoek oso testikulu txikiak dituzte (16 klasea, 22. iru-
dia). A arrazaren laugarren kromosoma edo hirugarrena edo bigarre-
na sartzeak handitu egiten du testikuluen tamaina (13-15 klaseak, 22.
irudia). A arrazaren laugarren eta hirugarren kromosomak batera sar-
tzeak (12 klasea), edo bigarren eta hirugarren kromosomak (10 kla-



22. irudia. *Drosophila pseudoobscuraren* A eta B arrazen arteko hibrido-
doen testikulu-tamaina. A arrazako kromosomak zuriz ageri dira; eta B arra-
zakoak, beltzez. (Iturria: Dobzhansky).

sea), edo bigarrena eta laugarrena (11 klasea) edo bigarren, hirugarren
eta laugarren kromosomak (9 klasea) batera sartzeak gehiago handi-
tzen du testikulu-tamaina, bakoitza bere aldetik sartuta baino.

Kromosoma guztiak arraza batekoak dituzten arrak, edo hi-
rugarren edo laugarren kromosoma beste arraza batekoa dutenak
emankorrek dira (2 eta 3 klaseak).

Baina hirugarren eta laugarren kromosomak, biak, arraza bate-
koak badira eta gainerakoak beste arrazakoak, arra antzua izango da.

Beraz, ondoriozta daiteke ezen, Y kromosoma eta bosgarren kromosoma txikia aparte utzita, *D. pseudoobscuraren* A arrazaren eta B arrazaren gainerako kromosomek arrazen arteko hibridoaren antzutasunarekin erlazionatutako geneak dituztela. Are gehiago, Dobzhanskyk (1936b) aurkitu zuenez, X kromosomak, bigarren kromosomak eta hirugarren kromosomak halako bi gene dituzte gutxienez, eta egi-leak argitara emandako datuek erakusten dute laugarren kromosomak ere halako bi gene dituela gutxienez. Horren arabera, antzutasunarekin erlazionatutako gutxieneko gene-kopurua zortzi da, baina gaur egun esan daiteke gehiago direla. Ez dakigu nolako erreakzio fisiologikoak gertatzen diren gene horiek espermatogenesisia eteten dutenean eta antzutasuna eragiten dutenean. Horri buruz dugun informazio apurrak esaten du testikuluen patua haien osaera genetikoak erabakitzen duela eta ez garatzen diren gorputzaren osaera genetikoak (Dobzhanskyren eta Beadleren transplante-esperimentuak, 1936; ikus gorago).

DROSOPHILA PSEUDOOBSCURAREN ARRAZA «INDARTSUAK» ETA «AHULAK»

B arraza ♀ x A arraza ♂ gurutzaketak testikulu txikiko kume ar antzuak ematen ditu F_1 belaunaldian. Dobzhanskyk eta Boček erakutsi dutenez (1933), hibridoaren testikuluak zertxobait handiagoak edo txikiagoak izan daitezke, bi arrazetako zein andui erabiltzen den. B arrazaren andui jakin batzuk A arrazaren andui berdinekin gurutzatzen direnean, ingurune ko kondizioei bere horretan eutsita, beste anduiek baino askoz testikulu handiagoko hibridoak sortzen dira. Era berean, A arrazaren andui jakin batzuek, B arrazaren andui berdinarekin gurutzatzen direnean, beste andui batzuek baino testikulu handiagoko hibridoak sortzen dituzte. Besteen aldean testikulu handiak sortzen dituzten anduei andui «ahul» esaten zaie, eta txikiagoak sortzen dutenei, andui «indartsu». *D. pseudoobscuraz* aritzean erabilitako «indartsu» eta «ahul» adierazpenak ez dira nahasi behar *Lymantria* generoko arrazez hitz egitean erabiltzen den terminologiarekin (ikus gorago), azken horretan sexua erabakitzen duten faktoreen «indarraz» ari baikara.

Pseudoobscura espeziearen andui baten indarra ezaugarri here-ditarioa da, eta asko aldatzen da hibrido batetik bestera: B ♀ ahula x A ♂ ahula gurutzaketatik ateratako hibridoaren testikuluak B ♀ indar-

tsua x A ♂ indartsua gurutzaketatik ateratako hibridoenen hirukoitzak edo handiagoak izan daitezke. Aldakuntza horren garrantzia agerian geratzen da lehen aipatu dugun behaketa egin ondoren: hibrido baten testikuluaren tamainak adierazten du zenbaterainoko gorabeherak egon diren espermatogenesisian (Dobzhansky, 1934b). A arrazaren eta B arrazaren arteko gurutzaketan sortutako F_1 hibrido ar guztiak antzuak izan arren, andui ahulen arteko hibridoetan kromosoma guztiak parekatu daitezke meiosian, eta bibalenteak bakarrik eratu; andui indartsuen arteko gurutzaketan, aldiz, parekatze meiotikoak huts egingo du eta ez da bibalente bakar bat ere eratuko. Zatiketa meiotikoaren ondorengo prozesuetan izaten diren gorabeherak larriagoak dira A indartsua x B indartsua hibridoetan, A ahula x B ahula hibridoetan baino.

Indar-aldakuntza horien azterlana egin du Dobzhansky (argitaragabea). Arraza indartsuak eta ahulak banaketa geografikoan bereizten dira. A arraza bizi den eskualdean, gero eta andui indartsuagoak aurkituko ditugu ipar-mendebaldetik hego-ekialderantz joan ahala. Britainiar Columbian eta Washingtonen arraza gehienak oso ahulak edo ahulak dira; Mexikon, ostera, oso aldaera indartsuak daude. B arrazaren erregularitasun geografikoa, ostera, ez dago A arrazarena bezain argi, baina badirudi andui indartsuenak Oregongo eta Washingongo kostako eskualdeetatik datozela, eta ahulenak Sierra Nevada mendilerrotik. Leku beretik datozen anduiak oso ezberdinak izan daitezke indar aldetik. Hortaz, aldakuntzak bietarikoak izan daitezke; taldearen barrukoak eta taldeen artekoak. Indar aldetik dituzten ezberdintasun horien oinarri genetikoa nahiko konplexua da, ezaugarri hori aldatzen duten geneak aztertutako kromosoma guztietan daude eta. Arraza bereko bi andui gurutzatutakoan, F_2 belaunaldian guraso-anduia baino ahulagoak edo indartsuagoak diren segregatzaileak sortzen dira. Populazio basatiak, jakina, aldakor samarrak dira indarra erabakitzen duten geneei dagokienez.

Arestian aipatutako horren garrantzia indartzera dator beste behaketa bat: badirudi indarra erabakitzen duten geneak antzutasun-geneen antzekoak edo berdinak direla. A arraza x B arraza gurutzaketaren hibrido emeak guraso-arrazetako baten arrekin gurutzatzen badiugu, lehenengo edo azkeneko belaunaldietako banakoak arraza baten kromosoma gehienak izango ditu, eta beste arrazaren kromosoma edo

kromosoma-atal bakarra. Metodo horren bitartez, A arrazaren kromosoma batzuk edo guztiak B arrazara «transferi» daitezke, eta alderantziz. Transferitutako kromosoma edo atala luzea bada, edo antzutasun-gene ahaltsuak badaramatza, ar eramailea antzua izan daiteke; beste kromosomek ez dute ageriko eraginik emankortasunean. Sturtevantek eta idazleak hainbat aldiz lortu dute kromosoma-atalak arraza batetik bestera eta alderantziz «transferitzea» (argitaragabea). A arrazaren eta B arrazaren lerroek beste arrazaren kromosoma-atal batzuk daramatzatela jakinda, naturatik datozen andui basatiak ikertzeko erabiltzen den metodo berbera erabil dezakegu arraza horien indarra aztertzeko; adibidez, B arraza ♀ x A arraza ♂ gurutzaketaren F_1 belaunaldiko arren testikuluak zer tamainatakoak diren azter dezakegu. Idazleak era horretako esperimentuak egin ditu, eta emaitza sendoak atera ere bai: A arrazaren edo B arrazaren lerro baten indarra murriztu egiten da kontrako arrazaren kromosomak edo kromosoma-atalak sartzen zaizkionean.

Ikusi ahal izan denez, A eta B arrazen arteko hibridoak antzutasun-geneen konplexu batek eragindako efektuen ondorioz dira antzuak. Horrez gain, gaur egun badakigu konplexu hori bere osagaietan bereiz daitekeela arrazak gurutzatuz, eta, are gehiago, arraza beraren lerro ezberdinen arteko indar-ezberdintasunak erabakitzen dituzten geneen eragin bera dutela osagai horiek. Beraz, hibridoak antzu bihurtzen dituzten arrazen arteko ezberdintasunak eta arraza barrukoak berdinduta geratu dira. Bistako ondorioak dakartza horrek. Arraza baten elementu genetikoak aurkitu ditzakegu, eta, zimendu horietatik abiatuz, hibridoa antzu bihurtuko duen mekanismoa eraiki dezakegu teorikoki. Gaur egun, jakina, azterketa osatuagoa behar da. Oraindik ez dugu lortu arraza baten barruko elementu genetikoetatik abiatuz hibrido antzuak sortuko dituzten bi andui sintetizatzea; egin egin badaiteke ere. Gainera, arraza baten barruan «indar» aldetik dauden bariazioak bi eratara interpreta daitezke: arrazen arteko ezberdintasuna eraikitze-ko espeziearen historian erabilitako materialen hondarrak direla, edo, bestela, arraza-banaketaren noizbehinkako hutsegiteak direla. Azken interpretazio hori egiteko, onartu beharra dugu *D. pseudoobscura* espeziearen A arrazak eta B arrazak hibridoak sor ditzaketela naturan, eta, hibrido horien bitartez, A arrazaren gene batzuk B arrazara transferitzen direla, eta alderantziz. Gaur egun, ezin dugu aukera hori erabat baztertu, baina, bestalde, egia da arrazen arteko ezberdintasunak

ez direla inoiz nahasten, ezta haien banaketa geografikoak gainjartzen direnean ere.

ANTZUTASUN KROMOSOMIKOA ESPEZIEEN ARTEKO HIBRIDOETAN

Hibrido baten meiosisian, kromosoma-parekatzea guraso ezberdinen kromosomen artean gerta daiteke (alosisindesia), edo guraso beraren kromosomen artean (autosindesia). Kromosoma bakar batek ere ez badu bikoterik aurkitzen —mota bateko ala bestekoa—, unibalenteak soilik eratuko dira. Hibrido gehienetan, lehen edo bigarren zatiketa meiotikoan, unibalenteak ausaz sakabanatzen dira ardatzaren bi poloen artean (ikus gorago). Hortik sortzen diren gonoeak kromosoma-kopuru ezberdina, edo, zortea izanez gero, berdina izan dezakete. Bi eratara, ziur asko, nahasita izango dituzte bi gurasoen kromosomak, eta gene batzuk faltan eta beste batzuk bikoiztuta. Batzuetan, gonoeak espezie baten kromosoma-sorta haploide osoa izango dute eta beste espeziearenik bat ere ez, baina, guraso-espezieak zenbat eta kromosoma gehiago izan, orduan eta aukera gutxiago dago halakorik gertatzeko. Gene-murrizketak eta -bikoizketak hilgarriak izaten dira maiz zigotoentzat (animalietan) eta haplonteentzat (goi-mailako landareetan), eta, ondorioz, meiosisian unibalenteak baino ez dituzten hibridoak antzuak izango dira, ziur asko.

Hibridoan, espezie ezberdinen kromosomek huts egiten badute parekatzerakoan, egitura ezberdina dutelako izan daiteke teoriarik, alegia, gene-antolaketa ezberdina dutelako. Orduan, haxe da galdera: parekatu gabeko kromosomak dituzten hibridoak sortzen dituzten espezieak gene-antolaketan bereizten dira? Eta, hala izatekotan, bereizketa horien erruz huts egiten du parekatzeak? Galdera horiei behar bezala erantzuteko, hibrido antzuak sortzen dituzten espezieen lagin handi samar bat hartu eta haien gene-antolaketari buruzko datuak lortu behar genituzke. Gene-antolaketari buruzko azterlan konparatiboetan, ordea, zailtasun tekniko izugarriak daude. Horien ondorioz, aztergai egoki gutxi batzuei buruz bakarrik lortu da behar bezalako informazioa; drososila generoko espezie batzuetan, adibidez, listu-guruinaren metodoaz aztertu dira kromosomak. *D. pseudoobscura* espeziearen A eta B arrazek gene-antolaketa zertxobait ezberdina dute, baina lehen emandako datuek argi

uzten dute «arraza» horien arteko hibridoen antzutasuna genetikoa dela eta ez kromosomikoa. *D. pseudoobscuraren* eta *D. mirandaren* gene-antolaketak erabat ezberdinak dira (Dobzhansky eta Tan, 1936), baina oraindik ez dakigu bien arteko hibridoen antzutasuna kromosomikoa den.

Drosofilaren, artoaren, ilararren eta beste forma batzuen translokazio-heterozigoto jakin batzuek arrautza, obulu eta polen abortiboak sortzen dituzte, baina, horiek albo batera utzita, ez da frogatu hibridoaren antzutasuna kromosomikoa denik. Onartu egin behar dugu hori, nire ustez. Espezieen arteko hibrido batzuen antzutasuna kromosomikoa dela pentsatzeko oinarria zeharkako frogak besterik ez dira izan; egia da, hala ere, frogak horiek oso sendoak direla batzuetan, ziurtasun handi samarreko ondorioak ateratzeko bezain sendoak. Diploide antzuetatik alopoliploide emankorrak sortzen direla ikusitakoan (VII. kapitulua) agertu dira frogak horiek. Adibidez, errefauaren eta azaren arteko hibrido diploideek 18 kromosoma dituzte, guraso bakoitzetik 9 (Karpechenko, 1927a, b, 1928). Meiosian unibalenteak bakarrik eratzen dira, eta kromosomak ausaz banatzen dira ardatzaren bi poloe-tan; gono gehien-gehienak endekatu egiten dira eta hibridoa antzua da ia. Baina zatiketa meiotikoa gertatzen ez bada eta kromosoma guz-tiak nukleo berean badaude, errefauaren eta azaren sorta osoak dituz-ten gonoak sortzen dira, eta funtzional bilakatzen dira. Beraz, gono gehienak endekatzen direnean osagarri kromosomiko desorekatuak dituztelako da, nahiko seguru.

Bi guraso-espezieen kromosoma-sorta osoak dituzten gono be-rezi horiek elkartzen direnean, hibrido tetraploidea sortzen da, *Raphanobrassica*, errefauaren bederatzi kromosoma-pare eta azaren beste bederatzi pare dituen. Hibrido diploidean ez bezala, *Raphanobras-sican* bibalenteak bakarrik sortzen dira meiosian, disjuntzioa normala da, sortutako ia gono guztiek dituzte errefauaren eta azaren kromoso-ma-sorta osoak eta hibridoa emankorra da. Horrenbestez, nahiko argi dago kromosoma-parekatzearen eta ez parekatzearen araberakoak di-rela emankortasuna eta antzutasuna. Errefauaren eta azaren kromoso-mak meiosian ez parekatzeak bi arrazoi izan ditzake *a priori*: espezie horien kromosomen gene-antolaketa ezberdina izatea, edo parekatzea eragozten duen gene-konbinazioa sortzea hibridoan. Ez dugu zuzeneko informaziorik errefauaren eta azaren gene-antolaketari buruz; dena dela, auzia ez da albo batera utzi behar bi hipotesiek zer ondorio

ekarriko lituzketen pentsatu gabe. Hibrido diploidean kromosomak ez parekatzeko arrazioa gene-konbinazioa baldin bada, harrigarria da tetraploidean ondo parekatzea, osaera genetiko antzekoa baitute biek. Kromosomak berriro bikoiztu besterik ez dira egiten tetraploidean; mota bakoitzeko kromosomen eta geneen kopuruek bere horretan jarraitzen dute. Pentsa daiteke, beraz, poliploidia asko aldatu duela organismoaren fisiologia, eta, ondorioz, kromosoma-parekatzea normala bihurtu dela lehen ezinezkoa zen lekuan. Baina hipotesi osagarri hori onartuta ere, badago zailtasun bat. *Raphanobrassica*n, errefauaren kromosomak errefauaren homologoeekin bakarrik parekatzen dira, eta azarenak azaren homologoeekin. Zerk eragozten du bi espezieen kromosomak bestearenekin parekatzea?

Bestalde, hibrido diploidean parekatzerik ez gertatzeko arrazioa errefauaren eta azaren kromosomen egitura ezberdina bada, tetraploideak espero izateko jokabidea du. *Raphanobrassica*n, kromosoma guztiek dute beren egitura berdineko bikote bat; benetako parekatze autosinetikoa gertatzen da, beraz. Errefauaren eta azaren kromosomak arbaso diploidean bezain ezberdinak izaten jarraitzen dute tetraploidean, eta, beraz, ez da parekatze alosinetikorik gertatzen. Azkenean, ateratako ondorioa honela eman daiteke: diploide antzu batetik eratorritako alopoliploidea emankorra bada, diploide horren antzutasuna kromosomikoa da. Hortik ondorioztatzen denaren arabera, antzutasun genetikoaren duten hibridoak ez dira emankor bihurtzen osagarri kromosomikoa berriro bikoizten zaienean. Izan ere, diploidean kromosoma-parekatzea eragozten duen gene-konbinazioak bere horretan jarraitzen du tetraploidean, eta, beraz, antzeko efektuak eragin behar lituzke hor ere. Tetraploidean kromosoma bakoitzarentzat homologo zehatz bat egotea ez da aski parekatzea gertatzeko. Badi-rudi *Drosophila pseudoobscura* espeziearen A eta B arrazen arteko hibridoek hipotesi hori frogatzen dutela. Antzutasun genetikoaren duten hibrido horietan, espermatozito tetraploideek diploideek bezainbeste kromosoma-parekatze izaten dituzte (Dobzhansky, 1933b, 1934b).

Darlingtonek arau bat asmatu du (1928, 1932a). Antzutasun kromosomikoaren hipotesiarekin lotu ezean, arau paradoxikoa eta ulergaitza ematen du funtsean. Meiosian kromosoma-parekatze gutxi edo bat ere ez duten hibrido diploide antzuek alopoliploideak sortzen dituzte; alopoliploide horiek emankorrak dira eta zatiketa meiotikoan bibalenteak ematen dituzte soilik edo gehienbat. Aldiz, bibalente

asko dituzten diploideetatik eratorritako alopoliploideek kromosoma-parekatze eta disjuntzio irregularra izaten dute. Aloploiploide baten emankortasuna eta arbaso diploidearena alderantziz proportzionalak izaten dira (ikus VII. kapitulua). Hibrido diploide batean kromosomak parekatzen badira, guraso-espeziearen kromosomen gene-antolaketak antzekoak direlako da, eta espezie baten kromosoma batzuek edo guztiek aurkitu dute gutxi gorabeherako homologo bat bestean. Osagarri kromosomikoa bikoizten denean, egoera berezia sortzen da: kromosoma bakoitzak homologo zehatz bat du eta horren antzeko balizko bi bikotekide. Meiosiaren parekatzeko lehian, espezie bereko kromosomek zailtasunak dituzte parekatzeko, beste espeziearen homologo partzialak daudelako tartean. Orduan, parekatzea aldakorra izango da, zelula bakoitzean bibalente-, tribalente-, tetrabalente- eta unibalente-kopuru ezberdinak agertuko dira, osagarri kromosomiko desorekatuko gonoak sortuko dira eta hibridoa antzu samarra izango da. Baliteke diploideko kromosoma-parekatzeak huts egitea guraso-espezieek oso gene-antolaketa ezberdina dutelako kromosometan; orduan, alotetraploideko kromosoma bakoitzak bikote bakarra izango du, eta harekin parekatuko da beste espeziearen kromosomek oztopatu gabe. Hortaz, bibalenteak bakarrik eratzen dira, eta meiosis irregularra da.

Gene-antolaketaren ezberdintasunez gain, osaera genetikoaren erruz ere huts egin dezake kromosoma-parekatzeak diploide hibridoan; baina, orduan, gauza bera gertatu behar luke diploide horretatik eratorritako alotetraploidean. Gainera, hibrido diploide horretan parekatzea zenbat eta gehiago eragotzi, orduan eta gehiago eragotziko da tetraploidean. Bestela esanda, Darlingtonen araua ez da antzutasun genetikoa duten hibridoetan aplikatzekoa. Eta ez da aplikatzen. *Drosophila pseudoobscura* espeziearen A ahula x B ahula hibridoetan, bibalenteak bakarrik daude espermatozito diploideetan; tetraploideetan, berriz, bibalenteak, tetrabalenteak eta zenbait tribalente eta unibalente daude. A gogorra x B gogorra gurutzaketan, kromosoma gutxi parekatzen dira —edo bat ere ez— espermatozito diploide edo tetraploideetan.

Primula verticillata x *P. floribunda* (= *P. kewensis*) hibridoaren jokabideak bakarrik ematen ditu azaltzeko zailtasunak. Newton-en eta Pellew-ren arabera (1929), diploideak bibalenteak ditu gehienbat, eta, hala ere, antzua da ia; tetraploideak ere bibalenteak ditu (tetrabalente bat edo beste ere bai), eta emankorra da, baina ez lerro purua. Badirur-

di antzutasun kromosomikoaren hipotesia dela ohiz kanpoko jokabide horren azalpenik onargarriena. *P. verticillata*ren eta *P. floribundaren* kromosomen gene-antolaketa ezberdina izango da, ziur asko, baina ez hibrido diploidearen kromosoma-parekatzea eragozteko beste. Hibrido tetraploidean, kromosoma bakoitzak gene-antolaketa antzekoa duen homologo bat eta bi homologo partzial ditu. Parekatzeko lehian, erabateko homologoek partzialek baino maizago egingo dute bat bibalenteak eratzeko. Hala ere, tetrabalenteak ere ager daitezke zelula gutxi batzuetan, bi espezieetako kromosoma-zatiak zoriz parekatu baitaitezke. Dena den, tetraploideen disjuntzio meiotikoak gonoak sortuko ditu, eta horietako gehienek *verticillata*ren sorta haploidea eta *floribundaren* kromosoma-sorta osoa dute. Diploidean eratutako gonoek kromosoma-kopuru berdinak izango dituzte, baina gehienek nahasita izango dituzte *verticillata*ren eta *floribundaren* kromosomak. Espezie baten osagarri garbia duten gonoak ere sortuko dira batzuetan, baina oso zaila da hori. Guraso-espezie bakoitzak bederatzi kromosoma (haploide) dituenenez, 512 gonoetatik batek bakarrik ($1:2^9$) izan dezake *verticillata*ren sorta osoa, eta 512etatik batek, *floribundaren* kromosomak, hibrido diploideetan ustez gertatzen den gaingurutzaketa kontuan hartu gabe. Kromosoma nahasiko gonoak bizigaiak ez izatearen arrazoa guraso-espezieen gene-antolaketa ezberdinean edo geneen ezberdintasun kualitatiboetan egon daiteke. *Primula kewensis*en diploidearen eta tetraploidearen genetikari buruzko datu gehiago behar dira azalpen horrek zenbateraino balio duen aztertzeko.

Zaila da guraso-espezieen gene-antolaketan dauden eta hibrido diploide antzuak eragiten dituzten ezberdintasunek nolako garrantzia duten balioestea eta xehetasunez deskribatzea; hala ere, ezberdintasun horiek izan badirelako ziurtasuna ondoriozta daiteke hibrido antzuen osagarri kromosomikoa bikoiztuta emankor bihurtzen badira. Jakina, antzutasun genetikoa duten hibridoak baztertu egin behar dira ondorio horiek ateratzean, baina aloploiploideen jokabideak beharrezko frogaguztiak ematen ditu, antza. Arrazoitzeko metodo bera erabiliz, aloploiploide naturalen kromosoma-sortek egitura-ezberdintasunak dituztela ondoriozta daiteke.

Espezie bat aloploiploidiaz sortzen dela dakigunean edo susmoak daudenean, bibalenteak bakarrik sortuko dira meiosian; badaude salbuespen batzuk, baina oso gutxi. Baina aintzat hartu behar dugu aloploiploide batean gene gehienek lau aldiz (tetraploidea) edo gehia-

gotan egon behar dutela. Parekatzeko lehia dela eta, ez da kromosoma-elkarketa multibalenterik gertatzen: kromosoma guztiak lehenago parekatuko dira beren erabateko homologoarekin, homologo partzialarekin baino.

Partenogenesiaren eraginez, poliploide baten obulua garatu egin daiteke, eta handik gurasoarekiko haploide den organismoa sor daiteke. Baina gurasoa bera poliploidea bada, handik eratorritako «haploideak» bi kromosoma-sorta edo gehiago izango ditu, zati batean homologo direnak. Gaines-ek eta Aase-k (1926) haploidea lortu dute *Triticum compactum* garitik; *T. compactum* hexaploidea denez, landare «haploideak» zazpi kromosomako hiru sorta ditu. Haploide horren kromosoma batek ere ez du homologo zehatzik, baina hiru bibalente sor daitezke meiosian, sorta ezberdinetako kromosoma homologo partzialak elkartzen direlako. *Solatum nigrum* espezie hexaploidetik ($2n = 72$; oinarritzko zenbakia 12) eratorritako «haploidean» 5 eta 12 bibalente artean ikusi ditu Jorgensen-ek (1928). Antzeko zerbait hauteman dute Chipman-ek eta Goodspeed-ek (1927) eta Lammerts-ek (1934) *Nicotiana tabacum* haploidean ($2n = 48$; oinarritzko zenbakia 12), eta Buxton-ek eta Darlingtonek ere bai (1932) *Digitalis mertonensis* haploidean ($2n = 112$; oinarritzko zenbakia 7). Poliploidetzat jotzen ez diren espezieetatik eratorritako haploideetan ere ikusi izan dira kromosomak parekatzen (Emerson, 1929; Catcheside, 1932). McClintock-ek (1933) artoan aurkitutako parekatze ez-homologoa gertatzen ez bada behintzat, zati homologoak egongo dira sorta diploide bereko kromosoma ezberdinetan, drosofilaren kromosometako zati «errepikatuen» antzekoak (Bridges, 1935; ikus IV. kapitulua).

Espezie poliploideen eta diploideen arteko hibridoetan, jatorri ezberdineko kromosoma-sorta asko elkartzen dira. Hibrido horiek bibalenteak bakarrik izango dituzte meiosian, edo unibalenteak bakarrik, edo biak. Guraso ezberdinen kromosomak parekatu daitezke (alosindesia), edo guraso berarenak (autosindesia). VII. kapituluan nabarmendu dugun eran, hibrido jakin batean bibalenteak nola sortzen diren jakitea ez da beti erraza izaten, baina aukerak baztertuz joan gaitezke aztergai egoki batzuetan ikusitakoari esker. Parekatze autosindetikoa interesatzen zaigu orain, espezie bereko kromosomen artean homologia partziala dagoela adierazten baitu. *Papaver nudicaule* ($n = 7$) eta *P. striatocarpum* ($n = 35$) gurutzatutakoan, 42 kromosomako hibrido emankorra

sortzen da; kromosomok elkartu egiten dira meiosian, eta 21 bibalente eratzen dituzte (Ljungdahl, 1924). Ondorio bakarra atera dezakegu: *P. nudicaule* espeziearen 7 kromosoma *P. striatocarpum* 7rekin parekatu dira, eta azkenekoaren gainerako 28 kromosomak 14 bibalente gehiago eratu dituzte. *P. striatocarpum* espezie garbiak ($2n = 70$) meiosian 35 bibalente izaten dituela eta tetrabalenterik edo handiagokorik ez duela jakinda, erabateko homologoen lehiak galaraziko du kromosoma homologo partzialak parekatzea. Hibridoan, erabateko homologoak falta direnez, homologo partzialak bere kabuz parekatzen dira.

Parekatze autosindetikoa gertatzen da *Digitalis lutea* ($n = 48$) x *D. micrantha* ($n = 24$) hibridoan ere; hibrido hori erabat antzutzat jotzen da, nahiz eta meiosian 36 bibalente eta unibalenterik ez izan (Haase-Bessel, 1921). *Primula kewensis* diploideko mekanismo berdinak eragingo zuen antzutasun hori. Autosindesi partziala honako hauetan ikusi da: marrubi diploideen eta oktoploideen arteko hibridoetan (Yarnell, 1931), gari-espezieen artekoetan (Kihara eta Nishiyama, 1930; Kihara eta Lilienfeld, 1932, 1935; Liljefors, 1936), *Crepis biennis* x *C. setosa* hibridoan (Collins, Hollingshead eta Avery, 1929), bioleta-espezieetan (J. Clausen, 1931) eta kotoi-espezieetan (Skovsted, 1935).

Ustez antzutasun kromosomikoa duten hibrido guztiak landareen erreinukoak direla ohartuko gara. Normalean antzutasun hibridoa landareetan kromosomikoa eta animalietan genetikoa izaten dela iradokitzen du horrek, baina goizegi da oraindik gauzak hainbeste orokortzeko. Landareetan antzutasun kromosomikoa nagusi dela esaten da, bai, baina alopoliplorde emankorren behaketetan oinarritu izan dira ondorio hori ateratzeko. Alopoliplordeak ohiz kanpokoak dira animalietan, VII. kapituluaren emandako arrazoiengatik. Oro har, oso hibrido gutxitan bereiz daitezke antzutasun kromosomikoa eta genetikoa, eta, beraz, ez dugu oinarri segururik datuak estatistikoki lantzeko.⁸

Drosophila pseudoobscura espeziearen hibridoetan ez ezik, *D. melanogaster* eta *D. simulans*en artekoetan ere finkatuta dago an-

⁸ Antzutasun genetikoaren eta kromosomikoaren artean eginiko bereizketa horren parekoa egin zuen P. Hertwig-ek animalia-espezieen arteko hibridoak buruz idatzitako liburuan (1936); «Hemmungs-Sterilität» eta «Konjugationssterilität» terminoak erabili zituen horretarako. Parekatze kromosomikoak huts egiten duten hibrido guztiak azken kategoria horretan sartzen ditu (*Drosophila pseudoobscura*ren A x B hibridoa izan ezik). Sailkapen horren baliozkotasuna zalantzan jartzekoa da, parekatze meiotikoaren gorabeherak gene-ekintzak nahiz gene-antolaketaen ezberdintasunek sor baititzakete.

tzutasun genetikoa. Espezie horien gene-antolaketak antzekoak dira, albo batera utzita hirugarren kromosomaren alderantzizkatze bat eta X kromosomaren eta beste batzuen aldaketa txikiak (Sturtevant, 1929; Patau, 1935; Kerkis, 1936). Hibridoetan, espermatogenesisia eta obogenesisia gelditu egiten dira maila meiotikoetara iritsi baino lehen (Kerkis, 1933). *D. melanogaster* eme triploidearen eta *D. simulans* arraren arteko gurutzaketatik hibrido eme triploide batzuk ateratzen dira, eta bakoitzak *D. melanogaster*ren bi kromosoma-sorta eta *D. simulans*en bat izaten ditu. Hibrido diploideak antzu egiten dituen kromosomen artean parekatzeko bikotekide falta balitz, *D. melanogaster* triploidean kromosomak parekatu egin beharko lirateke eta obulu funtzionalak sortu. Hibrido triploideak erabat antzuak dira, ordea (Schultz eta Dobzhansky, 1933; ikus Kozhevnikov, 1933).

Meiosis gertatu baino lehen gametogenesisia eraldatzen zaizen hibridoek antzutasun genetikoa izango dute segur aski (hala nola *Drosophila melanogaster* x *D. simulans* hibridoak, hegazti-espezieen arteko hibridoak, etxe-behiaren eta Europako bufaloaren eta jakaren arteko hibridoak, zaldiaren eta zebraren artekoak eta beste batzuk). Zatiketaren meiotikoa behar bezala gauzatzen denean baina gonoak endekatu egiten direnean, antzutasuna genetikoa izan daiteke, edo gene- edo kromosoma-konbinazio hilgarriak eragindakoa. Federley-k lortutako datu batzuen arabera (Federley, 1913, 1931), Pygaera generoko espezieen arteko hibridoek antzutasun kromosomikoa dute antza; izan ere, espezie baten bi kromosoma-sorta eta bestearen sorta bakarra dituzten hibrido triploideetan, lehenengoenak bibalenteak sortzen dituzte eta bigarrenak unibalente jarraitzen du. Beraz, kromosoma-parekatzea ez du hibridoaren osaera genetikoak galarazten; zatiketa meiotikoen ondoren espermatidak endekatu egiten direla ikusita, argi dago antzutasun genetikoa ere badagoela.

AMA-EFEKTUAK HIBRIDOETAN

Bi espezie berdinen arteko alderantzizko gurutzaketen emaitzak ezberdinak izaten dira sarritan. Adibidez, *Drosophila melanogaster* ♀ x *D. simulans* ♂ gurutzaketak emeak ematen ditu eta arrik ez; alderantzizkoak, aldiz, hibrido arrak ematen ditu eta eme gutxi edo bat ere ez (Sturtevant, 1920-21). Hainbat mekanismok eragiten dituzte ezberdintasun horiek. Alderantzizko gurutzaketatik sortutako sexu

heterozigotoen hibridoek kromosoma-osaera ezberdina dute. Federley ohartu zen moduan (1929), *Chaerocampa elpenor* ♀ x *Metopsilus porcellus* ♂ gurutzaketatik sortutako emeek azken espezie horren X kromosoma eta lehenengoaren Y kromosoma dute; alderantzizko gurutzaketatik sortzen diren eme bizigaiek, berriz, *C. elpenoren* X eta *M. porcellusen* Y dituzte. Hibridoak bi gurasoengandik heredatzen ditu kromosomak, baina zitoplasma, amarengandik bakarrik, ustez.

Osagarri kromosomiko beraren eta zitoplasma ezberdinen arteko elkarrekintzek emaitza ezberdinak eman ditzakete. Gogoan izan behar da, ordea, hibridoa sortu duen arrautzaren zitoplasmaren ezaugarriak berezko propietateek erabakitzen dutela —zer kromosoma dituen edo izan dituen gorabehera—, edo, bestela, zatiketa meiotikoa eta ernalketa gertatu aurretik obuluan zeuden kromosomen propietateek erabakitzen dutela. Lehenengo mekanismoari herentzia zitoplasmatiko esaten zaio, eta bigarrenari —zitoplasma kromosomek zehazten dutenekoari— ama-efektu esaten zaio. Harrigarria bada ere, autore moderno batzuek ere ez dituzte bereizten muinean hain ezberdinak diren bi fenomeno horiek; ondorioz, sekulako nahastea dago genetikari buruzko literaturan. Ama-efektuek bakartze-mekanismoak sortzen zenbateraino laguntzen duten ikusiko dugu orain, eta antzutatsun hibridoaz arituko gara, batez ere.

Drosophila pseudoobscura espeziearen A eta B arrazen gurutzaketa gurutzatuen arteko aldea erraz azter daiteke, eta nahiko zehatz. B ♀ x A ♂ gurutzaketatik sortzen diren F₁ hibrido arrak testikulu txikikoak dira; A ♀ x B ♂ gurutzaketatik sortutakoek, aldiz, testikulu handiak dituzte (Lancefield, 1929). Testikulu txikiko arrek B arrazaren zitoplasma eta X kromosoma dituzte, eta A arrazaren Y kromosoma. Testikulu handiko ar hibridoek, berriz, A arrazaren zitoplasma eta X kromosoma dituzte, eta B arrazaren Y kromosoma. Bi eratako arrek autosoma hibridoak dituzte, hau da, A arrazaren sorta bat eta B arrazaren beste bat. F₁ hibrido emeak bi guraso-espezieen arrekin gurutzatuz sortutako arren testikuluak aztertu ditu Dobzhanskyk (1933d, 1935c, 1936b), eta Y kromosomarik gabeko arrena ere bai. Azken hori arrautza berezi batzuetatik sortu da, X daramaten espermatozoideek ernaldutako X kromosoma gabeko arrautzetatik, hain zuzen. Arrautza berezi horiek oso bakanak dira, baina ugaritu egin daitezke emeak X izpiez tratatuz. Emaitzak 21. taulan daude laburbilduta.

Ondorio hauek atera daitezke 21. taulan agertzen diren datuetatik: (1) atzerakako gurutzaketatik sortutako arren artean, kromosoma-osaerak bakarrik finkatzen du testikuluen tamaina, berdin dio zitoplasmaren jatorria zein den (konparatu 13 eta 16 klaseak, 14 eta 17, 15 eta 18); (2) Y egoteak ala ez egoteak ez du eraginik testikuluen tamainan (konparatu 1 eta 5, 2 eta 6, 4 eta 7); (3) F_1 belaunaldian eta atzerakako gurutzaketetan kromosoma-osaera berdina duten arrek testikulu-tamaina ezberdinak izan ditzakete (konparatu 3, 15 eta 18); (4) atzerakako gurutzaketetatik sortutako arrek testikulu txikiak dituzte X kromosoma eta autosomak arraza ezberdinekoak direnean, eta testikulu handiak dituzte kromosomak arraza berekoak direnean; (5) F_1 arrek testikulu txikiak dituzte autosoma hibridoak eta B arrazaren zitoplasmarekin batera ageri direnean (4, 7, 8 klaseak), edo B arrazaren X kromosoma A arrazaren zitoplasmarekin batera ageri denean (9. klasea); A arrazaren zitoplasman autosoma hibridoak daudenean, berriz, arrek testikulu handiak izango ditu X kromosoma A arrazarena bada (3. klasea).

21. TAULA

TESTIKULUAREN TAMAINA, OSAERA EZBERDINEKO

Drosophila pseudoobscura ARRETAN

ZK.	AMAREN ARRAZA	AITAREN ARRAZA	X KROMOSOMA	Y KROMOSOMA	AUTOSOMAK	TESTIKULUAREN TAMAINA
1	A	A	A	A	A	handia
2	B	B	B	B	B	"
3	A	B	A	B	hibridoak	"
4	B	A	B	A	"	txikia
5	A	A	A	ez	A	handia
6	B	B	B	«	B	"
7	B	A	B	«	hibridoak	txikia
8	B	A	A	«	"	"
9	A	B	B	«	"	"
10	$F_1(A \text{♀} \times B \text{♂}) \text{♀}$	A	A	A	A	handia
11	"	A	A	A	hibridoak	txikia
12	"	A	B	A	"	"
13	"	B	B	B	B	handia
14	"	B	B	B	hibridoak	txikia
15	"	B	A	B	«	0
16	$F_1(B \text{♀} \times A \text{♂}) \text{♀}$	B	B	B	B	handia
17	"	B	B	B	hibridoak	handia
18	"	B	A	B	"	"
19	"	A	A	ez	A edo hibridoak	handia edo txikia
20	$F_1(A \text{♀} \times B \text{♂}) \text{♀}$	A	A	"	"	"

Gurutzaketa gurutzatuen arteko ezberdintasunetan zitoplasmak zeresan nabarmena du, bistan da. Baina bistan da, halaber, arrautza bat garatu duen amaren gorputzean zer kromosoma dauden, halako propietateak izango dituela arrautzaren zitoplasmak. Lehenago erakutsi dugun moduan, *Drosophila pseudoobscura* espeziearen arrazen arteko hibridoak antzuak dira guraso-espezieek emandako gene osagarrien eragina dela eta. Beharbada, honela aurkeztuko ditugu ondorioak hobeto: hibridoaren beraren kromosoma-osaeraren eta arrautzaren zitoplasmaren propietateen arteko elkarrekintzek egiten dute hibridoa antzu, betiere kontuan izanda zitoplasma horren propietateak amaren kromosoma-osaerak finkatzen dituela. *D. pseudoobscura* espeziearen F_1 belaunaldiko eme batek guraso-arrazetako batekin gurutzatuta sortutako kumeetan, ordea, beste era bateko ama-efektua ikusi da; oso interesgarria, gainera. Kume horietan 1:1 sexu-proporzio normalaren desbideratzeak erregistratu zituen Lancefield-ek (1929). Horrez gain, Dobzhansky eta Sturtevant jabetu ziren atzerakako gurutzaketatik sortutako banakoak ez direla oso bizigaiak, arraza garbiekin eta F_1 hibridoekin alderatuz gero. Atzerakako gurutzaketetatik sortutako kume batzuek —gehienek, egia esan— A arrazaren eta B arrazaren kromosomak nahasita dauzkatenez, pentsatu izan da guraso-arrazen gene-konbinazio kaltegarriek murrizten dutela bizigaitasuna. Azalpen hori baztertu ez den arren, azterketa batzuek erakutsi dute ez dela bati ere egokia egoera osoaren berri emateko. Gaur egungo datuen lagin batek (argitaragabea) emango digu fenomenoaren oinarritzko ezaugarrien berri.

«Beaded» (*bd*), «yellow» (*y*) eta «short» (*s*) sexuari lotutako gene azpirakorrekiko, «Bare» (*Ba*, bigarren kromosoma) gene gainartzailearekiko eta «purple» azpirakorrarekiko (*pr*, hirugarren kromosoma) homozigoto diren A arrazako emeak hartu eta B arrazako arrekin gurutzatu ziren —homozigoto ziren «orange» azpirakorrarekiko (*or*, hirugarren kromosoma) eta heterozigoto «Curly» gainartzailearekiko (*Cy*, laugarren kromosoma)—. Espero zen bezalaxe, emaitza hauek lortu ziren F_1 belaunaldian:

Ba ♀ ♀	431	} 845	<i>bd y s Ba</i> ♂ ♂	401	} 786
Ba Cy ♀ ♀	413		<i>bd y s Ba Cy</i> ♂ ♂	385	

Arrak emeak baino gutxiago dira, sexuari lotutako *bd*, *y* eta *s* azpirakorrak bizigaitasuna murriztu diotelako, dudarik gabe. *Ba Cy*

eme hibridoak hartu eta «purple» (*pr*) and «orange» (*or*) geneekiko homozigoto diren A arrekin gurutzatu ziren. Esan behar da erabilitako emeek gene mutante bat behintzat badutela kromosoma bakoitzean, bosgarren kromosoma txikian izan ezik. Hori dela eta, atzerakako gurutzaketatik sortutako kumeetan, banako ar bakoitzaren itxurari begiratzea aski da haren osaera genetikoa ezagutzeko. X eta hirugarren kromosomen gaingurutzaketa alde batera utzita, hamasei ar-klase sortu behar dira kopuru berdinetan, eta A eta B arrazen kromosoma-konbinazioak izan behar dituzte (20. eta 21. irudietan daude diagrama gisa). Zortzi eme-klase bakarrik bereiz daitezke (izan ere, esperimentuaren arabera, sexuari lotutako gene azpirakorrak ez dira kume emetan agertzen).

22. TAULA (*azalpena testuan*)

KLAKE-ZENBAKIA	ARRAK		EMEAK	
	Fenotipoa	Ikusitakoak	Fenotipoa	Ikusitakoak
1	<i>bd y s Ba pr</i>	2	<i>Ba pr</i>	41
2	<i>bd y s Ba pr Cy</i>	—	<i>Ba pr Cy</i>	32
3	<i>bd y s Ba or</i>	4	<i>Ba or</i>	92
4	<i>bd y s pr</i>	7	<i>pr</i>	190
5	<i>bd y s Ba or Cy</i>	1	<i>Ba or Cy</i>	89
6	<i>bd y s pr Cy</i>	7	<i>pr Cy</i>	372
7	<i>bd y s or</i>	14	<i>or</i>	140
8	<i>bd y s or Cy</i>	13	<i>or Cy</i>	336
9	<i>or Cy</i>	147		
10	<i>or</i>	143		
11	<i>pr Cy</i>	62		
12	<i>Ba or Cy</i>	17		
13	<i>pr</i>	58		
	<i>Ba or</i>	21		
15	<i>Ba pr Cy</i>	14		
16	<i>Ba pr</i>	6		
Gaingurutzaketak		121	Gaingurutzaketak	311
Guztira		637	Guztira	1.603

Lortutako emaitzak 22. taulan daude laburbilduta; «klase-zenbakia» 21. irudiko diagramei dagokie.

22. taulak espero ez zen zerbait erakusten du, arrak emeak baino urriagoak direla, eta klase ezberdinetako banakoen kopuruak ez daudela parekatuta. F₁ hibrido eme batek arraza garbikoek bezainbeste

arrautza jartzen dituen arren, atzeraka gurutzatutako ama bakoitzak oso ondorengo heldu gutxi izaten ditu. Hortik ondorioztatzen da atzerakako gurutzaketatik sortutako banako batzuk —gehienak, agian— hil egiten direla, eta hautespen naturalak erabakitzen duela klase bakoitzeko banakoen heriotza-tasa, 22. taulan aurkeztutako emaitzen erakusten duten legez. Lehen begiratuan paradoxikoa badirudi ere, 1 klasea desagertuta dago ia, hots, apenas gelditzen da A arrazaren kromosomak bakarrik dituen arrik. Baina, bi arrazen kromosomak nahasteak bizigaitasuna murrizten badu, 1 klaseak izan behar luke bizigaitasunik handiena.

22. taula zehatzago aztertuz gero ikusiko dugu atzerakako gurutzaketa horretan berreskuratutako klase jakin bateko banakokopurua alderantziz proportzionala dela klase horrek dituen gene mutanteen kopuruarekiko. *bd*, *y* eta *s* daramatzaten klase guztiek oso maiztasun murriztua dute. *Ba* geneak ere asko murrizten du bizigaitasuna, eta *pr* geneak ere bai; *or* eta *Cy*, berriz, ez dira hain kaltegarriak. Baina gene mutante horiek beraiek ez dute hain efektu txarrik sortzen arraza garbietan eta F_1 hibridoetan. Emaiza horiek azaltzeko, lehenik onartu egin behar dugu F_1 hibrido emeek jarritako arrautzetatik ateratzen diren

banakoek ahulezia bat dutela beren osaera orokorrean (amafektua); gene mutante batzuek ez dute eragin handiegirik arraza garbien edo F_1 hibridoen bizigaitasunean, baina erdihilgarriak dira eme hibridoek jarritako arrautzetatik garatu diren banakoentzat.

Esperimentuak egin ziren hori egiaztatzeko; atzerakako gurutzaketatik sortutako kumeen artean osaera aldetik A arrazaren berdinberdinak direnak (22. taulako 1 klasea) gene mutanterik gabe utzi ziren, eta autosoma hibridoak zituen klasea (22. taulako 9.a), berriz, mutante askorekin. Emaiza lehenengo esperimentuan ikusitakoaren kontrakoa izan zen: 9 klasearen maiztasuna 1 klasearena baino gehiago murriztu zen. F_1 hibrido emeak atzera B arrazakoekin gurutzatuz eginiko esperimentuetatik ateratako emaitzak bat datoz hipotesiarekin; atzerakako gurutzaketatik sortu diren eta B arrazaren kromosomak bakarrik daramatzaten banakoak bizi ala hil egingo dira, daramaten gene mutantearen arabera.

F_1 hibrido emeen kumeak bizigaitasuna galtzeak guraso-arrazak gero eta gehiago bakartzea dakar. Eme hibridoak erdiantzuak dira,

azken batean. Atzerakako gurutzaketan erabilitako guraso-arrazak zer anduitakoak diren, kumeen bizigaitasuna gehiago ala gutxiago murriztuko da; horixe hartu behar da kontuan. Bestela esanda, *Drosophila pseudoobscuraren* bi arrazetako populazioek bariazio hereditarioak dituzte ama-efektuak sortzen dituzten faktore genetikoetan. Bariazio horiexek ikusi ditu A. H. Sturtevant doktoreak toki geografiko ezberdinetatik eratorritako andui basatietan (argitaragabea).

Idazleak (argitaragabe) aurkitutako beste andui batzuek atzerakako gurutzaketatik sortutako kume guztiak suntsitzen dituzten gene mutanteak daramatzate. A arrazako bi anduiak oso bereziak dira; bata homozigotoa da sexuari lotutako «beaded», «yellow», «vermilion», «singed» eta «short» azpirakorreko (*bd y v sn s*), eta bestea ere bai «beaded», «miniature», «snapt» eta «sepia» (*by m sp se*) geneekiko. *bd y v sn s* anduia B arrazako andui basati batekin (Seattle-6) gurutzatu da, baita B arrazako beste andui batekin ere, sexuari lotutako «scutellar» genearekiko homozigoto den batekin, hain zuzen. Bietan egin dira $A \text{♀} \times B \text{♂}$ eta $B \text{♀} \times A \text{♂}$ gurutzaketa gurutzatuak, eta hainbat F_2 hibrido sortu ziren, bizigaitasun onekoak itxuraz. Baina, hala ere, eme hibridoak *bd y v sn s* eta *bd m sp se* arrekin atzera gurutzatzen badi-ra, ez da sortzen ondorengo heldurik. Esperimentuok eskala handian egin ziren; F_1 emeek arrautza asko jartzen dituzte, eta batzuetatik larba gazteak sortzen dira, baina horietatik bat ere ez da helduarora iristen. Amen osaera genetikoaren ondorioz, obuluak ez dira bizigaiak ar jakin batzuen espermatozoideek ernaltzen dituztenean. Ama horiexek beste andui batzuekin (A arrazako «Texas» anduiarekin, adibidez) gurutzatzen direnean, ordea, kume bizigaiak sortzen dituzte.

Horrenbestez, amaren aldeko aitona-amonen osaera genetikoak eta aitaren osaera genetikoak zehazten dute gurutzaketaren emaitza. Eme hibridoaren arrautzetatik kume ahulak sortzen dira, baina ahultasun hori handiagoa ala txikiagoa izango da obuluak ernaldu dituzten espermatozoideen arabera. Azterketa amaitu gabe dagoenez, ez dakigu nondik datozen *D. pseudoobscura* espeziearen anduien arteko ezberdintasunak, atzerakako gurutzaketetatik sortutako kumeetan ama-efektu kaltegarrien eragina zehazten duten horiek. Bada hipotesi bat, nahiz eta azterketa gehiago egin behar diren egiaztatzeko: andui horiek daramatzaten geneek eragiten dituzte ezberdintasun horiek. Hori frogatuz gero, pentsa daiteke nola gertatu den eboluzio-aldaketa:

bi espeziek sexu bateko hibridoa antzu eta beste sexukoa emankor sortzetik, sexu bietako hibridoak antzu sortzera pasatuko dira. *D. pseudoobscuraren* A arrazaren eta B arrazaren arteko gurutzaketek ar antzuak eta eme emankorrak sortzen dituzte F_1 belaunaldian. Alabaina, A arrazak *bd y v sn s* anduiak duen osaera genetikoa bereganatuko balu, eta B arrazak «Seattle-6» eta «scutellar» anduiena, F_1 hibrido emeak antzuak izango lirateke guraso-espeziearen A arrazarekin gurutzatutakoan. Ez dakigu oraindik hibridoak antzu bihurtzen dituzten ama-efektu horiek zenbateraino dauden hedatuta naturan.

X

ESPEZIEAK UNITATE NATURAL GISA

SAILKAPEN BIOLOGIKOA

Eboluzio-prozesuak aintzat hartu beharreko bi alderdi ditu; batetik, dibertsitatearen garapena, eta, bestetik, bizidunen munduaren jarraitutasunik eza. Jarraitutasun eza azpimarratzea komeni da, ez bi alderdi horien artean garrantzitsuena delako, baizik eta ez delako bestea bezain begien bistakoa, egoerari azaletik begiratzen dionarentzat, behintzat. I. kapituluaz azaldu ditugu jarraitutasun ezak fenomeno estatiko gisa dituen ezaugarriak. Orduan azaldutakoaren arteko ideiarik garrantzitsuena da edozein denbora-eskalatan bizi diren organismoetan hautemandako aldakuntzak ez duela probabilitate-banaketa bakarra, banaketa diskretuen multzo bat baizik. Are gehiago, aldakuntza hierarkikoa da, multzo diskretu txikiak multzo handiagoetan multzokaturik daudelako, eta horiek beste handiago batzuetan, etab. Jarraitutasun ezari eusten zaio kateen hierarkia osoan. Organismoen ezaugarri morfologikoen eta fisiologikoen aldakuntza ez-jarraitua esperientziak erakusten duen ebidentzia da, fenomeno objektibo bat, ez ikertzaileak naturan sortutako kontzeptu batzuen proiektzioa.

Organismoen sailkapen zientifikoa jarraitutasun ezan eta aldakuntzaren hierarkian oinarrituta dago, edo, zehatzago esatearren, aldakuntzaren ezaugarri horiek sailkapena egin ahal izateko erabili dira. Dena dela, gogoan izan behar da hori ez dela egin daitekeen sailkapen-mota bakarra. Liburutegi bateko liburuak irizpide askoren arabera sailkatu daitezke: edukia, egileen izena, argitalpen-urtea, tamaina, azalaren kolorea, etab. Zer komeni den, irizpide bat edo bestea aukeratzen da. Bada, printzipio hori bera aplikatu dakioke organismoen sailkapenari. Hala, Aristotelesek proposatu zuen animalia-sistema errefusatu zuen Pliniok, baina Aristotelesek proposatutakoa garai modernoetako sailkapenaren antzekoa da. Izan ere, bizilekuaren arabera sailkatu zituen animaliak: urtarrak, lehortarrak eta

airean bizi direnak. Beste irizpide asko erabil daitezke sailkapena egiteko; hala nola gizakiarentzat erabilgarri edo kaltegarri diren, klima batean edo bestean bizi diren, etab. Irrigarria badirudi ere, gaur egungo biologo batek, gutxienez, adierazi du —eta, itxuraz, serio adierazi, gainera— sailkapen «ekologikoa» gaur egun erabiltzen den sailkapen-mota baino hobea litzatekeela. Gaur egungo sailkapenaren pragmatismoa onartzen dute sistematista askok; hori kontuan hartuta, ez dirudi oso koherentea esatea sailkapen hori dela «naturala» den bakarra eta naturaltasun horri eutsi behar zaiola kosta ahala kosta, batzuek dioten bezala. Sistema natural bat eta erabilgarri bat ez dute zertan berdinak izan.

Gainera, sistema «naturala»ren kontzeptua ez da beti behar adina argitu. Organismo bat *Drosophila* generokoa dela esaten badigute, aurrean dezakegu haren gorputza segmentuz osatuta dagoela, trakearen laguntzaz arnas hartzen duela, hankarik gabeko larba duela, hegaletan zainak izango dituela ziur aski, zurdak toraxean, bizar adarkatua, garatzeko denbora gutxi behar duela, kromosoma-kopuru nahiko txikia duela eta abar. Plinioren sailkapenak edo horren antzeko beste batek ez litzuke organismo baten hainbeste ezaugarri definituko. Badirudi hori dela gure sistema Pliniorena baino naturalagoa dela esateko arrazoi bakarra. Organismo bat sistema natural ideal batean non kokatzen den jakinda, aukera izango genuke organismo horren deskribapen zehatza egitearren behar adina proposizio ondorioztatzeko. Horrenbestez, sailkatu beharreko materialean gertatzen den benetako jarraitutasun ezan oinarrituta dagoen eta multzo ez-jarraituen ordena hierarkikoari jarraitzen dion sistema da sistema natural idealetik gertuen dagoena. Horrelako sistema batean egindako subdibisio batek ahalik eta informazio-kantitatetik handiena ematen du ikasleek aurrez aurre dituzten aztergaiei buruz. Organismoak sailkatzeko sistema modernoak sistema ideala osatzeko erabil litezkeen printzipioak baliatzen ditu, baina, noski, gehiegi esatea litzateke biak —sistema modernoa eta ideala— taxu berekoak direla.

Bestalde, Darwinen eta haren jarraitzaileen garaiaz geroztik, organismoen jatorri komun hipotetikoan oinarritutako sailkapena eta «sailkapen naturala» sinonimoak dira biologian. Espezetan, generotan, klasetan edo filumetan taldekatutako forma guztiak arbaso bakar batetik edo oso antzeko arbasoak zituen talde batetik zetozela uste zen.

Horrenbestez, kategoria sistematikoen arteko banaketa-lerroak ez ziren egokitu, teoriar behintzat, aztertutako aldakuntzen jarraitutasun ezaren arabera, zuhaitz filogenetiko errealean edo ontzat emandakoen adarkatzearen arabera baizik. Hala ere, sailkapena batik bat dauden organismoen azterketa morfologikoan oinarrituta egiten jarraitu zuten, eta ez fosilen serie filogenetikoetan. Horrek eragiten dituen zailtasunak gaingintzeko hipotesi bat sortu da, organismoen arteko antzekotasuna haien jatorriaren funtzioa dela dioena. Bestela esanda, uste da sailkapena arazorik gabe oinarritu daitekeela gure denbora-escalan dauden organismoen egituren eta funtzioen ikerketetan, behar bezain sakonak badira filogeniaren irudia automatikoki lortuko baita. Teoria atsegin eta eroso horrek, ordea, datu paleontologiko batzuen enbata gogorra jasan du, eta datu horiek zalantzan jartzen dute antzekotasuna jatorriaren funtzioa dela beti dioen proposizioa. Izan ere, antzeko organismoak arbaso ezberdinetatik sor badaitezke —gutxitan gertatzen bada ere—, sailkapen filogenetikoak antzekoak ez diren formak elkartu beharko ditu batzuetan, eta, beste batzuetan, antzekoak bereizi. Horren ondorioz sortzen den sistema ez da izango —zati batzuetan, behintzat— naturala, lehen definitutako zentzuan, ez eta egokia ere helburu praktikokoetarako.

Zorionez, plazaratu berri dugun zailtasuna ez da erreala, abstraktua baizik. Kontua da teoria eboluzionistak sortu aurretik egiten zen organismo-sailkapena ez dela gehiegi aldatu —harrigarria badirudi ere— teoria horiek sortu ondoren, eta gertatu diren aldaketa horietan oso eragin txikia izan dutela froga paleontologikoen bidez argitu diren benetako erlazio filogenetikoek. Interpretazio filogenetikoa lehendik zegoen sailkapenari gainjarri zaio; hau da, interpretazio zaharra gaitzesteak ez du teoria berriaren inposizioa ekarri. Sailkapen modernoak Lineok finkatutako animalia- eta landare-subdibisioei eutsi die —salbuespen gutxi batzuk gorabehera—, haren garaitik forma piloa aurkitu diren arren. Forma berriak Lineok finkatutako taldeetan sartu dira edo talde berriak sortu dira haientzat. Ez da sailkapenean aldaketa sakonik egiteko beharra ikusi. Sistematista gehienek onartzen dute egoera hori, baina biologiako beste diziplina batzuetako ordezkariak askotan ez dute hori behar adina aintzat hartzen. Horren konnotazioak aztertzea komeni da. Izan ere, egoera horretatik atera daitekeen ondorio bakarra da une honetan erabiltzen den sailkapena ez dela arbitrarioa, gauzen egoera objektiboa islatzen duen sailkapen naturala baizik.

Gaizki-ulerturik ez gertatzeko, definitu behar da zer zentzutan esan daitekeen sailkapenak bere horretan irauten duela. Lineoren sistemak lau maila hierarkiko besterik ez zituen onartzen: espezieak, generoak, ordenak eta klaseak (behekoenetik zerrendatzen hasita). Handik gutxira, beste bi kategoria erantsi ziren: familia eta filuma. Gaur egun erabiltzen den kategoria-kopurua oso handia da: espezieak hainbat mailatako subespezietan eta arrazatan daude banatuta; eta generoa, subgenerotan eta sekziotan; gainera, tributan, familiatan, superfamiliatan, subordenatan, etab. taldekatzen dira. Adibidez, intsektuen artean, Lineoren genero gehienak familiatzat jotzen dira gaur egun, eta batzuk baita familia baino gorako kategoriatzat ere. Aldaketa horien artean, ordea, bada aldatu ez den zerbait: formen multzo jakin batek talde natural bat osatzen du, eta beste multzo edo talde batzuetatik bereizten da. Taldeei esleitutako maila askotan aldatu da, eta ikertzaileen artean iritzi kontrajarriak daude esleipen horien inguruan; taldeen mugei buruz, ordea, ez dago ia eztabaidarik. Talde bat genero, tribu, subfamilia edo familia izendatzeko ez dago irizpide garbirik; komenientziaren arabera egiten dute hori ikertzaileek, betiere muga jakin batzuk errespetatuz. Mundu organikoan dauden hainbat ordenatako jarraitutasun ezak hain dira handiak, non nahi adina kategoria sor baitaitezke haiek deskribatzeko, zuhaitz baten adarrak handi eta txiki gisa sailkatu daitezkeen bezala, edo, bestela, primario, sekundario, tertziario, etab. gisa. Hala ere, bada kategoria sistematiko bat, besteez ez bezala irmotasunez eutsi diena nomenklaturan izan diren aldaketa guztiei. Espezieen kategoria, hain zuzen. Ziur egoteko, Lineok deskribatu zituen espezie batzuk espezie bitan edo gehiagotan banatu dira; izan ere, maiz samar gertatzen dira horrelako espezie-banaketak. Hala ere, Lineoren espezie gehienak espezietzat jotzen dira oraindik ere, ez subgenero, genero edo beste nolabaiteko taldetzat. Animalia- eta landare-talde gehienek espezie-banaketa —talde zailtzat jotzen diren taldeena alde batera utzita— onartuta dago gaur egun, eta ez da, oro har, eztabaidagai. Ikerketa-tekniketan izan diren aurrerapenak gorabehera, eta bakoitzaren gustuen eta lehentasunen arabera gerta daitezkeen desadostasunak gorabehera, ikertzaile guztiak bat datoz espezietzat jo behar diren formen inguruan, eta arau unibertsal gisa onartzen dituzte. Bestalde, talde batzuk «zailak» dira, eta, horrelakoetan, iritzi-anabasa da nagusi, espezieen mugei buruzko eztabaidan. Talde «zail» horiekin gertatzen dena ikusita, norbaitek pentsa dezake —egia ez den arren—

espezieak unitate arbitrarioak direla, alegia ez direla gainerako kategori sistematikoak bezala sortzen. Izan ere, gaia ondo ezagutzen ez duten biologo batzuek akats horixe egin dute. Baina, egiazki, ez da kategoria arbitrariorik, baldin eta haren mugei bat eginarazten bazaie forma bizidunen multzo aldakorren jarraitutasunik ezarekin. Are gehiago, espezieen kategoria batek mugarik gabe erabiltzeko aukera mugatzen duten ezaugarri jakin batzuk ditu, eta, horri esker, bestekak baino baliotsuagoa da metodologikoki.

SAILKAPENAREN OINARRI GENETIKOA

Espezieak unitate natural gisa har daitezkeen eztabaidan ur sakonagoetan sartu aurretik, lagungarria izan daiteke eztabaida horren oinarri izan behar duten aurrekari batzuei buruz hitz egitea, labur bada ere. Azter dezagun, lehenik eta behin, alegiazko egoera bat: demagun bizidunen mundu bat dugula non gerta daitezkeen gene-konbinazio guztiak banako-kopuru berberetan agertzen baitira. Egoera horretan, ez litzateke egongo forma-talde diskreturik, ezta talde-hierarkiarik ere; izan ere, ondorio fenotipiko harrigarriak sortzen dituzten banako geneen diferentziak —esaterako, drosofilaren mutazio batzuk— jarraitutasun ezaren zantzu bakarrak izango lirateke. Horiek alde batera utzita, aldakortasuna *continuum* perfektua izango litzateke. Sailkapenik «naturalena» —ez, ordea, egin daitezkeen bakarra— sistema periodiko multidimentsionala litzateke, gen-mota adina dimentsio izango litzuzkeen sistema, hain zuzen.

Mundu organiko erreala, ordea, ez da irudikatu berri dugun hori bezalakoa. VI. eta VII. kapituluetan azaldu dugunez, gerta litezkeen gene-konbinazio guztien frakzio infinitesimal bat besterik ez da gertatzen banako bizidunen artean, edo hala izan da normalean. Wright-ek (1932) egin zuen kalkulu kontserbadorearen arabera, gerta litezkeen gene-konbinazioen kopurua 10^{1000} ingurukoa da; unibertso ikusgaian dagoen elektroikopurua, berriz, 10^{100} inguru dela kalkulatzen da. Gainera, dauden gene-konbinazioak ez daude, inola ere, gerta litezkeen konbinazio guztien artean ausaz sakabanatuta. Aitzitik, gene-konbinazioak trinkotasun-maila ezberdineko multzoetan multzokaturik daude, eta multzo bakoitza «tontor adaptatibo» bati edo gehiagori lotuta dago —Wright-en irudi sinbolikoa erabiltzearen—. Multzoak, beraz, gene-konbinazio antzeko samarren konplexuak dira, naturan

dauden inguruneetan bizirik irauteko moldatzen diren gene-konbinazioen konplexuak, hain zuzen. «Tontorren» artean dauden «ibar adaptatiboak» bat ez datozen gene-konbinazioei dagozkie (konbinazio horiek gehienak ia edo guztiz bideraezinak lirateke). Gene-konbinazio nahasiak munstroak sortuko lituzke, Enpedokles eta Lukrezioaren mito poetikoetan agertzen diren munstro primitiboen antzekoak.

Horrenbestez, mundu organikoaren aldakuntza ez-jarraitua ez da azaleko itxura soilik, baizik eta organismoen gametoen osaeran gertatzen den funtsezko jarraitutasun ezaren ondorio. Jarraitutasun eza eta enpirikoki behatutako aldakuntzaren izaera hierarkikoa material hereditarioen egitura partikulatuaren korolario gisa ikus daiteke, eta materia bizidunak ingurunearen mendeetako presioari ematen dion erantzun gisa. Arraza, espezie, genero edo beste era bateko multzo bakoitzak gene-konbinazioen multzo jakin bat du «tontor adaptatibo» bati edo ondoz ondoko tontor batzuei lotuta. Talde bat harekin lotuta daudenetatik bereizten bada, horrek esan nahi du nahitaez tontorren arteko ibarrean dauden gene-konbinazioak oso gutxitan gertatuko direla (edo inoiz ez). Taldeen ordezkariak ausaz gurutzatuko balira, oso gutxitan (edo inoiz ez) gertatzen diren konbinazioak gertatuko lirateke —behar beste banako izanez gero—, ausazko gurutzatzea hasi eta handik belaunaldi gutxira. Horren ondorioz, taldeen banaketa hautsi egingo litzateke eta aldakortasun jarraitua sortuko litzateke eremuaren zati batean. Organismo guztiak inolako mugarik gabe gurutzatuko balira, lehen azaldutako *continuum* perfektua gertatuko litzateke.

Beraz, nahitaez atera beharreko ondorioa da talde diskretuen ordezkarien ausazko gurutzatzea galarazita eutsi egiten zaiola naturan dagoen aldakuntza ez-jarraituari —banako geneen diferentzietan oinarritutako aldakuntza alde batera utzita—. Ondorio hori, noski, edozein mailatako talde diskretuei aplikatu dakieke, espezieen arraza txikienetik klase eta filumetaraino. Horrenbestez, bakartze-mekanismoak gartztea nahitaezko baldintza da eboluzio-bidean dauden forma-talde diskretuak sortzeko.

Aipatu berri dugun ondorio hori ez du kolokan jartzen taldeen arteko bakartzea erabatekoa edo neurri batekoa soilik izan daitekeela jakiteak. Inoiz gerta daitekeen gene-trukearen ondorioz —betiere ausazko gurutzatzearen maiztasunari eragin gabe— tarteko forma batzuk sor daitezke, baina taldeen arteko diferentziak guztiz aldatu gabe.

Oro har, bakartze-maila proportzionala da prozesuak ukitzen duen taldearen urruntasunarekiko, nahiz eta ezin den fenomeno horren inguruko arau zurrunik eman. Segurutzat jotzen da filum, klase eta ordena ezberdinetako ordezkariak ez direla gurutzatzen. Familien arteko gurutzatzeak ere, ziur aski, ez dira inoiz gertatzen eta generoen artekoak ere oso gutxitan. Espezieen arteko gurutzatzeak, berriz, hainbat aldiz erregistratu dira.

ESPEZIEAK, SEXU BIDEZ UGALTZEN DIREN ORGANISMOETAN

Darwinen aurreko garaian, espezieak erraz samar bereizten ziren, baina oso zaila egiten zitzaien kategoria altuagoetan multzokatzzea edo maila beheagokoetan banantzea. Horrek, hala ere, ez zien azalpen-arazorik sortzen. Garai hartako teorien arabera, espezie bat sormen-ekintza bereizi baten ondorioz sortu bazen, oinarritzko sailkapen-unitatetzat hartu behar zen; hala, ikertzailearen lana zen oinarritzko entitateak eta haiekin lotutako bigarren mailako taldeak eta subdibisioak bereiztea. Egoera, ordea, guztiz aldatu zen eboluzioaren teoriarekin. Izan ere, apurkako bereizketa filogenetikoaren prozesuko bereizketa-mailak bakarrik dira, gaur egun, arraza, espezie, genero, familia eta antzeko kontzeptuak. Hala ere, organismo-talde jakin batzuek espezieetan sailkatzeko zailtasunak gorabehera, biologoek oraindik ere uste dute espezieak gainerako kategoria guztiak baino entitate behin betikoagoak direla, horren arrazoia garbi ez egon arren. W. Bateson-ek aski zehatz adierazi zuen uste lauso hori: «Espezieak zehatz-mehatz definitu ezin ditugun arren, barianteek ez dituzten propietateak dituzte, eta bi kategoria horien arteko bereizketa ez da maila kontua soilik.»

Saio asko egin izan dira espezie bereiziaz arraza-maila bakarrik lortu duten taldeetatik bereiziko dituzten metodoak asmatzeko. Espezieen artean gradurik ez dela baina arrazen artean gradurik badela baieztatu izan da maiz. Baina, kasu batzuetan, espezie oso ezberdinen artean gradu batzuk egon daitezke eta gradu horietan bainako berezi batzuk gertatu; halaber, badira gene mendeldar bakar batek sortutako eta, hortaz, elkarren artean hertsiki lotutako arraza eta aldakuntza diskretuak ere. Intsektuei dagokienean, genitaletaiko diferentziak hartu izan dira espezieak bereizteko irizpidetzat, bai-

na gerta liteke diferentzia horiek arrazen artean agertzea eta ez espezieen artean (ikus VIII. kapitulua). Espezieen arteko banaketa geografikoa gainjarri egiten da maiz, ez, ordea, arrazen artekoa, nahiz eta arau horrek ere salbuespen ugari dituen. Biologo esperimentalek beste ikuspegi bati heldu diote espezieen arteko irizpideak bilatzeko. Hibridoen antzutasuna espezieen arteko gurutzatze-kasuetan soilik gertatzen dela uste izan da maiz. Horren haritik, definizio hau eman zuen Standfuss-ek (1896): «Gurutzatzen direnean ondorengo bizigairik eta ugalkorrik sortzerik ez duten banako taldeak dira espezieak.» Alabaina, itxuraz «onak» diren espezieen arteko hibrido batzuk ugalkorrak direla dirudi. Eklektizismoa nahiago duten autoreen ustean, orain arte aipatutako irizpide bakar bat ere ez da nahiko, bakarka hartuz gero, fenomenoaz azaltzeko; irizpide horiek konbinatuz, ordea, emaitza hobeak lor litezke. Azkenaldian, zientzialari gehienek onartzen dute —batzuek, hala ere, gogo txarrez— guztiz alferrikakoa dela espezieak bereizteko irizpide unibertsal baliagarri bat bilatzea. Iritzien anabasa kontuan hartuta, espezieen definizio hau proposatu du aldarte oneko sistematista batek: «espeziea da sistematista aditu batek espezieztat jotzen duena.»

Ez da zaila ulertzen egoera harrigarri horren arrazoia; alegia, ustez oinarritzko unitate biologiko dena —espeziea— definitzeko porrotaren arrazoia. Orain arte aipatutako saio guztiak guztiz ezinezkoa den zeregin bat betetzen saiatu dira, hau da, bi forma konplexu jakin espezie bereziak diren edo espezie bakar bateko arrazak diren edozein unetan erabakitzeak aukera emango duen definizioa bilatzea. Zeregin hori egingarria litzateke baldin eta espezieak sormen-ekintza bereziak balira edo espezieak bat-bateko aldaketa katastrofiko baten ondorioz —mutazio-pauso bakar baten ondorioz, kasurako— bereiziko balira bala bata bestetik. Lehen aipatu ditugun aukeren arteko lehenak, hala ere, ez du jarraitzaile askorik zientzia modernoan. Bigarrena, berriz, badirudi organismo-talde batzuetan baino ez dela betetzen, goi-mailako landare jakin batzuetan batik bat (ikus VII. kapituluan, espezieak aloploidiaz sortzea). Espezieen sorrera azaltzen duen metodo orokorrak —ustez organismo-talde guztietan ikus daitekeena eta talde batzuetan, gainera, metodo bakar gisa— defendatzen du espezieak sortzen direla aldaketa genetikoak (gene-mutazioak eta kromosomen berregituraketak) pilatuz gertatzen den prozesu geldoaren bidez. Premisa hori onartuz gero, esan

beharko da naturan gerta daitekeela bi arraza edo gehiago nabarmen bereiztea, baina ez espezie-maila hartzeraino. Horrelakoetan, sistematista batek hartzen duen erabakia arbitrarioa izango da beti, ezinbestean.

Alabaina, zailtasun horiek guztiak gorabehera, biologoek espezieen izaera ikertzen jarraitu behar dute, betiere kontuan hartuta hasiera-hasieratik saio horien emaitza ezin dela espezieak bereizteko estandar zurrin bat izan. Horren inguruko saio interesgarria egin zuen Lotsy-k (1931). Guk lehen formulatu ditugun premisen antzekoak erabilita —alegia, organismo-talde diskretuak egoteak auresuposatzen duela talde horien kideen artean ez dela ausazko gurutzaketarik gertatzen—, Lotsyk ondorioztatzen du kategoria sistematikoen arteko oinarritzko unitatea «singameona» dela, hau da, espeziearen baliokidea haren ustez. «Elkarren artean gurutzatu ohi diren banakoen taldea» da singameona.

Lotsyk espezie kontzeptua argitzeko egindako saioa egokia dirudi, hasieran behintzat. Alabaina, ezin da hark esan zuena itsu-itsuan onartu, ez baitzuen aintzat hartu oso zabaldua dagoen ia edozein espezie ziur aski gutxi-asko bakartuta egongo diren kolonia ugaritan sakabanatuta egongo dela. Kolonia horiek dira, eta ez espeziak oso-tasunean hartuta, «elkarren artean gurutzatu ohi diren oinarritzko taldeak». Ez da gurutzatzea bera nabarmendu behar dena, gurutzatzea eragozten duten arrazoiak baizik. Lehen ikusi dugu (VIII. kapituluan) bakartze-mekanismoak zehatz samar bereiz daitezkeen bi klasetan bana daitezkeela: bakartze-mekanismo geografikoak eta fisiologikoak. Bakartzeari dagokionez (hau da, populazioen artean gene-trukerik ez gertatzeari dagokionez), banatze geografikoa fisiologikoa bezain eraginkorra izan daiteke. Luze eta zabal azaldu dugu lehen bakartze geografikoak nolako zeregina duen aldakortasun genetikoaren moldakuntzan, bai arraza-konplexuetan, bai espezie-konplexuetan. Hala ere, begien bistakoa da bakartze geografikoa eraginkorra dela irauten duen bitartean, baina ez bestela. Bestela esanda, organismo-talde izaera diskretua bakartze geografikoaren bidez soilik zainduko balitz, leku bakoitzean bizidun-mota bakar bat, eta hura bakarrik, biziko litzateke. Izan ere, lehen diskretu ziren bi talde, haien banaketa-eremuak zabaldu nahian, lurraldearen tokiren batean elkartuko balira, berehala hasiko lirateke geneak trukatzeko. Eta talde bat, pixkanaka, beste talde

baten lurraldean infiltratuko balitz, bi talde horiek azkenean bat egingo lukete. Garbi dago egoera horretan izugarri mugatuko liratekeela eboluzio-prozesuaren aukerak.

Errealitatean, ordea, organismo-talde diskretuak batera bizi dira lurralde berean haien izaera diskretua galdu gabe, haien arteko gurutzatzea eragotzi egiten baita, dela bakartze-mekanismo fisiologiko batez, dela mekanismo gehiagoren konbinazio batez. Bakartze fisiologikoaren garapenak berekin dakar jarraitutasunik eza organikoa behin betiko edo behin-behinean finkatzea. Hala ere, garrantzi handia du finkapena eboluzio-prozesuaren zer fasetan gertatzen den jakitea; izan ere, organismo-talde bat fase horretara iristen denean espezie-bereizketa gertatuko baita. Hori dela eta, liburu honen egi-leak (Dobzhansky 1935e) proposatu zuen espezieak eboluzio-prozesuaren fasetzat hartzea, hau da, une batean benetan edo hipotesi gisa elkarrekin gurutza daitezkeen formen multzo bat bi multzo bereizi edo gehiago (elkarrekin fisiologikoki ezin gurutza daitezkeenak) bihurtzen den fasea.

Eman berri dugun espezie terminoaren definizio hori ez dator bat orain arte proposatutakoekin, horiek ez bezala espezie kontzeptuaren izaera dinamikoa azpimarratzen baitu hark. Espeziea prozesu baten fasea da, ez unitate estatikoa. Diferentzia hori garrantzitsua da, baztertu egiten baititu definizio estatikoei berekin dakartzaten zailtasun logikoak. Aldi berean, gure definizioak ezin die sistematistei irizpide finko bat eman, hots, egoera edozein delarik bi forma-talde edo gehiago espezie izatera iritsi diren edo ez erabakitze balioko dien irizpidea. Eragozpen hori saihestezina da. Biziazen eredu aldakorak kontzeptu abstraktu eta estatiko gisa deskribatu behar dituzte nahitaez sistematistek. Sistematistaren lana, lehenik eta behin, lan praktikoa da, sailkatu eta sistematizatu egin behar duelako. Argi eta garbi azaltzeaz gero, espeziaren bakoitzari etiketa bereizgarri bat jartzea da sistematistaren nahia. Gure denbora-eskalan arrazen eta espezieen arteko trantsizioan dauden formak aztertzea interesgarria da, baina, aldi berean, oztopo ere badira lan praktikorako. Hala ere, sistematistek intuizioz ikusi dute espezieak unitate naturalak direla. Horrenbestez, sistematistentzat ere baliagarria izan daiteke definizio dinamikoa, ikuspegi analitikoaren ordez intuizioan oinarritutako ikuspegi azaltzen zailago bat erabiltzen badu.

Zalantzarik gabe, eboluzioaren faseren batean, bakartze-mekanismo fisiologikoak garatuko dira, eta jarraitutasun eza genetikoa finkatuko da. Horrenbestez, ez da dudarik espezie kontzeptuaren gure definizioak naturan oso garrantzitsua den fenomeno bati egiten diola erreferentzia. Fenomeno horri ezin bazaio «espezie» izena eman, beste izen bat eman beharko zaio eta, beraz, beste terminoren bat asmatu. Une honetara iritsita, egokia da galdetzea horrela definitutako espezie kontzeptua zenbateraino datorren bat biologia deskribatzaileak duela ia bi mende finkatu zuen espezie kontzeptuaren definizioarekin. Zorionez, froga ugari dago bi kontzeptuak bata bestetik urrun samar daudela baieztatzeko. Sistemastek espezieak bereizteko orduan aztergai diren formen gurutzatzeko gaitasunari buruz informaziorik ez duten arren, salbuespen gutxi batzuk alde batera utzita, haiek erabilitako irizpideak egokiak dira zeharkako frogak lortzeko. Irizpide horietako batzuk azalduko ditugu, orain.

Espezie bereiziek aldakortasun-ziklo ezberdinak dituzte karaktere morfologiko eta fisiologikoetan. Karaktere batzuetan, aldakuntzak ez dira gainjartzen, eta, beraz, hiatoa sortzen da. Aldakuntzek, batik bat «eredu» formaren eremu geografiko berean bizi direnek, karaktere bakarreko aldea izaten dute gehienetan —eta, hala ere, alde harrigarria izan daiteke—. Arraza eta, bereziki, espezie geografikoek ezaugarri multzo ezberdinak izaten dituzte, eta alde horiek batzuetan txikiagoak dira aldakuntzen artean begien bistaz ikusten direnak baino. Teorikoki espero zitekeen bezala, —eta praktikan ere egia dela frogatu da orain arte aztertutako kasu bakanetan— arraza eta espezie geografikoen arteko aldeak hainbat geneen arteko kooperazioetatik gertatzen dira. Aldakuntza ez-geografikoen arteko aldeak, ostera, gene bakarrean gertatzen dira maizago.

Beraz, gene-konplexuak ezberdinak dituzten forma diskretuak egon daitezke, baina horrek esan nahi luke ezin direla gurutzatu elkarrekin. Kontrakoa gertatzen da aldaera ez-geografikoetan, haien arteko aldea ez baita elkarrekin gurutzatzeetatik murrizten.

Sistemata batzuen aburuz, espezieak bereizteko irizpide geografikoa oso erabakigarria da, ezaugarri morfologikoetan eta fisiologikoetan hiatoa egotea bezainbeste (Semenov-Tian-Shansky, 1910). Arrazen (azpiespezieen) banaketa geografikoak ez dira gainjartzen normalean. Banaketa jarraitua duten espezieetan, arrazek bat

egin dezakete batak bestearekin, pixkanaka, ia oharkabeen (Rensch, 1929); bestela, arrazak oso mugatuta egon daitezke, oztopo handien bidez; tarteko egoerak ere badaude, hau da, lurraldearen zati estu batean arrazak harremanetan jarrita eta tarteko mailak osatzen dituztela. Bestalde, espezieen banaketa geografikoak askotan gainjartzen dira, baina bi espezie edo gehiago bizi diren lurraldean ez da hibridorik edo tartekorik sortzen. Baliteke, halaber, espezie baten eremua beste baten barruan egonda ere, bi espezieak erabat bereizita jarraitzea. Bakartze-mekanismo fisiologikoei esker eusten diote banaketa gainjarririk dituzten espezieek beren arteko aldeei; horixe da eman daitekeen azalpen bakarra.

Erlazio estuko bi espezie edo gehiago bizi diren lurraldeetan espezieen arteko hibridoak eratzen direnean, egoera oso interesgarriak sortzen dira, salbuespenezkoak. Salbuespen horiek araua frogatzen dute, zinez. Adibidez, *Cepaea nemoralis* eta *C. hortensis* barraskilo-espezieen banaketak gainjarrita daude Frantzian. Bien arteko hibrido bakan batzuk ikusi dira leku askotan, baina erdiantzuak dira eta inon ez dira aparteko andui gisa finkatu eta guraso-espezieekin lehiatu (Boettger, 1922). *Viviparus ater* eta *V. pyramidalis* uretako barraskiloek populazio hibridoa osatzen dute Gardako lakuan; bi espezieek bakar batean bat egiten dute laku horretan edo leku horretako zati batean (Franz, 1928).

Badirudi landareetan halako adibide gehiago dagoela animalietan baino; egia da, ordea, botanikariek zoologoek baino arreta handiagoa jarri dutela arazo horretan, eta horrexegatik izango da. Du Rietz-ek hainbat genero eta familiatako adibideak eman ditu (1930). Hibridoak noizbehinkako gertaera gisa ager daitezke, espezieen arteko mugak zertxobait iluntzeko moduan. Gainera, bi espezieak elkartzen diren lurraldea «talde hibrido» beteta egon daiteke, eta baliteke bi espezieen geneak birkonbinatuz sortu ziren tarteko andui eta andui «berri» pila horretan guraso-espezieak ia galduta egotea. Esperimentu-tuetako espezieen arteko hibridoek F_2 belaunaldian eta hurrengoetan lortutako segregazio konplexuetako bat ekartzen dute gogora «talde hibridoek» (ikus III. kapitulua). Groenlandian bizi den zume-populazioa hainbat espezieen arteko hibridoek osatzen omen dute, eta ustezko gurasoak noizbehinka agertzen omen dira, edo inoiz ez. Egoera hori ohiz kanpokoa da, baita landareen artean ere. Beraz, badirudi ez dago-

ela hibridoak direla esateko arrazoirik; beharbada, populazio primitibo oso aldakor bat da, gene-konbinazio jakin batzuk ezabatuz aparteko espezieak sortu dituen. Batzuetan, gehienbat gizakiaren jarduerak aldatutako lekuetan ikusi dira espezieen arteko hibridoak (Wiegand, 1935). Espezie horiek bereizita (bakartze ekologikoa, ziur asko) eduki dituzten bakartze-mekanismo fisiologikoak desegokiak direla ikusi da faktore berriak sartu eta egoera aldatu denean. Erabateko bakartze fisiologikorik garatzen ez den bitartean, eboluzio-prozesua itzulgarria da neurri batean: talde diskretu izandakoek bat egin dezakete bakar batean. Animalia batzuetan arraza-zirkulu oso interesgarriak deskribatu dituzte (ikus Meise, 1936), eta horiek ere aintzat hartu behar dira. Itxuraz oso ezberdinak diren bi espezie lurralde berean bizi daitezke tarteko formarik eman gabe, eta, hala ere, elkarri lotuta egon daitezke beste leku batzuetan bizi diren beste arraza batzuen eta ia konturatu gabe bata bestean eraldatuz eta segidaren muturretako kideetan transformatuz doazen beste arraza batzuen bidez. Halako egoerak paradoxikoak dira espezie dinamikoaren kontzeptua barneratu ezean: muturreko formek bakartze-mekanismo fisiologikoak garatu dituzte eta, ondorioz, elkarrengandik bereizita egongo dira, eta, hala ere, bakoitza bere alde-tik ez dago elkartzen dituzten forma jakin batzuetatik bakartuta. Halako arraza-zirkuluei buruzko lan esperimentalak espezieak eratzeo mekanismoak ulertzeko informazio baliagarri asko eman dezake.

Ondorio gisa esan dezakegu espezieen banaketa eboluzio-prozesuaren maila bat bada —bakartze-mekanismo fisiologikoak garatzen diren maila, hain zuzen—, hala definitutako espezieak eta sistematistek definitutakoak bat etorriko direla gehienetan. Bat ez etortzeak ohiz kanpoko taldeetan bakarrik gertatuko dira, hau da, bakartze-mekanismo fisiologikoak agertu arren ageriko ezaugarri morfologikoak aldatu ez dituzten taldeetan. Era horretako «espezie biologikoak» edo «arraza biologikoak» oso ezagunak dira, intsektuetan batez ere (ikus Thorpe, 1930); intsektuetan halakoak bereizteak balio praktiko handia du, gainera (intsektu-izurriteak). *Drosophila pseudoobscura* espeziearen «A arraza» eta «B arraza» adibideak behin eta berriz aipatu ditugu liburu honetan. «Arraza» horiek banaketa geografiko ezberdinak dituzte, baina, hala ere, asko gainjarri egiten dira naturan hibridoak eratu gabe; lehentasun ekologikoak ezberdinak dituzte nolabait; sexu-bakartze nabarmena ikusten da, osatugabea bada ere; F_1 hibrido arrak guztiz antzuak dira; atzerakako gurutzaketatik sortutako kumeek bizi-

gaitasun eskasagoa dute. Hala eta guztiz ere, ez dago «arrazak» morfologikoki bereizterik, eta horrexegatik ezin dira espezie bereizitzat sailkatu. «Espezie biologiko» eta «arraza biologiko» terminoak ez dira oso egokiak, irudi okerra ematen baitute, espezieak bereizteko irizpide morfologikoen eta biologikoen artean funtsezko aldea egongo balitz bezala. Beharbada, ez dago desagertutako eta babestutako espeziemenen artean espezieak zehazterik, baina sistematista batzuek ez dute aukera hori onartu nahi, horretan oinarritutako sailkapena ez bailitzake onargarria izango. Gai horretaz eztabaidatu beharrik ez dago, zera bakarrik nabarmendu nahi baitugu: ea katalogo ondo ordenatu baten zeregina betetzen duen sailkapen bat aski den ala ez.

«ESPEZIEAK», ORGANISMO ASEXUALETAN

Goiko eztabaida horretan aintzat hartu dugu organismoak elkar ernalduz ugaltzen direla, bi banakoren gametoak elkartuz, alegia. Esan dezakegu elkarrekin gurutzatu ohi diren banakoen komunitateak (kolonia, arraza, espeziea) genotipo kolektiboa duela. Komunitatea osatzen duten banakoetan dauden geneak birkonbinatu egiten dira belaunaldi oro; edozein gene-konbinazio ager daiteke noizean behin, baina, segur aski, banako batean dagoen gene-multzo bat ez da hurrengo ondorengoetan agertuko, eta batzuetan ezta urrunekoetan ere. Bi genetean edo gehiagotan ezberdintzen diren gene-konstelazioak finkatu egin daitezke baina bakartze-mekanismoen laguntzaz bakarrik, hots, ugaltze-komunitate integratua zena bi zati bereizitan edo gehiagotan bananduz. Kontuan hartu behar da, halere, landare batzuek —*Oenothera* da ezagunena— mekanismo genetiko aparta garatu dutela, eta, horri esker, gene-konbinazio diskretuak batera egon daitezkeela, populazio berean ez ezik, banako berean ere bai. Landareotan, gene bakar bat izango balitz bezalaxe heredatzen da gene-konbinazioa. Dena den, bizidunen munduan salbuespentzat hartu behar da egoera hori.

Ernalketa gurutzatua ugalketa-metodo ohikoena da, baina ez bakarra. Organismo batzuk sexurik gabe ugaltzen dira, hozi-zelula espezializaturik eratu gabe: erdibitze soilez, gemazioz, kimu arrotzen bidez, etab. Beste batzuek badituzte hozi-zelula espezializatuak, baina obuluak ernaldu gabe garatzen dira (partenogenesia, apomixia). Beste batzuek, berriz, prozesu sexuala egiten dute, eta belaunaldi

bakoitzean bi gameto elkartzen dira, baina gameto biak banako bere-tik datoz (autoernalketa). Ugalketa asexualak ageriko ondorio gene-tiko bat du: mutaziorik gertatu ezean, banako baten ondorengo guz-tiek arbasoaren genotipo berdina dute. Antzeko genetika duten banakoen klonak sortzen dira hala, eta klon bat besteetatik ugaltze-ko moduan bakarrik egongo da bakartuta. Autoernalketak ugalketa asexualak dakarren egoera berera garamatza azkenerako. Banako heterozigotoekin hasita, populazioaren homozigoto-proporzioa han-dituz joango da belaunaldiz belaunaldi, populazioa biotipo bereizi-etan banatzen den arte (lerro garbiak). Mutaziorik gertatzen ez bada, homozigoto baten ondorengoak homogeneoak izango dira genetika aldetik, eta arbasoen antzekoak.

Organismo batzuetan, ugalketa asexuala eta sexuala txandakatu egiten dira nahiko modu erregularrean. Landare gehienetan, zelente-ratuetan, errotiferoetan, kladozeroetan eta intsektu batzuetan gerta-zen da hori. Era berean, organismo batzuek bi eratara izan ditzakete kumeak, autoernalketaren bidez nahiz ernalketa gurutzatuaren bidez (landare askok eta molusku hermafrodita batzuek). Ernalketa gurutza-tua oso gutxitan gertatzen ez bada behintzat, espezie horiek gurutzake-ta gurutzatua egiten dutenen antzekoak dira genetika aldetik. Genotipo berdina daramaten banako asko segidako belaunaldi askotan errepika daitezke, baina, bihar edo etzi, ernalketa gurutzatua egingo dute, eta, ondorioz, geneak birkonbinatu eta genotipo berri pila agertuko dira. Belaunaldi asexuala, genotipo jakin batzuk daramatzaten banakoak hautatu edo ezabatu beharrean, klonak hautatzen dira, baina, sexu bi-dezko ugalketa berriro iristen denean, klonen genotipoak nahasi egin-go dira eta populazioak genotipo bakarra izango du atzera.

Beste organismo-talde batzuetan, ugalketa asexuala edo autoer-nalketa ez da hautazkoa, nahitaezkoa baizik. Agian, oso forma primi-tiboek —bakterioek eta behe-mailako onddo batzuek, kasurako—ez dute beren historia filogenetikoan inoiz prozesu sexualik izan. Beste batzuek gerora galduko dute nonbait sexu bidezko ugalketa, hurbileko ahaideak sexu bidez ugaltzen baitira. Eboluzio-prozesuaren mekanis-mo genetikoak ernalketa gurutzatua egiten duten formetan ikusitakoen oso ezberdinak izango dira. Weismann-ez geroztik idazle askok nabar-mendu duten eran, anfimixiaren ondorio genetiko garrantzitsuena da gene-konbinazio ugari sortzea, eta, beraz, bariazio hereditarioaren es-

parrua handitzea. Banakako geneetan ez ezik, gene-sistemetan ere eragiten ditu aldaketak eboluzio-prozesuak. Espezieak eta arrazak gene askoko konplexuetan ezberdintzen direnez, arrazak eta espezieak nola eratzen diren behar bezala azaldu nahi bada, ez da aski gene-aldaketak nola gertatzen diren deskribatzea; «muturreko» espezifikoak sortzeko nola konbinatzen diren ere deskribatu behar da. Ingurumen jakin batean eramailearen bizigaitasuna ahultzen duen gene bat baliteke onuragarri bihurtzea beste gene batzuekin konbinatzean; eta alderantzizkoa ere gerta daiteke. Klon edo lerro garbi bat besteengandik bakartuta dagoenez beti, geneak trukatzea —gene-konbinazio onuragarriena zein den ausaz edo probatuz aurkitzeko— ezinezkoa da beren buruarekin edo sexurik gabe nahitaez ugaltu behar duten organismoetan.

Klon edo lerro garbi batean aldaketa genetikoa gertatzeko modu bakarra da gene-mutazioa edo aldaketa kromosomikoa. Klon edo lerro garbi berri eta aldatua azaleratzen da hala. Mutazioaren efektuak onuragarriak badira, klon berria arrakastaz lehiatuko da, eta, azkenerako, baliteke lehengoa ordeztzea; bestela, hautespen naturalak deuseztatuko du. Gene-konbinazio onuragarriak sortzea ikaragarri zaila da, ordea, ondorengoan lerro berean zenbait mutaziok gertatu behar dute eta.

Mutazio bakoitza bere aldetik onuragarria bada, azkenerako xedea lortuko da denbora asko galduta bada ere; bestela, baliteke eboluzio-aldaketa izan daitekeen hori inoiz ez da gertatzea. Argudio horiek urrunegi doazela jabetu gara, nahitaez asexualki edo beren burua ernalduz ugaltzen diren organismoak egon badaudelako, eta batzuetan ondo moldatzen direlako bizitzeko borrokan. Paradoxa horrek erantzuna izan dezake; apomixia-prozesuaren abantailak baztertu ostean, forma horiek beste abantaila batzuk, neurri batean konpentsatzaileak, berenganatu dituzte. Ernalketa gurutzatuaren kasuan, noizbait sortutako gene-konbinazio onuragarri hura behartuta dago gainerakoekin behin eta berriz gurutzatzera. Bakartzerik gertatzen ez bada, birkonbinazio mendeldarraren mekanismoa oso eraginkorra da bai gene-konbinazioak deuseztatzen, bai eratzen. Gene-konbinazio onuragarri bat behin baino gehiagotan sortuko da seguru asko, naturan finkatuta gelditu aurretik. Sexurik gabe edo beren buruarekin ugaltzen diren formetan, edozein gene-konbinazio berehala finkatzen da eta gainerakoetatik bakartzen, eta prest jartzen da hautespen naturalaren proba pasatzeko. Gainera, sistema genetiko batzuk oso ezegonkorak dira

ernalketa gurutzatua gertatzen denean, baina, halakorik gabe, bere horretan jarraitu dezakete betiko. Era horretakoak dira autoploidia eta egoera kromosomiko ezegonkor batzuk, hala nola kromosoma-sorten kopuru bakoitia izatea (triploidia, pentaploidia, etab.), kromosoma gehigarriak izatea eta kromosoma-pare batean bikotekide bat faltan izatea (trisomikoak, monosomikoak, aneuploidia). Egoera horiek guztiak askoz gehiagotan ikusi dira landare asexual eta apogamikoetan ernalketa gurutzatukoetan baino (Rosenberg, 1930; Darlington, 1932a). Era horretako animalia-taldeak ez dira aztertu haiei buruzko adierazpen orokorrak egiteko beste.

Nahitaezko ugalketa asexualak eta autoernalketak eboluzio-ereduak aldarazten dituzte; organismo horietan espezieen kategoria zehatzik ez egoteak argi uzten du hori. Ez da harritzekoa, beraz, batez ere ugaltzeko modu bakarra edo nagusia ugalketa asexuala edo autoernalketa duten formak bereziki «zailtzat» jotzea espezieak zedarritzeko garaian. Talde «zail» horien adibide ohikoenak *Hieracium* eta *Rubus* landare-generoak dira. Genero horietan espezie bat zer den galdetutakoan, oso iritzi ezberdinak dituzte adituek, eta, beraz, formakomplexu bat, agian, espezie-izen bakar baten barruan sartuko du iker-tzaile batek, eta «espezie» askotan banatu beste batek. Crow-k (1924) zianofizeoei buruz (algak) eginiko lanean nabarmentzen duenez, sexurik gabe ugaltzen den talde horretan «erlazio estuko espezieen arteko ezberdintasunek gutxitan erakusten dute beste organismo askotan nabarmena den jarraitutasunik eza», eta «espezieen arteko trantsizio-banakoak ohikoegiak dira zianofizeoetan». Klonak *Bacterium colt*, *B. typhi* eta *B. enteridis* espezieetan azpibanatzea gustu kontua da, guztiak espezie bakarrekotzat ere har baitaitezke (Baur, 1930). Gauza bera gertatzen da *Cladonia* liken-generoan, espezieak argi bereiztea ezinezkoa baita (baina, hala ere, hainbat eta hainbat deskribatu dira). Alabaina, «*crux et scandalum botanicorum*» sortzen duten genero horiek sexurik gabe ugaltzen diren formetan daudela dio Baur-ek, ondo esan ere.

Egin berri ditugun adierazpenetatik ez da ondorioztatu behar sexurik gabe ugaltzen diren taldeetan bariazioa erabat jarraitua denik. Kontrakoa gertatzen da; argi samar —gutxi asko— bereizitako biotipo asko daude, konstanteak dira eta beren gisako banakoak sortzen dituzte ugaldutakoan. Biotipo konstante horiei oinarritzko espezie esaten

zaie batzuetan, baina ernalketa gurutzatuko formetan ez dira espezie izeneko talde integratuetan sartzen. «Oinarritzko espezie» terminoa okerra da hortaz, eta baztertu egin behar litzateke. Dauden biotipoek ez dituzte gerta daitezkeen gene-konbinazio guztiak hartzen. Ernalketa gurutzatuko organismoetan bezalaxe, sexurik gabe ugaltzen diren «tontor adaptatibo» batzuen inguruan multzokatzen dira biotipoak, eta «ibar adaptatiboak», berriz, ia hutsik gelditzen dira. Gainera, multzoak ordena hierarkikoan antolatuta daude, forma sexualetan egon ohi diren antzera. Multzo horietako batzuk espezie izendatuko dituzte, beste batzuk azpigenero, beste zenbait genero eta abar. Komeni denaren arabera erabakitzen da, ordea, multzo jakin bati zein kategoria eman, eta, beraz, erabaki erabat arbitrarioa da alde horretatik. Bestela esanda, asexualki eta beren burua ernalduz nahitaez ugaltu behar duten organismoek ez dute espezie-kategoriarik, ez behintzat gainerako kategoriekin alderatuz finkatuta dagoenik eta arbitrariotasun gutxi duenik. Espezieak bereizteko irizpide guztiak (ikus lehenago) balio-gabeak dira forma horietan.

Nomenklatura-sistema binomiala izaki bizidun guztietan erabiltzen da mundu osoan, eta, hark behartuta, organismo sexualen nahiz asexualen «espezieak» deskribatu behar izaten dituzte sistematistek. Ohitura horrek erro sendoak bota ditu bi mendetan, eta, ondorioz, gogor egingo da edozein erreforma sakonen kontra. Dena dela, sistematistek berek ondorioztatu dute espezie sexualak eta «espezie asexualak» bereizi egin behar direla (Du Rietz, 1930). Idazlearen iritziz, metodo horretatik irabazten irteten den bakarra «espezie» hitza da. Bi «espezie» moten artean funtsezko bereizketa egiten bada, «espezie» kontzeptua inoiz baino baliagarriagoa izango da metodologikoki.

Bibliografia

Honako aldizkari hauen laburdurak erabili dira.

- A.E.*— Roux» Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen
A.N.— American Naturalist
B.B. — Biological Bulletin (Woods Hole)
B.Z. — Biologisches Zentralblatt
B.Zh. — Biologichesky Zhurnal (Mosku)
C. — Cytologia
G.— Genetics
H. — Hereditas
J.E.Z. — Journal of Experimental Zoology
J.G. — Journal of Genetics
J.H. — Journal of Heredity
P.N.A.S. — Proceedings of the National Academy of Sciences (AEB)
P.VI.C.G. — Proceedings of the VI International Congress of Genetics
(Ithaca)
S. — Science
U.C.P.B. — University of California Publications, Botany
V.K.V. — Verhandlungen des V. Internationalen Kongresses für Vererbungs-
wissenschaft (Berlin)
Z.i.A.V.— Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre
ZZ.m.A.— Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie

**Idazleak jatorrizko artikulua kontsultatu ez duen kasuetan,
izartxo bat ageri da.**

- ALPATOV, W. W. 1932. Egg production in *Drosophila melanogaster* and some factors which influence it. J.E.Z., 63:85-111.
- ANDERSON, EDGAR. 1924. Studies on self-sterility. VI. The genetic basis of cross-sterility in *Nicotiana*. G., 9:13-40.
- 1936. The species problem in *Iris*. *Ann. Missouri Bot. Garden*, 23:457-509
- eta K. Sax. 1936. A cytological monograph of the American species of *Tradescantia*. *Bot. Gazette*, 97:433-476.
- eta R. E. Woodson. 1935. The species of *Tradescantia* indigenous to the United States. *Arnold Arboretum*, 9:1-132.
- ARNASON, T. J. 1936. Cytogenetics of hybrids between *Zea mays* and *Euchlaena mexicana*. G., 21:40-60.
- ARTOM, CH. 1931. L'origine e l'evoluzione della partenogenesi attraverso i differenti biotipi di una specie collettiva (*Artemia salina* L.) con speciale riferimento al biotipo diploide partenogenetico di Sète. *Mem. Reale Accad. Italia, Fis. Mat. Nat.*, 2:1-57.
- AVERINZEV, S. 1923-30. Herring of the White Sea. *Wiss. Meeresunters.*, N.F., Abt. Helgoland, 15, Alea 18:1-24.
- BABCOCK, E. B. eta M. NAVASHIN. 1930. The genus *Crepis*. *Bibliogr. Genetica*, 6:1-90.
- BACKHOUSE, W. O. 1916. Note on the inheritance of «crossability.» J.G., 6:91-94.
- BALKASCHINA, E. I. eta D. D. ROMASCHOFF. 1935. Genetische Struktur der *Drosophila* Populationen. I. Swenigoroder Populationen von *D. phalerata* Meig., *transversa* Fall, und *vibrissina* Duda. B.Zh., 4:81-106.
- BANTA, A. M., eta T. R. WOOD. 1927. A thermal race of *Cladocera* originating by mutation. V.K.V., 1:397-398.
- BATESON, W. 1922. Evolutionary faith and modern doubts. S., 55:55-61.
- BAUER, H. 1936. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Speicheldrüsen-chromosomen. *Zool. Jahrb. allg. Zool. Physiol.*, 56:239-276.

- BAUR, E. 1924. Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. *Bibliotheca Genetica*, 4:1-170.
- 1925. Die Bedeutung der Mutationen für das Evolutionsproblem. *Z.L.A.V.*, 37:107-115.
- 1930. Einführung in die Vererbungslehre. 7-11 Aufl., Borntraeger, Berlin.
- 1932. Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung *Antirrhinum*, Sektion *Antirrhinastrum*. *Z.i.A.V.*, 63:256-302.
- BEADLE, G. W. 1930. Genetical and cytological studies of Mendelian asynapsis in *Zea mays*. *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta.*, 129:1-23.
- 1931. A gene in maize for supernumerary cell divisions following meiosis. *Cornell Univ. Agr. Exp. Sta.*, 135:1-12.
- 1932a. A gene for sticky chromosomes in *Zea mays*. *Z.i.A.V.*, 63:195-217.
- 1932b. Genes in maize for pollen sterility. *G.*, 17:413-431.
- 1932c. A gene in *Zea mays* for failure of cytokinesis during meiosis. *C.*, 3:142-155.
- 1932d. A possible influence of the spindle fibre on crossing-over in *Drosophila*. *P.N.A.S.*, 18:160-165.
- 1933. Further studies of asynaptic maize. *C.*, 3:269-287.
- BELJAJEFF, M. M. 1927. Ein Experiment über die Bedeutung der Schutzfärbung. *B.Z.*, 47:107-113.
- 1930. Die Chromosomenkomplexe und ihre Beziehung zur Phylogenie bei den Lepidopteren. *Z.i.A.V.*, 54:369-399.
- BELLAMY, A. W. 1922. Breeding experiments with the viviparous teleosts *Xiphophorus helleri* and *Platypoecilus maculatus*. *Anat. Rec.*, 23:98-99.
- BELLING, J. 1927a. Configurations of bivalents of *Hyacinthus* with regard to segmental interchange. *B.B.*, 52:480-487.
- 1927b. The attachment of chromosomes at the reduction division in flowering plants. *J.G.*, 18:177-205.
- 1928. The ultimate chromomeres of *Lilium* and *Aloe* with regard to the number of genes. *U.C.P.B.*, 14:307-318.

- 1931. Chromomeres of Liliaceous plants. U.C.P.B., 16:153-170.
- eta A. F. Blakeslee. 1926. On the attachment of non-homologous chromosomes at the reduction division in certain 25-chromosome *Daturas*. P.N.A.S., 12:7-11.
- BERGNER, A. D. eta A. F. BLAKESLEE. 1932. Cytology of the ferox-quercifolia-stramonium triangle in *Datura*. P.N.A.S., 18:151-159.
- 1935. Chromosome ends in *Datura discolor*. P.N.A.S., 21:369-374.
- J. L. Cartledge eta A. F. Blakeslee. 1934. Chromosome behavior due to a gene which prevents metaphase pairing in *Datura*. C., 6:19-37.
- S. Satina eta A. F. Blakeslee, 1933. Prime types in *Datura*. P.N.A.S., 19:103-115.
- BERNSTEIN, F. 1925a. Beiträge zur mendelistischen Anthropologie I. Quantitative Rassenanalyse auf Grund von statistischen Beobachtungen über den Klangcharakter der Singstimme. Sitzungsab. Preussischen Akad. Wiss., 5:61-70.
- 1925b. Beiträge zur mendelistischen Anthropologie II. Quantitative Rassenanalyse auf Grund von statistischen Beobachtungen über den Drehsinn des Kopfhairwibels. Sitzungsab. Preussischen Akad. Wiss., 5:71-82.
- BLACKBURN, K. B. eta J. W. H. HARRISON. 1924. Genetical and cytological studies in hybrid roses I. *J. Exp. Biol.*, 1:557-570.
- BLAKESLEE, A. F. 1922. Variations in *Datura* due to changes in chromosome number. A.N., 56:16-31.
- 1929. Cryptic types in *Datura* due to chromosomal interchange and their geographical distribution. J.H., 20:177-190.
- 1932. The species problem in *Datura*. P.VI.C.G., 1:104-120.
- eta J. Belling. 1924. Chromosomal mutations in the Jimson weed, *Datura stramonium*. J.H., 15:194-206.
- J. Belling eta M. E. Famham. 1923. Inheritance of tetraploid *Daturas*. *Bot. Gazette*, 76:329-373.
- eta R. E. Cleland, 1930. Circle formation in *Datura* and *Oenothera*.

P.N.A.S., 16:177-189.

----- G. Morrison eta A. G. Avery. 1927. Mutations in a haploid *Datura*. J.H., 18:193-199.

BLEIER, H. 1928. Genetik und Cytologie teilweise und ganz steriler Getreidebastarde. *Bibliogr. Genetica*, 4:321-400.

-----1933. Die meiosis von Haplodiplonten. *Genetica*, 15:129-176.

-----1934. Bastardkaryologie. *Bibliogr. Genetica*, 11:393-485.

BOETTGER, C. 1922. Über freilebende Hybriden der Landschnecken *Cepaea nemoralis* L. und *Cepaea hortensis* Mull. *Zool. Jahrb. Systematik*, 44: 297-336.

BONNIER, G. 1924. Contributions to the knowledge of intra- and interspecific relationship in *Drosophila*. *Acta Zool.*, 5:1-122.

-----1927. Species-differences and gene-differences. H., 9:137-144.

BRIDGES, C. B. 1917. Deficiency. G., 2:445-465.

-----1919. Duplications. *Anat. Record*, 15:357.

-----1923. The translocation of a section of chromosome II upon chromosome III in *Drosophila*. *Anat. Record*, 24:426-427.

-----1935. Salivary chromosome maps. J.H., 26:60-64.

-----1936. The bar «gene» a duplication. S., 83:210-211.

BRIEGER, F. 1928. Über die Verdoppelung der Chromosomenzahl bei *Nicotiana* Artbastarden. *Z.i.A.V.*, 47:1-53.

-----1930. Selbststerilität und Kreuzungssterilität im Pflanzenreich und Tierreich. J. Springer, Berlin.

-----1935. Genetic analysis of the cross between the self-fertile *Nicotiana langsdorfii* and the self-sterile *N. sanderae*. J.G., 30:79-100.

BRINK, R. A. 1929. The occurrence of semi-sterility in maize. J.H., 20: 266-269.

-----eta C. R. Bumham. 1929. Inheritance of semi-sterility in maize. A.N., 43:301-316.

*BRISTOWE, W. S. eta G. H. LOCKET. 1929. The courtship of British Lycosid spiders, and its probable significance. *Proc. Zool. Soc. London*: 317-347.

- BUCHHOLZ, J. T., L. F. WILLIAMS eta A. F. BLAKESLEE. 1935. Pollen-tube growth of ten species of *Datura* in interspecific pollinations. P.N.A.S., 21:651-656.
- BURGEFF, H. 1928. Variabilität, Vererbung und Mutation bei *Phycomyces blakesleeanus*. Z.i.A.V., 49:228-242.
- BURNHAM, C. R. 1930. Genetical and cytological studies of semisterility and related phenomena in maize. P.N.A.S., 16:269-277.
- 1932. An interchange in maize giving low sterility and chain configurations. P.N.A.S., 18:434-440.
- BUXTON, B. H. eta W. C. F. NEWTON. 1928. Hybrids of *Digitalis ambigua* and *Digitalis purpurea*, their fertility and cytology. J.G., 19:269-279.
- eta C. D. Darlington. 1932. Behaviour of a new species, *Digitalis mertonensis*. *New Phytol.*, 31:225-240.
- BYTINSKI-SALTZ, H. 1933. Untersuchungen an Lepidopterenhybriden. II. Entwicklungsphysiologische Experimente über die Wirkung der disharmonischen Chromosomenkombinationen. A.E., 129:356-378.
- CAROTHERS, E. 1917. The segregation and recombination of homologous chromosomes as found in two genera of Acrididae (Orthoptera). *J. Morphology*, 28:445-521.
- 1931. The maturation divisions and segregation of heteromorphic homologous chromosomes in Acrididae (Orthoptera). B.B., 61:324-349.
- CATCHESIDE, D. G. 1932. The chromosomes of a new haploid *Oenothera*. C., 4:68-113.
- *DI CESNOLA, A. P. 1904. Preliminary note on the protective value of color in *Mantis religiosa*. *Biometrika*, 3:58-59.
- CHIPMAN, R. H. eta T. H. GOODSPEED. 1927. Inheritance in *Nicotiana tabacum* VIII. Cytological features of *purpurea* haploid. U.C.P.B., II: 141-158.
- CHOPARD, L. eta R. BELLECROIX. 1928. Dimorphism alaire chez les Gryllides; repartition géographique des formes macroptères et brachyptères. *Bull. Biol. France Belgique*, 62:157-163.

- CLAUSEN, J. 1927. Chromosome number and the relationship of species in the genus *Viola*. *Ann. Bot.*, 41:677-714.
- 1931a. Cyto-genetic and taxonomic investigations on *Melanium* violets. *H.*, 15:219-308.
- 1931b. Genetic studies on *Polemonium*. III. Preliminary account on the cytology of species and species hybrids. *H.*, 15:62-66.
- 1933. Cytological evidence for the hybrid origin of *Penstemon neotericus* Keck. *H.*, 18:65-76.
- CLAUSEN, R. E. 1928a. Interspecific hybridization in *Nicotiana*. VII. The cytology of hybrids of the synthetic species, *digluta*, with its parents, *glutinosa* and *tabacum*. *U.C.P.B.*, 11:177-211.
- 1928b. Interspecific hybridization and the origin of species in *Nicotiana*. *V.K.V.*, 1:547-553.
- and T. H. Goodspeed. 1925. Interspecific hybridization in *Nicotiana*. II. A tetraploid *glutinosa-tabacum* hybrid, an experimental verification of Winge's hypothesis. *G.*, 10:278-284.
- CLELAND, R. E. eta A. F. BLAKESLEE. 1931. Segmental interchange, the basis of chromosomal attachments in *Oenothera*. *C.*, 2:175-233.
- COLLINS, J. L., L. HOLLINGSHEAD eta P. AVERY. 1929. Interspecific hybrids in *Crepis*. III. Constant fertile forms containing chromosomes derived from two species. *G.*, 14:305-320.
- *CORRENS, C. 1902. Über Bastardirungsversuche mit *Mirabilis*-Sippen. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 20:549-608.
- 1928. Über nichtmendelnde Vererbung. *V.K.V.*, 1:131-168.
- COUSIN, G. 1934. Sur la fécondité normale et les caractères des hybrides issues du croisement de deux espèces de *Gryllides*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 198:853-855.
- CRAMPTON, H. E. 1916. Studies on the variation, distribution, and evolution of the genus *Partula*. The species inhabiting Tahiti. *Carnegie Inst. Washington, Publ.*, 228:1-311.
- 1932. Studies on the variation, distribution, and evolution of the genus *Partula*. The species inhabiting Moorea. *Carnegie Inst. Washington, Publ.*, 410:1-335.

- CRETSCHMAR, M. 1928. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese von *Orgyia thyellina* Btl. und *antiqua* L., sowie eines ihrer Bastarde. *Z.Z.m.A.*, 7:290-399.
- CREW, F. A. E. eta P. C. KOLLER. 1936. Genetical and cytological studies of the intergeneric hybrid of *Cairina moschata* and *Anas platyrhynchos platyrhynchos*. *Proc. R. Soc. Edinburgh*, 56,111:210-241.
- CREW, F. A. E. eta R. LAMY. 1935. Linkage groups in *Drosophila pseudoobscura*. *J.G.*, 30:15-29.
- CROW, W. B. 1924. Variation and species in Cyanophyceae. *J.G.*, 14:397-424.
- CUÉNOT, L. 1933. La seiche commune de la Méditerranée; étude sur la naissance d'une espèce. *Arch. Zool. Exp. Gén.* 75:319-330.
- DARLINGTON, C. D. 1928. Studies in *Prunus*, I and II. *J.G.*, 19:213-256.
- 1929a. Chromosome behaviour and structural hybridity in the *Tradescantia*. *J.G.*, 21:207-286.
- 1929b. Ring-formation in *Oenothera* and other genera. *J.G.*, 20:345-363
- 1931. Meiosis in diploid and tetraploid *Primula sinensis*. *J.G.*, 24: 65-96.
- 1932a. Recent advances in cytology. Blakiston's, Philadelphia.
- 1932b. The control of the chromosomes by the genotype and its bearing on some evolutionary problems. *A.N.*, 66:25-51.
- 1936. Crossing over and its mechanical relationships in *Chorthippus* and *Stauroderus*. *J.G.*, 33:465-500.
- DE BUCK, A. 1935. Beitrag zur Rassenfrage bei *Culex pipiens*. *Zeits. angew. Entomol.*, 22:242-252.
- E. Schoute eta N. H. Swellengrebel. 1934. Cross-breeding experiments with Dutch and foreign races of *Anopheles maculipennis*. *Riv. Malariologia*, 13:237-263.
- eta N. H. Swellengrebel. 1931. Das Vorkommen von zwei verschiedenen Rassen des *Anopheles maculipennis*, als Erklärung des Anophelismus sine Malaria in Niederland. *Zool. Anz., Suppl.*, 5:225-230.

- G. v. d. Torren eta N. H. Swellengrebel. 1933. Report for the year 1932 on investigations into the racial composition of *Anopheles maculipennis* in Holland. *Riv. Malariol.*, 12:265-280.
- DEMEREK, M. 1929a. Genetic factors stimulating mutability of the miniature-gamma wing character of *Drosophila virilis*. *P.N.A.S.*, 15:834-838.
- 1929b. Cross sterility in maize. *Z.i.A.V.*, 50:281-291.
- 1933. What is a gene? *J.H.*, 24:369-378.
- 1934- Biological action of small deficiencies of X-chromosome of *Drosophila melanogaster*. *P.N.A.S.*, 20:354-359.
- 1935- Unstable genes. *Bot. Reviews*, 1:233-248.
- 1937- A mutability stimulating factor in the Florida stock of *Drosophila melanogaster*. *G.*, 22:190.
- eta M. E. Hoover. 1936. Three related X-chromosome deficiencies in *Drosophila*. *J.H.*, 27:207-212.
- DETLEFSEN, J. A. 1914. Genetic studies on a cavy species cross. *Carnegie Inst. Washington, Publ.* 205:5-134.
- DICE, L. C. 1931. The occurrence of two subspecies of the same species in the same area. *J. Mammalogy*, 12:210-213.
- 1933- Fertility relationships between some of the species and subspecies of mice in the genus *Peromyscus*. *J. Mammalogy*, 14:298-305.
- DIGBY, L. 1912. The cytology of *Primula kewensis* and of other related *Primula* hybrids. *Ann. Bot.*, 26:357-388.
- DIVER, C., A. E. BOYCOTT eta S. GARSTANG. 1925. The inheritance of inverse symmetry in *Limnaea peregra*. *J.G.*, 15:113-200.
- DOBZHANSKY, TH. 1927. Studies on manifold effect of certain genes in *Drosophila melanogaster*. *Z.i.A.V.*, 43:330-388.
- 1930a. The manifold effects of the genes Stubble and stubbloid in *Drosophila melanogaster*. *Z.i.A.V.*, 54:427-457.
- 1930b. Translations involving the third and the fourth chromosomes of *Drosophila melanogaster*. *G.*, 15:347-399.
- 1931. The decrease of crossing over observed in translocations, and its probable explanation. *A.N.*, 65:214-232.

- 1932. Studies on chromosome conjugation. I. Translocations involving the second and the Y-chromosome of *Drosophila melanogaster*. Z.L.A.V., 60:235-286.
- 1933a. Studies on chromosome conjugation. II. The relation between crossing over and disjunction of chromosomes. Z.i.A.V., 64:269-309.
- 1933b. On the sterility of the interracial hybrids in *Drosophila pseudoobscura*. P.N.A.S., 19:397-403.
- 1933c. Geographical variation in lady-beetles. A.N., 67:97-126.
- 1933d. Role of the autosomes in the *Drosophila pseudoobscura* hybrids. P.N.A.S., 11:950-953.
- 1934a. Studies on chromosome conjugation. III. Behavior of duplicating fragments. Z.i.A.V., 68:134-162.
- 1934b. Studies on hybrid sterility I. Spermatogenesis in pure and hybrid *Drosophila pseudoobscura*. Z.Z.m.A., 21:169-223.
- 1935a. *Drosophila miranda*, a new species. G., 21:377-391.
- 1935b. The Y-chromosome of *Drosophila pseudoobscura*. G., 20:366-376.
- 1935c. Maternal effects as a cause of the difference between the reciprocal crosses in *Drosophila pseudoobscura*. P.N.A.S., 21:443-446.
- 1935d. Fecundity in *Drosophila pseudoobscura* at different temperatures. J.E.Z., 71:449-464.
- 1935e A critique of the species concept in biology. *Philosophy of Science*, 2:344-355.
- 1936a. Induced chromosomal aberrations in animals. *Biol. Effects of Radiation*, 2:1167-1208.
- 1936b. Studies on hybrid sterility II. Localization of sterility factors in *Drosophila pseudoobscura* hybrids. G., 21:113-135.
- 1936c. Position effects of genes. *Biol. Reviews*, 11:364-384.
- DOBZHANSKY, TH. 1936d. L'effet de position et la theorie de l'hérédité. *Hermann*, Paris.
- 1936e. The persistence of the chromosome pattern in successive cell divisions in *Drosophila pseudoobscura*. J.E.Z., 74:119-135.

- 1937a. Genetic nature of species differences. A.N., 71:404-420.
- 1937b. Further data on *Drosophila miranda* and its hybrids with *Drosophila pseudoobscura*. J.G., 34:135-151.
- 1937c Further data on the variation of the Y-chromosome in *Drosophila pseudoobscura*. G., 22:340-346.
- eta G. W. Beadle. 1936. Studies on hybrid sterility IV. Transplanted testes in *Drosophila pseudoobscura*. G., 21:832-840.
- eta R. D. Boche. 1933. Intersterile races of *Drosophila pseudoobscura* Frol. B.Z., 54:314-330.
- eta A. H. Sturtevant. 1931. Translocations between the second and third chromosomes of *Drosophila* and their bearing on Oenothera problems. *Carnegie Inst. Washington, Publ.*, 421:29-59.
- 1935. Further data on maternal effects in *Drosophila pseudoobscura* hybrids. P.N.A.S., 21:566-570.
- eta C. C. Tan. 1936. Studies on hybrid sterility III. A comparison of the gene arrangement in two species, *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila miranda*. Z.L.A.V., 72:88-114.
- DODGE, B. O. 1936. Reproduction and inheritance in Ascomycetes. S., 83: 169-175.
- DONALD, H. P. 1936. On the genetical constitution of *Drosophila pseudoobscura*, race A. J.G., 33:103-122.
- DUBININ, N. P. 1930. On the origin of deleted X-chromosomes. *J. Exp. Biol.* (Errusia), 6:365-368.
- 1931- Genetico-automatical processes and their bearing on the mechanism of organic evolution. *J. Exp. Biol.* (Errsia), 7:463-479.
- 1934. Experimental reduction of the number of chromosome pairs in *Drosophila melanogaster*. B.Zh., 3:719-736.
- 1936. Experimental alteration of the number of chromosome pairs in *Drosophila melanogaster*. B.Zh., 5:833-850.
- eta D. D. Romaschoff. 1932. Die genetische Struktur der Art und ihre Evolution. B.Zh., 1:52-95.
- eta B. N. Sidorov. 1935. The position effect of the hairy gene. B.Zh., 4:555-568.

- N. N. Sokolov eta G. G. Tiniakov. 1936. Occurrence and distribution of chromosome aberrations in nature. *Nature*, 138:1035-1036.
- N. N. Sokolov, G. G. Tiniakov eta W. W. Sacharov. 1935. On the problem of chromosome conjugation. *B.Zh.*, 4:175-204.
- eta hamalau lankide. 1934. Experimental study of the ecogenotypes of *Drosophila melanogaster*. *B.Zh.*, 3:166-216.
- DUBOVSKIJ, N. V. 1935. On the question of the comparative mutability of stocks of *Drosophila melanogaster* of different origin. *C.R. Acad. Sci. SESB*, 4:95-97.
- DUNN, L. C. 1921. Unit character variation in rodents. *J. Mammalogy*, 2:125-140.
- DU RIETZ, G. E. 1930. The fundamental units of botanical taxonomy. *Svensk. Bot. Tidskrift*, 24:333-428.
- EAST, E. M. 1916. Inheritance in crosses between *Nicotiana langsdorfii* and *Nicotiana glauca*. *G.*, 1:311-333.
- 1921. A study of partial sterility in certain hybrids. *G.*, 6:311-365.
- EISENTRAUT, M. 1934. Markierungsversuche bei Fledermausen. *Zeits. Morph. Ökol. Tiere*, 28:553-560.
- ELTON, C. S. 1924. Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects. *Brit. J. Exp. Biol.*, 2:119-163.
- 1927. Animal ecology. *Macmillan*, New York.
- EMERSON, S. 1929. The reduction division in a haploid *Oenothera*. *La Cellule*, 39:159-165.
- eta A. H. Sturtevant. 1931. Genetic and cytological studies on *Oenothera*. III. The translocation interpretation. *Z.i.A.V.*, 59:395-419.
- EPHRUSSI, B. eta G. W. BEADLE. 1935. La transplantation des ovaires chez la *Drosophile*. *Bull. Biol. France*, 69:492-502.
- FEDERLEY, H. 1913. Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer Bastarde. *Z.i.A.V.*, 9:1-110.

- 1914. Ein Beitrag zur Kenntnis der Spermatogenese bei Mischlingen zwischen Eltern verschiedener systematischer Verwandtschaft. *Öfv. Finska Vetén. Soc. Forhandl.*, 56:1-28.
- 1915a. Chromosomenstudien an Mischlingen. I. Die Chromosomenkonjugation bei der Gametogenese von *Smerinthus populi* var. *anstauti* x *populi*. *Öfv. Finska Vetén. Soc. Forhandl.*, 57, Alea, 26:1-36.
- 1915b. Chromosomenstudien an Mischlingen. II. Die Spermatogenese des Bastards *Dicranura erminea* ? x *D. vinula* ?. *Öfv. Finska Vetén. Soc. Forhandl.*, 57, No. 30:1-26.
- 1916. Chromosomenstudien an Mischlingen. III. Die Spermatogenese des Bastards *Chaerocampa porcellus* ? x *elpenor* ?. *Öfv. Finska Vetén. Soc. Forhandl.*, 58, Alea, 12:1-17.
- 1928. Das Inzuchtsproblem. Handbuch der Vererbungswissenschaft, Borntraeger, Berlin.
- 1929a. Über subletale und disharmonische Chromosomenkombinationen. H., 12:271-293.
- 1929b. Methoden zur Erforschung der Vererbung bei den Lepidopteren. *Abderhalden Handb. biol. Arbeitsmethoden*, Abt. 9, 3:637-390.
- 1931. Chromosomenanalyse der reziproken Bastarde zwischen *Pygaera pigra* und *P. curtula* sowie ihrer Rückkreuzungsbastarde. *Z.Z.m.A.*, 12:772-816.
- FEDERLEY, H. 1932. Die Bedeutung der Kreuzung für die Evolution. *Je-naische Zeits. Naturwiss.*, 67:364-386.
- FISHER, R. A. 1922. On the dominance ratio. *Proc. R. Soc. Edinburgh*, 42:321-341
- 1928. The possible modification of the response of the wild type to recurrent mutations. *A.N.*, 62:115-126.
- 1930. The genetical theory of natural selection. *Clarendon Press*, Oxford.
- 1931. The evolution of dominance. *Biol. Reviews*, 6:345-368.
- 1932. The evolutionary modification of genetic phenomena. *P.V.I.C.G.*, 1:165-172.

- 1936. The measurement of selective intensity. *Proc. Royal Soc. London*, Serie B, 121:58-62.
- FORD, E. B. 1930. The theory of dominance. *A.N.*, 64:560-566.
- FRANZ, V. 1928. Über Bastardpopulation in der Gattung *Paludina* (recte: *Viviparus*). *B.Z.*, 48:79-93.
- FRIESEN, H. 1936. Röntgenomorphosen bei *Drosophila*. *A.E.*, 134:147-165.
- FROLOVA, S. L. 1936. Several spontaneous chromosome aberrations in *Drosophila*. *Nature*, 138:204-205.
- GAINES, E. F. eta H. C. AASE. 1926. A haploid wheat plant. *Amer. J. Bot.*, 13:373-385.
- GAIRDNER, A. E. eta C. D. DARLINGTON. 1931. Ring formation in diploid and polyploid *Campanula persicifolia*. *Genetica*, 13:113-150.
- GAISINOVICH. 1928. A study on the phenomenon of malelessness in *Drosophila falerata* Meig. *J. Exp. Biol.* (Errusia), 4:233-250.
- GALTSOFF, P. S. 1930. The role of chemical stimulation in the spawning reactions of *Ostrea virginica* and *Ostrea gigas*. *P.N.A.S.*, 16:555-559.
- GERSHENSON, S. 1934. Mutant genes in a wild population of *Drosophila obscura* Fall. *A.N.*, 68:569-571.
- GLASS, H. B. 1935. A study of factors influencing chromosomal segregation in translocations of *Drosophila melanogaster*. *Univ. Missouri Agric. Exp. Sta., Res. Bull.*, 231:1-28.
- GODLEWSKI, E. 1926. L'»inhibition réciproque de l'»aptitude a féconder de spermes d'»espèces éloignées comme conséquence de l'»agglutination des spermatozoides. *Arch. Biologie*, 36:311-350.
- GOLDSCHMIDT, R. 1921. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen III. Der Melanismus der Nonne, *Lymantria monacha* L. *Z.i.A.V.*, 25:89-163.
- 1924. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen IV. Weitere Untersuchungen über die Vererbung des Melanismus. *Z.i.A.V.*, 34:229-244.
- 1929a. Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation II. *A.E.*, 116:136-201.

- 1929b. Experimentelle Mutationen und das Problem der sogenannten Parallel-Induktion. B.Z., 49:437-448.
- 1931. Die sexuellen Zwischenstufen. *J. Springer*, Berlin.
- GOLDSCHMIDT, R. 1932a. Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation III. Abschliessendes über die Geschlechtsrassen von *Lytnantria dispar*. A.E., 126:277-324.
- 1932b. Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation.
- IV. Cytologisches. A.E., 126:591-612.
- 1932 c. Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. V. Analyse der Überwinterungszeit als Anpassungscharakter. A.E., 126: 674-768.
- 1933a. Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation.
- VI. Die geographische Variation der Entwicklungsgeschwindigkeit und des Grössenwachstums. A.E., 130:266-339.
- 1933b. Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation.
- VII. A.E., 130:562-615.
- 1933c Some aspects of evolution. S., 78:539-547.
- 1934a. Die Genetik der geographischen Variation. P.VI.C.G., 1: 173-184.
- 1934b. Lymantria. *Bibliogr. Genetica*, 11:1-186.
- 1935. Gen und Ausseneigenschaft. Z.i.A.V., 69:38-131.
- J. Seiler eta H. Poppelbaum. 1924. Untersuchungen sur Genetik der geographischen Variation I. A.E., 101:92-337.
- GOODSPEED, T. H. eta R. E. CLAUSEN. 1928. Interspecific hybridization in Nicotiana. VIII. The *sylvestris-tomentosa-tabacum* hybrid triangle and its bearing on the origin of tabacum. U.C.P.B., 11:245-256.
- GORDON, C. 1936. The frequency of heterozygosis in free-living populations of *Drosophila subobscura*. J.G., 33:25-60.
- GOWEN, J. W. 1931. Genetic non-disjunctional forms in *Drosophila*. A.N., 65:193-213.

- GREGOR, J. W. eta F. W. SANSOME. 1930. Genetics of wild populations. II. *Phleum pratense* L. x *P. Alpinum* L. J.G., 22:373-387.
- GREGORY, R. P. 1914. On the genetics of tetraploid plants in *Primula sinensis*. *Proc. Roy. Soc.*, B, 87:484-492.
- GROSS, F. 1932. Untersuchungen über die Polyploidie und die Variabilität bei *Artemia salina*. *Natunwissenschaften*, 20:962-967.
- GULICK, J. T., 1905. Evolution, racial and habitudinal. *Carnegie Inst. Washington, Publ.*, 25:1-269.
- GUYÉNOT, E. eta DUSZYNSKA-WIETRZYKOWSKA. 1935. Stérilité et virilisme chez des femelles de cobayes issues d'un croisement interspécifique. *Revue Suisse Zool.*, 42:341-388.
- HAASE-BESSEL, G. 1921. Digitalisstudien II. Z.i.A.V., 27:1-26.
- HACKETT, L. W. 1934. The present status of our knowledge of the subspecies of *Anopheles maculipennis*. *Trans. Roy. Soc. Tropical Med. Hyg.*, 28:109-128.
- E. Martini eta A. Missiroli. The races of *A. maculipennis*. *Amer. Journ. Hygiene*, 16:137-162.
- HAGEDOORN, A. L. eta A. C. HAGEDOORN. 1921. The relative value of the processes causing evolution. Martius Nijhoff, The Hague.
- HAGERUP, O. 1931. Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. H., 16:19-40.
- HÅKANSSON, A. 1929a. Chromosomenringe in *Pisum* und ihre mutmässliche genetische Bedeutung. H., 12:1-10.
- 1929b. Die Chromosomen in der Kreuzung *Salix viminalis* x *caprea* von Heribert Nilsson. H., 12:1-52.
- 1931a. Über Chromosomenverkettung in *Pisum*. H., 15:17-61.
- 1931b. Chromosomenverkettung bei *Godetia* und *Clarkia*. *Ber. Deut. Bot. Ges.*, 49:228-234.
- 1933. Die Konjugation der Chromosomen bei einigen *Salix*-Bastarden. H., 18:199-214.
- 1934. Chromosomenbindungen in einigen Kreuzungen zwischen halbsterilen Erbsen. H., 19:341-358.
- 1935. Die Reduktionsteilung in einigen Artbastarden von *Pisum*. H., 21:215-222.

- HALDANE, J. B. S. 1922. Sex-ratio and unisexual sterility in hybrid animals. *J.G.*, 12:101-109.
- *1924-1932. A mathematical theory of natural and artificial selection. *Proc. Cambridge Phil. Soc.*, 23:19-41, 158-163, 363-372, 607-615, 838-844; 26:220-230; 27:131-142; 28:244-248.
- 1930. A note on Fisher's theory of the origin of dominance, and on a correlation between dominance and linkage. *A.N.*, 64:87-90.
- 1932. The causes of evolution. Harper & Bros., New York eta Londres.
- HARDY, G. H. 1908. Mendelian proportions in a mixed population. *S.*, 28: 49-50. Harland, S. C. 1932a. The genetics of *Gossypium*. *Bibliogr. Genetica*, 9:107-182.
- 1932b. The genetics of cotton. V. Reversal of dominance in the interspecific cross *G. Barbadosense* Linn. *G. hirsutum* Linn, and its bearing on Fisher's theory of dominance. *J.G.*, 25:261-270.
- 1933. The genetics of cotton. IX. Further experiments on the inheritance of the crinkled dwarf mutant of *G. Barbadosense* L. in interspecific crosses and their bearing on the Fisher's theory of dominance. *J.G.*, 28:315-325.
- 1935. The genetics of cotton. XII. Homologous genes for anthocyanin pigmentation in new and old world cotton. *J.G.*, 30:465-476.
- 1936. The genetical conception of the species. *Biol. Reviews*, 11:83- 112.
- HARRISON, J. W. H. 1920. Genetical studies in the moths of the geometrid genus *Oporabia* (*Oporinia*) with a special consideration of melanism in the Lepidoptera. *J.G.*, 9:195-280.
- HARRISON, J. W. H. eta F. GARRETT. 1926. The induction of melanism in the Lepidoptera. *Proc. Royal Soc. London*, B., 99:241-263.
- HARTMANN, M. 1933. Die methodologischen Grundlagen der Biologie. Felix Meiner, Leipzig.
- HASEBROEK, K. 1934. Industrie und Grosstadt als Ursache des neuzeitlichen vererblichen Melanismus der Schmetterlinge in England und Deutschland. *Zool. Jahrb., alg. Zool. Phys.* 53:411-460.

- HEBERER, G. 1924. Die Spermatogenese der Copepoden. I. Die Spermatogenese der Centropagiden nebst Anhang über die Oogenese von *Diaptomus castor*. *Z. Wiss. Zool.*, 123:555-646.
- HEIKERTINGER, F. 1933-36. Kritik der Schmetterlingsmimikry I-V. *B.Z.*, 53:561-590, 54:365-389. 55:461-483, 56:151-166, 463-494.
- HEINCKE, F. 1898. Die Naturgeschichte des Herings. *I. Abh. Deut. Seefischerei Vereins*, 2:1-178.
- HEITZ, E. 1933. Die somatische Heteropyknose bei *Drosophila melanogaster* und ihre genetische Bedeutung. *Z.Z.m.A.*, 20:237-287.
- HEITZ, E. eta H. BAUER. 1933. Beweise für die Chromosomennatur der Kernschleifen in den Knäuelkernen von *Bibio hortidanus*. *Z.Z.m.A.*, 17:67-83.
- HELWIG, E. R. 1929. Chromosomal variations correlated with geographical distribution in *Circotettix verruculatus* (Orthoptera). *J. Morphology*, 47:1-36.
- *HERIBERT-NILSSON, N. 1918. Experimentelle Studien über Variabilität, Spaltung, Artbildung und Evolution in der Gattung *Salix*. *Lund Univ. Aarskr.* 14:1-145.
- HERTWIG, P. 1936. Artbastarde bei Tieren. *Handbuch Vererbungswiss.*, 21:1-140.
- HOLLINGSHEAD, L. 1930a. A lethal factor in *Crepis* effective only in interspecific hybrid. *G.*, 15:114-140.
- 1930b. Cytological investigations of hybrids and hybrid derivatives of *Crepis capillaris* and *Crepis tectorum*. *Univ. California Publ. Agr. Sci.*, 6:55-94.
- HONING, J. A. 1923. Canna crosses I. Mededeelingen Landbouwhoofeschool Wageningen, 26:1-56.
- 1928. Canna crosses II. Mededeelingen Landbouwhoofeschool Wageningen, 32:1-14.
- HUSKINS, C. L. 1931. The origin of *Spartina townsendii*. *Genetica* 12:531-538.
- eta E. M. Hearne. 1933. Meiosis in asynaptic dwarf oats and wheat. *J. Royal Micr. Soc.*, 53:109-117.

- eta S. G. Smith. 1934. A cytological study of the genus *Sorghum* Ters. II. The meiotic chromosomes. J.G., 28:387-395.
- HUTCHINSON, J. B. 1934. The genetics of cotton. X. The inheritance of leaf shape in Asiatic Gossypiums. J.G., 28:437-513.
- IRVIN, M. R. eta L. J. COLE. 1936a. Immunogenetic studies of species and species hybrids in doves and the separation of species-specific substances in the back-cross. J.E.Z., 73:85-108.
- 1936b. Immunogenetic studies of species and species hybrids from the cross *Columba livia* and *Streptopelia risoria*. J.E.Z., 73:309-318.
- L. J. Cole eta C. D. Gordon. 1936. Immunogenetic studies of species and species hybrids in pigeons, and the separation of species-specific characters in back-cross generations. J.E.Z., 73:285-308.
- JENKIN, T. J. 1933. Interspecific and intergeneric hybrids in herbage grasses. J.G., 28:205-264.
- JOLLOS, V. 1931. Genetik und Evolutionsproblem. *Verh. Deuts. Zool. Ges.*, 252-295.
- 1934. Inherited changes produced by heat-treatment in *Drosophila melanogaster*. *Genetica*, 16:476-494.
- 1935. Studien zum Evolutionsproblem. B.Z., 55:390-436.
- JONES, F. M., 1932. Insect coloration and the relative acceptability of insects to birds. *Trans. Entom. Soc. London*, 80:345-385.
- JORDAN, D. S. 1905. The origin of species through isolation. S., 22:545-562.
- *JORDAN, K. 1905. Der Gegensatz zwischen geographischer und nicht-geographischer Variation. *Zeits. wiss. Zool.*, 83.
- JORGENSEN, C. A. 1928. The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. J.G., 19:133-211.
- eta M. B. Crane. 1927. Formation and morphology of *Solanum chimaeras*. J.G., 18:247-273.
- KARPECHENKO, G. D. 1927a. The production of polyploid gametes in hybrids. H., 9:349-368.

- 1927b. Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. x *Brassica oleracea* L. *Bull. Appl. Botany*, 17:305-408.
- 1928. Polyploid hybrids of *Raphanus sativus* L. x *Brassica oleracea* L. *Z.i.A.V.*, 48:1-85.
- 1935. Theory of remote hybridization. Mosku-Leningrad.
- eta Shchavinskaia. 1929. On sexual incompatibility of tetraploid hybrids *Raphanus Brassica*. *Proc. U.S.S.R. Congr. Genetics*, 2: 267-276.
- KATTERMAN, G. 1931. Über die Bildung palyvalenter Chromosomenverbände bei einigen Gramineen. *Planta*, 12:732-744.
- KAUFMANN, B. P. 1936. A terminal inversion in *Drosophila ananassae*. *P.N.A.S.*, 22:591-594.
- 1936b. The chromosomes of *Drosophila ananassae*. *S.*, 83:39.
- KAWAGUCHI, E. 1928. Zytologische Untersuchungen am Seidenspinner und seine Verwandten. *Z.Z.m.A.*, 7:519-552.
- KERKIS, J. 1931. Vergleichende Studien über die Variabilität der Merkmale des Geschlechtsapparats und der äusseren Merkmale bei *Eurygaster integriceps Put. Zool. Anz.*, 93:129-143.
- KERKIS, J. 1933. Development of gonads in hybrids between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *J.E.Z.*, 66:477-509.
- 1936. Chromosome configuration in hybrids between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *A.N.*, 70:81-86.
- KIHARA, H. 1919. Über cytologische Studien bei einigen Getreidearten *I. Bot. Mag. Tokyo.*, 32:17-38.
- 1924. Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ.* 1:1-200.
- eta F. Lilienfeld. 1932. Genomanalyse bei Triticum and Aegilops IV. C., 3:384-456.
- 1935. Genomanalyse bei Triticum und Aegilops VI. C., 6:195-216.
- eta J. Nishiyama. 1930. Genomanalyse bei Triticum und Aegilops I. C., 1:263-284.

- KINSEY, A. C. 1936. The origin of higher categories in Cynips. *Indiana Univ. Publ., Science Series*, 4:1-334.
- 1937. An evolutionary analysis of insular and continental species. *P.N.A.S.*, 23:5-11.
- KNUTH, P. eta J. R. AINSWORTH DAVIS. 1906-9. Handbook of flower pollination. *Clarendon*, Oxford, 3 ale.
- KOLLER, P. CH. 1932. The relation of fertility factors to crossing over in the *Drosophila obscura* hybrids. *Z.i.A.V.*, 60:137-151.
- 1936. Structural hybridity in *Drosophila pseudoobscura*. *J.G.*, 32:79-102.
- KOSHARIN, TH. S. eta G. W. SAMOCHWALOWA. 1933. Einige Blutelemente bei der Hybridierung des Jaks mit dem örtlichen Hornvieh. *B.Zh.*, 3:513-532.
- KOSSWIG, G. 1929a. Über die veränderte Wirkung von Farbgenen des *Platypoecilus* in der Gattungskreuzung mit *Xiphophorus*. *Z.i.A.V.*, 50:63-73.
- 1929b. Zur Frage der Geschwulstbildung bei Gattungsbastarden der Zahnkarpfen *Xiphophorus* und *Platypoecilus*. *Z.i.A.V.*, 52:114-120.
- KOSTOFF, D. 1936. Polyploid hybrids *Nicotiana rustica* var. *texana* L. x *Nicotiana glauca* Grah. *Bull. Appl. Bot.*, Ser. 2, 9:153-162.
- eta I. A. Axamitnaja. 1935. Studies on polyploid plants. *C. R. Acad. Aci. URSS*, 1:325-329; 2:293-297.
- KOZHEVNIKOV, B. TH. 1933. Partial non-homology of the sex chromosomes in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila shmdans*. *B.Zh.*, 3:585-601.
- 1936. Experimentally produced karyotypical isolation. *B.Zh.*, 5:727-752.
- KRUMBIEGEL, I. 1932. Untersuchungen über physiologische Rassenbildung. *Zool. Jahrbücher, Syst*, 63:183-280.
- KÜHN., 1932. Entwicklungsphysiologische Wirkung einiger Gene von *Ephestia kuhniella*. *Naturwissenschaften*, 20:947-977.
- LAIBACH, F. 1925. Das Taubwerden von Bastardsamen und die Künstliche Aufzucht früh absterbender Bastardembryonen. *Zeits. Botanik*, 17:417- 459.

- LAMM, R. 1936. Cytological studies on inbred rye. H., 22:217-240.
- LAMMERTS, W. E. 1931. Interspecific hybridization in *Nicotiana* XII. The amphidiploid *rustica-paniculata* hybrid; the origin and cytogenetic behavior. G., 16:191-211.
- 1934a. Derivative types obtained by back-crossing *Nicotiana rustica-paniculata* to *N. paniculata*. J.G., 29:355-366.
- 1934b. On the nature of chromosome association in *Nicotiana tabacum* haploid. C., 6:38-50.
- LANCEFIELD, D. E. 1929. A genetic study of two races or physiological species in *Drosophila obscura*. Z.i.A.V., 52:287-317.
- *LEHMANN, E eta J. SCHWEMMLE. 1927. Genetische Untersuchungen in der Gattung *Epilobium*. *Bibl. Bot.*, 95.
- LEINER, M. 1934. Die drei europäische Stichlinge (*Gasterosteus aculeatus* L., *Gasterosteus pungitius* L. and *Gasterosteus spinachia* L.) und ihre Kreuzungsprodukte. Z. Morph. Ökol. Tiere, 28:107-154.
- LENZ, F. 1928. Ein weiterer mendelnder Artbastard *Epicnaptera tremulifolia* x *ilicifolia*. V.K.V., 2:984-986.
- LESLEY, M. M. eta J. W. LESLEY. 1930. The mode of origin and chromosome behavior in pollen mother cells of a tetraploid seedling tomato. J.G., 22: 419-425.
- LEVAN, A. 1935a. Cytological studies in *Allium* VI. The chromosome morphology of some diploid species of *Allium*. H. 20:289-330.
- 1935b. Die Zytologie von *Allium cepa* x *fistulosum*. H., 21:195-214.
- LILIENFELD, F. eta H. KIHARA. 1934. Genomanalyse bei *Triticum* and *Aegilops*. C., 6:87-122.
- LILJEFORS, A. 1936. Zytologische Studien tiber den F₁ Bastard *Triticum turgidum* x *Secale cereale*. H., 21:240-262.
- LILLIE, F. R. 1921. Studies of fertilization. VIII. On the measure of specificity in fertilization between two associated species of the sea-urchin genus *Strongilocentrotus*. B.B., 40:1-22.
- LJUNGDAHL, H. 1924. Über die Herkunft der in der Meiosis konjugierenden Chromosomen bei Papaver-Hybriden. *Svensk Bot. Tidsk.*, 18:279-291.

- LOBASHOV, M. 1935 Über die Wirkung der Asfiktion auf den Mutationsprozess bei *Drosophila melanogaster*. *Bull. Soc. Natur.* Lenin-grad, 63: 371-378
- eta F. Smirnov. 1934. On the nature of the action of chemical agents on the mutational process in *Drosophila melanogaster*. II. The effect of ammonia on the occurrence of lethal transgenations. *C.R. Acad. Sci. U.S.S.R.*, 3:174-176.
- LOTSY, J. P. 1911. Hybrides entre espèces d'Antirrhinum. C.R. IV Congr. Internat. Génétique: 416-428.
- LOTSY, J. P. 1916. Evolution by means of hybridization. M. Nijhoff, Hague.
- 1931. On the species of the taxonomist in its relation to evolution. *Genetica*, 13:1-16.
- LUTKOW, A. N. 1930. Interspecific hybrids of *Pisum humile* Boiss. x *Pisum sativum* L. *Proc. U.S.S.R. Congr. Genetics*. 2:353-367.
- LUTZ, F. E. 1911. Experiments with *Drosophila ampelophila* concerning evolution. *Carnegie Inst. Washington, Publ.* 143:1-35.
- LYNCH, C. J. 1919. An analysis of certain cases of intraspecific sterility. *G.*, 4:501-533-
- McATEE, W. L. 1932. Effectiveness in nature of the so-called protective adaptations in the animal kingdom, chiefly as illustrated by the food habits of Nearctic birds. *Smithsonian Misc. Coll.*, 85:1-201.
- McCLINTOCK, B. 1931. A cytological demonstration of the location of an interchange between the non-homologous chromosomes of *Zea mays*. *P.N.A.S.*, 16:791-796.
- 1932. Cytological observations in *Zea* on the intimate association of non-homologous parts of chromosomes in the mid-prophase of meiosis and its relation to diakinesis configurations. *P. VI. C.G.*, 2:126-128.
- 1933. The association of non-homologous parts of chromosomes in the mid-prophase of meiosis in *Zea mays*. *Z.Z.m.A.*, 19:191-237.
- 1934. The relation of a particular chromosomal element to the development of the nucleoli in *Zea mays*. *Z.Z.m.A.*, 21:294-328.

- McCLUNG, C. E. 1917. The multiple chromosomes of *Hesperotettix* and *Mermiria*. *J. Morphology*, 29:519-605.
- McCRAE, F. A. 1933. Embryo development in *Nicotiana* species hybrids. *G.*, 18:95-110.
- MANGELSDORF, P. C. eta D. F. JONES. 1926. The expression of Mendelian factors in the gametophyte of maize. *G.*, 11:423-455.
- MANN-LESLEY, M. eta H. B. FROST. 1927. Mendelian inheritance of chromosome shape in *Mathiola*. *G.*, 12:449-460.
- MANTON, I. 1934. The problem of *Biscutella laevigata* L. *Z.i.A.V.*, 67:41-57.
- MARLATT, C. L. 1907. The periodical Cicada. *U. S. Dept. Agric. Entom. Bull.*, 71:1-181.
- MARSHALL, W. W. eta H. J. MULLER. 1917. The effect of long-continued heterozygosis on a variable character in *Drosophila*. *J.E.Z.*, 22:457-470.
- MATHER, R. 1935. The behavior of meiotic chromosomes after X-radiation. *H.*, 19:302-322.
- 1935. Chromosome behavior in a triploid wheat hybrid. *Z.Z.m.A.*, 23:117-138.
- eta L. H. A. Stone. 1933. The effect of X-radiation upon somatic chromosomes. *J.G.*, 28:1-24.
- MATSUURA, H. 1933. A bibliographical monograph of plant genetics (genie analysis). Hokkaido unibertsitatea, Sapporo.
- MAYR, E. 1932. Birds collected during the Whitney South Sea expedition. *Amer. Museum. Novitates*, 20:1-22; 21:1-23.
- MEISE, M. 1936. Zur Systematik und Verbreitungsgeschichte der Haus- und Weidensperlinge, *Passer domesticus* (L.) und *hispaniolensis* (T.). *Jour. ornithologie*, 84:631-672.
- MEISTER, N. eta N. A. TJUMJAKOFF. 1928. Rye-wheat hybrids from reciprocal crosses. *J.G.*, 20:233-245.
- METZ, C. W. 1914. Chromosome studies in Diptera I. *J.E.Z.*, 17:45-56.
- MEURMAN, O. 1928. Cytological studies in the genus *Ribes* L. *H.*, 11: 289-356.

- 1929. *Primus laurocerasus* L., a species showing high polyploidy. J.G., 21:85-94.
- MICHAELIS, P. 1933. Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium* II. Z.L.A.V., 65:1-71, 353-411.
- MISSIROLI, A., L. W. HACKETT eta E. MARTINI. 1933. Le razze di *Anopheles maculipennis* e la loro importanza nella distribuzione della malaria in alcune regioni d'Europa. *Riv. Malarologia*, 12:1-56.
- MOENKHAUS, W. J. 1910. Cross fertilization among fishes. *Proc. Indiana Acad. Sci.*: 353-393.
- MULLER, H. J. 1925. Why polyploidy is rarer in animals than in plants. A.N., 59:346-353
- 1928a. The problem of genie modification. V.K.V., 1:234-260.
- 1928b. The measurement of gene mutation rate in *Drosophila*, its high variability, and its dependence upon temperature. G., 13:279-357.
- 1935. A viable two-gene deficiency. J.H., 26:469-478.
- 1936. On the variability of mixed races. A.N., 70:409-442.
- eta F. Settles. 1927. The non-functioning of the genes in spermatozoa. Z.L.A.V., 43:285-312.
- A. A. Prokofyeva-Belgovskaja eta K. V. Kossikov. 1936. Unequal crossing-over in the bar mutant as a result of duplication of a minute chromosome section. *C.R. Acad. Sci. U.R.S.S.*, 1(10):87-88.
- MÜNTZING, A. 1930. Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis*. H., 13:185-341.
- 1932. Cyto-genetic investigations on synthetic *Galeopsis Tetrahit*. H., 16:105-154.
- 1933. Quadivalent formation and aneuploidy in *Dactylis glomerata*. *Bot. Notiser*: 198-205.
- 1934. Chromosome fragmentation in a *Crepsis* hybrid. H., 19:284-302.
- 1935a. Cyto-genetic studies on hybrids between two *Phleum* species. H., 20:103-136.
- 1935b. Chromosome behavior in some *Nicotiana* hybrids. H., 20:251-272.

- MÜNTZING, A. 1936. The evolutionary significance of autopolypoidy. H., 21:263-378. Murie, A. 1933. The ecological relationship of two subspecies of *Peromyscus* in the Glacier Park region, Montana. *Occ. Papers Mus. Zool.*, Michiganeko Unibertsitatea, 270:1-17.
- NAVASHIN, M. S. 1929. Über die Veränderung von Zahl und Form der Chromosomen infolge der Hybridization. *Z.Z.m.A.*, 6:195-233.
- 1934. Chromosome alterations caused by hybridization and their bearing upon certain genetic problems. C., 5:169-203.
- *NAWASHIN, S. 1912. Sur le dimorphisme nucléaire des cellules somatiques de *Galtonia candicans*. *Bull. Acad. Imp. Sci. Petersbourg*, VI saila, 4: 373-385.
- 1927. Zellkerndimorphismus bei *Galtonia candicans* Des. und einigen verwandten Monokotylen. *Ber. Deut. Bot. Ges.*, 45:415-428.
- NEWMAN, H. H. 1914. Modes of inheritance in teleost hybrids. *J.E.Z.*, 16: 447-499. 1915. Development and heredity in heterogenic teleost hybrids. *J.E.Z.*, 18:511-576.
- NEWTON, W. C. F. eta C. PELLEW. 1929. *Primula kewensis* and its derivatives. *J.G.*, 20:405-467.
- NIKORO, Z., S. GUSSEV, E. PAVLOV eta I. GRIASNOV. 1935. The regularities of sex isolation in some stocks of *Drosophila melanogaster*. *B.Zh.*, 4:569-585.
- NILSSON, F. 1934. Studies in fertility and inbreeding in some herbage grasses. H., 19:1-162.
- 1935. Amphidiploidy in the hybrid *Festuca arundinacea* x *gigantea*. H., 20:181-198.
- NISHIYAMA, J. 1934. The genetics and cytology of certain cereals. VI. Chromosome behavior and its bearing on inheritance in triploid *Avena* hybrids. *Mem. College Agr. Kyoto*, 32:1-157.
- NOBLE, G. K. 1934. Experiments with the courtship of lizards. *Natural History*, 34:1-15.
- OLIVER, C. P. 1932. An analysis of the effect of varying the duration of X-ray treatment upon the frequency of mutation. *Z.i.A.V.*, 61:447-488.

- eta E. W. Van Atta. 1932. Genetic and cytological correlation of chromosome aberrations of *Drosophila*. P.VI.C.G., 2:145-147.
- *ORMANCEY, 1849. Recherches sur l'étui penial considéré comme limite de l'espèce dans les Coleoptères. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, saila 3, 12.
- OSBORN, H. F. 1927. The origin of species V. Speciation and mutation. *A.N.*, 61:5-42.
- PAINTER, T. S. 1928. A comparison of the chromosomes of the rat and mouse with reference to the question of chromosome homology in mammals. *G.*, 13:180-189.
- 1934. A new method for the study of chromosome aberrations and the plotting of chromosome maps in *Drosophila melanogaster*. *G.*, 19: 175-188.
- PARISER, K. 1927. Die Zytologie und Morphologie der triploiden Intersexe des rückgekreuzten Bastards von *Saturnia pavonia* L. und *Saturnia pyri* Schiff. *Z.Z.m.A.*, 5:415-447.
- *PASCHER, A. 1916. Über die Kreuzung einzelliger Haploider-organismen Chlamydomonas. *Ber. Deut. Bot. Ges.*, 34:228-242.
- PATAU, K. 1935. Chromosomenmorphologie bei *Drosophila melanogaster* und *Drosophila simulans* und ihre genetische Bedeutung. *Naturwiss.*, 23:537-543. Patterson, J. T. eta H. J. Muller. 1930. Are «progressive» mutations produced by X-rays? *G.*, 15:495-578.
- PELLEW, C eta E. R. SANSOME. 1932. Genetical and cytological studies on the relations between Asiatic and European varieties of *Pisum sativum*. *J.G.*, 25:25-54.
- PETO, F. H. 1933. The cytology of certain intergeneric hybrids between *Festuca* and *Lolium*. *J.G.*, 28:113-156.
- PETROV, S. G. 1936. The population of fowl near Shabalino. *B.Zh.*, 5:57-78. Philiptchenko, Jur. 1934. Genetics of soft wheats. *Ogiz*, Mosku-Leningrad.
- PHILLIPS, J. C. 1915. Experimental studies of hybridization among ducks and pheasants. *J.E.Z.*, 18:69-143.
- 1921. A further report on species crosses in birds. *G.*, 6:366-383.

- PHILP, J. eta C. L. HUSKINS. 1931. The cytology of *Matthiola incana* R.Br. especially in relation to the inheritance of double flowers. J.G., 24:359- 404.
- PIAGET, J. 1929. Les races lacustres de la *Limnaea stagnalis* L. *Bull. Biol. France Belgique*, 63:424-455.
- PICTET, A. 1926. Localisation dans une région du Parc national Suisse, d»une race constante de papillons exclusivement composée d»hybrides. *Revue Suisse Zool.*, 33:399-406.
- 1928a. Le déterminisme des proportions numériques entre les divers composants d»une population mixte de Lépidoptères. *Revue Suisse Zool.*, 35:214-246.
- 1928b. Les conditions du déterminisme des proportions numérique entre les composants d»une population polymorphe de Lépidoptères. *Revue Suisse Zool.*, 35:473-505.
- 1936. La zoogéographie expérimental dans ses rapports avec la génétique. *Mem. Musée Hist. Natur. Belgique*, Salla 2, 3:233-282.
- PINNEY, E. 1918. A study of the relation of the behavior of the chromatin to development and heredity in teleost hybrids. *J. Morphology*, 31:225-291
- 1922. The initial block to normal development in cross-fertilized eggs. *J. Morphology*, 36:401-419.
- POLL, H. 1910. Über Vogelmischlinge. *Ber. V. Internat. Ornithol. Kongr.* :399-468.
- POLL, H. 1920. Pfaumischlinge (Mischlingsstudien VIII). *Arch. mikr. Anat. Festschrift Hertwig* :365-458.
- POOLE, C. 1931. The interspecific hybrid, *Crepis rubra* x *C. foetida*, and some of its derivatives. I. *Univ. Calif. Publ. Agric.*, 6:169-200.
- 1932. The interspecif hybrid, *Crepis rubra* x *C. foetida*, and some of its derivatives. II. *Univ. Calif. Publ. Agric.*, 6:231-255.
- POULSON, D. F. 1937. Chromosomal deficiencies and the embryonic development of *Drosophila melanogaster*: P.N.A.S., 23:133-137.
- POULTON, E. B. 1908. Essays on evolution. Clarendon, Oxford.
- PRATT, H. S. 1935. A manual of the common invertebrate animals exclusive of insects. *Blakiston»s*, Filadelfia.

- QUAYLE, H. J. (prentsan). The development of resistance in certain scale insects to hydrocyanic acid. *Hilgardia*.
- *RABINERSON, A. I. 1925. Investigations upon the natural history of the Murman herring (*Clupea harengus*). *Bull. Bureau. Appl. Ichthyology*, Leningrad, 3.
- RANCKEN, C. 1934. Zytologische Untersuchungen an einigen wirtschaftlich wertvollen Wiesengräsern. *Acta Agralia Fennica*, 29:1-92.
- RENNER, O. 1929. Artbastarde bei Pflanzten. *Borntraeager*, Berlin.
- 1934. Die pflanzlichen Plastiden als selbständige Elemente der genetischen Konstitution. *Ber. Mat. Phys. Klasse Sachsichen Akad. Wiss.*, 86:241-266.
- 1936. Zur Kenntniss der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. *Flora*, 30:218-290.
- RENSCH, B. 1929. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. *Borntraeager*, Berlin.
- 1936. Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei Vögeln und Saugem. *Arch. Naturgesch.*, N.F., 5:317-363.
- RICHARDSON, M. M. 1935. Meiosis in *Crepis* II. Failure of pairing in *Crepis capillaris* (L) Wallr. *J.G.*, 31:119-143.
- 1936. Structural hybridity in *Lilium martagon album* x *L. hansonii*. *J.G.*, 32:411-450.
- ROBERTSON, W. R. B. 1915. Chromosome studies. III. Inequalities and deficiencies in homologous chromosomes: their bearing upon synapsis and the loss of unit characters. *J. Morphology*, 26:109-141.
- ROBSON, G. C eta O. W. RICHARDS. 1936. The variations of animals in nature. *Longmans Green*, Londres.
- ROMASCHOFF, D. D. 1931. On the conditions of equilibrium in populations. *B.Zh.*, 7:442-454.
- *ROSENBERG, O. 1909. Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* x *rotundifolia*. *K. Svensk. Vet. Handl.*, 43:1-64.
- 1930. Apogamie und Parthenogenesis bei Pflanzen. *Borntraeager*, Berlin.

- ROUBAUD, E. 1920. Les conditions de nutrition des Anophèles en France (*Anopheles maculipennis*) et la rôle du bétail dans la prophylaxie du paludisme. *Ann. Inst. Pasteur*, 34:181-228.
- 1932. Les races trophiques de *I»Anopheles maculipennis* décelées par les élevages expérimentaux comparés. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 194: 1694-1696.
- RYBIN, V. A. 1929. Über einen allotetraploiden Bastard von *Nicotiana tabacum* x *Nicotiana sylvestris*. *Ber. Deut. Bot. Ges.*, 37:385-394.
- 1927. Polyploid hybrids of *Nicotiana tabacum* L. x *Nicotiana rustica* L. *Bull. Appl. Botany*, 17:191-240.
- SACHAROW, W. W. 1935. Iod als chemischer Faktor, der auf den Mutation-sprozess von *Drosophila melanogaster* wirkt. *B.Zh.*, 4:107-112.
- 1936. Iod als chemischer Faktor, der auf den Mutationsprozess von *Drosophila melanogaster* wirkt. *Genetica*, 18:193-216.
- SALTYKOVSKY, A. I. eta V. S. FEDOROV. 1936. Chlorophyll abnormalities in white mustard (*Synapis alba*). *Bull. Appl. Bot.*, Ser. 2, 9:287-305.
- SAMJATINA, N. D. eta O. T. POPOVA. 1934. Der Einfluss von Iod auf die Entstehung von Mutationen bei *Drosophila melanogaster*. *B.Zh.*, 3: 679-693.
- SANSOME, E. R. 1931. Chromosome associations in *Pisum*. *J.G.*, 25:35-54.
- *SANSOME, F. W. eta S. S. ZILVA. 1933. Polyploidy and vitamin C. *Biochem. Journal*, 27:1935-1941.
- SAPEHIN, A. A. 1928. Hylogenetic investigations of the vulgare group of *Triticum*. *Bull. Appl. Bot.*, 19:127-166.
- SAPEHIN, L. A. 1928. Hylogenetics of durum wheat. *Bull. Appl. Bot.*, 19: 167-224.
- SATINA, S. eta A. F. BLAKESLEE. 1935. Fertilization in the incompatible cross *Datura stramonium* x *D. metel*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 62:301-312.
- SAVELIEV, V. 1928. On the manifold effect of the gene vestigial in *Drosophila melanogaster*. *Travaux Soc. Natur. Leningrad*, 63:65-88.

- SAX, K. 1922. Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids. *G.*, 7:513-552.
- 1935- The cytological analysis of species hybrids. *Bot. Review*, 1:100-117.
- eta Edgar Anderson. 1933. Segmental interchange in chromosomes of *Tradescantia*. *G.*, 18:53-94.
- eta H. J. Sax. 1924. Chromosomes in genus cross. *G.*, 9:454-464.
- SCHEURING, L. 1929-30. Die Wanderungen der Fische. *Ergebnisse Biol.*, 5: 405-691; 6:4-304.
- SCHMIDT, J. 1917. Statistical investigations with *Zoarcus viviparus*. *J.G.*, 7:105- .
- 1923. Racial investigations. V. Experimental investigations with *Zoarcus viviparus* L. *C.R. Travaux Lab. Carlsberg*, 14, Alea 9:1-14.
- SCHNAKENBECK, W. 1931. Zum Rassenproblem bei den Fischen. *Zeit. Morph. Ökologie Tiere*, 21:409-566.
- SCHULTZ, J. 1926. Radiation and the study of mutations in animals. *Biol. Effects of Radiation*, 2:1209-1261.
- eta Th. Dobzhansky. 1933. Triploid hybrids between *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. *J.E.Z.*, 65:73-82.
- SEILER, J. 1925. Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen I. *J. Klaus Arch. Vererb. Sozialanthrop., Rassenhygiene*, 1:63-117.
- 1927. Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlichen Schmetterlinge. *B.Z.*, 47:426-446.
- *SEMENOV-TIAN-SHANSKY, A. 1910. Die taxonomische Grenzen der Art und ihrer Unterabteilungen. Berlin.
- SEREBROVSKY, A. S. 1927. Genetic analysis of the population of domestic fowl of the Daghestan mountaineers. *J. Exp. Biol. (Errusia)*, 3:62-146.
- 1929. A general scheme for the origin of mutations. *A.N.*, 63:374-378.
- 1935- Hybridization of animals. *Biomedgiz*, Mosku-Leningrad.
- SHEN, T. H. 1932. Cytologische Untersuchungen über Sterilität bei

- München von *Drosophila melanogaster*; etc., Z.Z.m.A., 15:547-580.
- SINGLETON, W. R. 1932. Cytogenetic behavior of fertile tetraploid hybrids of *Nicotiana rustica* and *Nicotiana paniculata*. G., 17:510-544.
- SIPKOV, T. P. 1936. A contribution to the cytology of Agropyrum-Triticum hybrids. *Bull. Appl. Bot, Ser. 2*, 9:357-360.
- SKOVSTED, A. 1929. Cytological investigations of the genus Aesculus L. H., 12:64-70.
- 1935. Cytological studies on cotton. III. A hybrid between *Gossypium davidsonii* Kelt and *G. sturtii* F. Muell. J.G., 30:397-405.
- SMITH, L. 1936. Cytogenetic studies in *Triticum monococcum* L. and *T. aegilopoides* Bal. *Univ. Missouri Agric. Exp. Sta., Res. Bull.* 248:1-38.
- SMITH, S. G. 1935. Chromosome fragmentation produced by crossing over in *Trillium erectum* L. J.G., 30:227-233.
- SOROKIN, H. 1927. Cytological and morphological investigations on gynandromorphic and normal forms of *Ranunculus acris* L. G., 12:59-83.
- SPETT, G. 1931. Gibt es eine partielle sexuelle Isolation unter den Mutationen und der Grundform von *Drosophila melanogaster* Meig.? Z.i.A.V., 60: 63-83.
- *SPOONER, G. M. 1932. An experiment on breeding wild pairs of *Gammarus chevreuxi* at a high temperature with an account of two new recessive types of red eye. *J. Marine Biol. Ass.*, 18:337-354.
- STADLER, L. J. 1929. Chromosome number and the mutation rate in *Avena* and *Triticum*. P.N.A.S., 15:876-881.
- 1932. On the genetic nature of induced mutations in plants. P.V.I.C.G., 1:274-294.
- STADLER, L. J. 1933. On the genetic nature of induced mutation in plants. II. A haplo-viable deficiency in maize. *Missouri Agr. Exp. Sta. Research Bull.*, 204:1-29.
- STANDFUSS, M. 1896. Handbuch der paläarktischen Grossschmetterlinge für Forscher und Sammler. G. Fischer, Jena.
- STEINER, H. 1935. Vererbungsstudien an Vogelbastarden I. Einfache, monohybride Mendelspaltung beim Artbastard von *Amadi-*

- na erythrocephala* x *A. jasciata*. *Verh. Schweiz. Naturf. Ges.*, 116:348-349.
- STERN, C. 1929. Untersuchungen über Aberrationen des Y-Chromosoms von *Drosophila melanogaster*. *Z.i.A.V.*, 51:253-353.
- 1936. Interspecific sterility. *A.N.*, 70:123-142.
- STONE, L. H. A. 1933. The effect of X-radiation on the meiotic and mitotic divisions of certain plants. *Ann. Bot.*, 47:815-825.
- STORER, T. J. eta P. W. GREGORY. 1934. Color aberrations in the pocket gopher and their probable genetic explanation. *J. Mammalogy*, 15:300-312.
- STRASBURGER, E. H. Über Störungen der Eientwicklung bei Kreuzungen von *Epilackna ckrysomelina* F. mit *Epilachna capensis* Thunb. *Z.i.A.V.*, 71: 538-545.
- STUBBE, H. 1930-32. Untersuchungen über experimentelle Auslösung von Mutationen bei *Antirrhinum majus*. *Z.i.A.V.*, 56:1-38; 60:474-513.
- 1933. Labile Gene. *Bibliogr. Genetica*, 10:299-356.
- 1935. Das Merkmal acorrugata, eine willkürlich auslösbare, dominante und labile Genmutation von *Antirrhinum majus*. *Nachr. Ges. Wiss. Gottingen, Biol.*, N.F., 2:57-88.
- STURTEVANT, A. H. 1915a. A sex-linked character in *Drosophila repleta*. *A.N.*, 49:189-192.
- 1915b. Experiments on sex recognition and the problem of sexual selection in *Drosophila*. *J. Animal Behavior*, 5:351-366.
- 1917. Genetic factors affecting the strength of linkage in *Drosophila*. *P.N.A.S.*, 3:555-558.
- 1918. An analysis of the effects of selection. *Carnegie Inst. Washington, Publ.* 264:1-68.
- 1920-21. Genetic studies on *Drosophila sintulans*. *G.*, 5:488-500; 6:179-207.
- 1921. The North American species of *Drosophila*. *Carnegie Inst. Washington, Publ.* 301:1-150.
- 1923. Inheritance of direction of coiling in *Limnaea*. *S.*, 58:269-270.

- 1925. The effect of unequal crossing over at the Bar locus of *Drosophila*. G., 10:117-147.
- 1926. A crossover reducer in *Drosophila melanogaster* due to inversion of a section of the third chromosome. B.Z., 46:697-702.
- 1929a. The genetics of *Drosophila simulans*. *Carnegie Inst. Washington, Publ.* 399:1-62.
- STURTEVANT, A. H. 1929b. The claret mutant type of *Drosophila simulans*; a study of chromosome elimination and of cell lineage. *Zeit. wiss. Zool.*, 135:323-355.
- 1931. Known and probable inverted sections of the autosomes of *Drosophila melanogaster*. *Carnegie Inst. Washington, Publ.* 421:1-27.
- eta G. W. Beadle. 1936. The relations of inversions in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster* to crossing over and disjunction. G., 21:554-604.
- eta Th. Dobzhansky. 1936a. Geographical distribution and cytology of «sex ratio» in *Drosophila pseudoobscura*. G., 21:473-490.
- 1936b. Inversions in the third chromosome of wild races of *Drosophila pseudoobscura*, and their use in the study of the history of the species. P.N.A.S., 22:448-450.
- eta C. R. Plunkett. 1926. Sequence of corresponding third chromosome genes in *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans*. B.B., 50:56-60.
- eta C. C. Tan. 1937. The comparative genetics of *Drosophila pseudoobscura* and *D. melanogaster*. J.G., Alea 34:415-439.
- SUKATSCHEW, W. 1928. Einige experimentelle Untersuchungen über den Kampf ums Dasein zwischen Biotypen derselben Art. Z.i.A.V., 47:54-74.
- SUMNER, F. B. 1923. Results of experiments in hybridizing subspecies of *Peromyscus*. J.E.Z., 38:245-292.
- 1924a. The stability of subspecific characters under changed conditions of environment. A.N., 58:481-505.
- 1924b. Hairless mice. J.H., 15:475-481.

- 1929. The analysis of a concrete case of intergradation between two subspecies. P.N.A.S., 15:110-120, 481-493.
- 1930. Genetic and distributional studies of three subspecies of *Peromyscus*. J.G., 23:275-376.
- 1932. Genetic, distributional, and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (*Peromyscus*). *Bibliogr. Genetica*, 9:1-116.
- and R. R. Huestis. 1925. Studies of coat-color and foot pigmentation in subspecific hybrids of *Peromyscus eremicus*. B.B., 48:37-55.
- SUTTON, W. S. 1903. The chromosomes in heredity. B.B., 4:231-251.
- SVESHNIKOVA, I. eta J. BELEKHOVA. 1936. Translocations in an interspecific hybrid. *Bull. Appl. Bot., Ser. 2*, 9:63-70.
- SWESCHNIKOWA, I. 1928. Die Genese des Kerns in Genus *Vicia*. V.K.V., 2:1415-1421. Tan, C. C. 1935. Salivary gland chromosomes in the two races of *Drosophila pseudoobscura*. G., 20:392-402.
- eta J. C. Li. 1934. Inheritance of the elytral color patterns of the lady-bird beetle, *Harmonia axyridis* Pallas. A.N., 68:252-265.
- TEDIN, O. 1925. Vererbung, Variation und Systematik in der Gattung *Camelina*. H., 6:275-386.
- THOMPSON, W. P. 1925. The correlation of characters in hybrids of *Triticum durum* and *Triticum vulgare*. G., 10:285-304.
- 1931. Cytology and genetics of crosses between fourteen- and seven-chromosome species of wheat. G., 16:309-324.
- THORPE, W. H. 1930. Biological races in insects and allied groups. *Biol. Reviews*, 5:177-212.
- TIMOFEEFF-RESSOVSKY, H. 1935. Divergens, eine Mutation von *Epilachna chrysomelina* F. Z.i.A.V., 68:443-453.
- eta N. W. Timofeeff-Ressovsky. 1927. Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster* Population. A.E., 109:70-109.
- TIMOFEEFF-RESSOVSKY, N. W. 1929. Rückgenovariationen und die Genovariabilität in verschiedenen Richtungen. I. Somatische Genovariationen der Gene W, w^e, und w bei *Drosophila melanogaster* unter dem Einfluss der Röntgenbestrahlung. A.E., 115:620-634.

- 1931. Reverse genovariations, and gene mutations in different directions. II. The production of reverse genovariations in *Drosophila melanogaster* by X-ray treatment. J.H., 22:67-70.
- 1932. Verschiedenheit der «normalen» Allele der white-Series aus zwei geographisch getrennten Populationen vom *Drosophila melanogaster*. B.Z., 52:468-476.
- 1933a. Rückgenmutationen und die Genmutabilität in verschiedenen Richtungen. III. Röntgenmutationen in entgegengesetzten Richtungen am forked-Locus von *Drosophila melanogaster*. Z.i.A.V., 64:173-175.
- 1933b. Rückgenmutationen und die Genmutabilität in verschiedenen Richtungen. IV. Röntgenmutationen in verschiedenen Richtungen am white-Locus von *Drosophila melanogaster*. Z.i.A.V., 65:278-292.
- 1933c. Rückgenmutationen und die Genmutabilität in verschiedenen Richtungen. V. Gibt es ein wiederholtes Auftreten identischer Allele innerhalb der white-Allelenreihe von *Drosophila melanogaster*? Z.i.A.V., 66:165-179.
- 1933d. Über die relative Vitalität von *Drosophila melanogaster* Meigen und *Drosophila funebris* Fabricius unter verschiedenen Zuchtbedingungen, in Zusammenhang mit den Verbreitungsarealen dieser Arten. Arch Naturgesch., N.F., 2:285-290.
- 1934a. The experimental production of mutations. *Biol. Reviews*, 9:411-457.
- 1934b. Über den Einfluss des genotypischen Milieus und der Außenbedingungen auf die Realisation des Genotyps. *Nachr. Ges. Wiss. Gottingen, Biologie*, N.F., 1:53-106.
- 1934c. Über die Vitalität einiger Genmutationen und ihrer Kombinationen bei *Drosophila funebris* und ihre Abhängigkeit vom «genotypischen» und vom äusseren Mileau. Z.i.A.V., 66:319-344.
- 1934d. Auslösung von Vitalitätsmutationen durch Röntgenbestrahlung bei *Drosophila melanogaster*. *Strahlentherapie*, 51:658-663.

- TIMOFEEFF-RESSOVSKY, N. W. 1935a. Über geographische Temperaturras-
sen bei *Drosophila funebris* F. Arch. Naturgesch., N.F., 4:245-
257.
- 1935b. Auslösung von Vitalitätsmutationen durch Röntgenbes-
trahlung bei *Drosophila melanogaster*. Nachr. Ges. Wiss. Götting-
en, Biologie, N.F., 1:163-180.
- 1937. Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungsle-
hre. Theodor Steinkopff, Dresden und Leipzig.
- , K. G. Zimmer eta M. Delbrück. 1935. Über die Natur der Gen-
mutation und der Genstruktur. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Bio-
logie, N.F., 1:189-245.
- TISCHLER, G. 1906. Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzel-
len bei Ribes-Hybriden. *Jahrb. wiss. Bot.*, 42:545-578.
- TOYAMA, K. 1912. On certain characteristics of the silk-worm which are
apparently non-Mendelian. B.Z., 32:593-607.
- TSCHEWTERIKOFF, S. S. 1926. On certain features of the evolutionary pro-
cess from the viewpoint of modern genetics. *J. Exp. Biol.* (Erru-
sia), 2:3-54.
- 1927. Über die genetische Beschaffenheit wilder Population.
V.K.V., 2:1499-1500.
- TURESSON, G. 1922. The genotypical response of the plant species to the
habitat. H., 3:211-350.
- 1925. The plant species in relation to habitat and climate. H., 3:
147-236.
- 1926. Studien über *Festuca ovina* L. H., 8:161-206.
- 1929. Ecotypical selection in Siberian *Dactylis glomerata*. H.,
12: 335-351.
- 1930. The selective effect of climate upon plant species. H., 14:
99-152.
- 1931. The geographical distribution of the alpine ecotypes of
some Eurasiatic plants. H., 15:329-346.
- UPCOTT, M. 1936. The parents and progeny of *Aesculus carnea*. J.G., 33:
135-149.

- VANDEL, A. 1928. La parthénogenèse géographique. *Bull. Biol. France Belgique*, 62:164-281.
- 1934. La parthénogenèse géographique. *Bull. Biol. France Belgique*, 68:419-463.
- VAVILOV, N. I. 1928. Geographische Genzentren unserer Kulturpflanzen. *V.K.V.*, 1:342-369.
- WACHS, H. 1926. Die Wanderungen der Vögel. *Ergebnisse Biol.*, 1:479-637.
- WATKINS, A. E. 1930. The wheat species: a critique. *J.G.*, 23:173-263.
- 1932. Hybrid sterility and incompatibility. *J.G.*, 25:125-162.
- WEBBER, J. M. 1930. Interspecific hybridization in *Nicotiana* XI. The cytology of a sesquidiploid hybrid between *tabacum* and *sylvestris*. *U.C.P.B.*, 11:319-354.
- WEIER, F. 1933. Die Rassenfrage bei *Culex pipiens* in Deutschland. *Zeit. Parasitenkunde*, 8:104-115.
- *WELDON, W. F. R. 1899. Presidential address. *British Ass. Adv. Sci.*, D saila (1898):887-902.
- WETTSTEIN, F. VON. 1924. Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage. *Z.i.A.V.*, 33:1-236.
- 1928. Morphologie und Physiologie des Formwechsels der Moose auf genetischer Grundlage II. *Bibliot. Genetica*, 10:1-216.
- WICHLER, G. 1913. Untersuchungen über den Bastard *Dianthus armeria* x *Dianthus deltoides* nebst Bemerkungen über einige andere Art Kreuzungen der Gattung *Dianthus*. *Z.i.A.V.*, 10:177-232.
- WIEGAND, K. M. 1935. A taxonomist's experience with hybrids in the wild. *S.*, 81:161-166.
- WINGE, O. 1917. The chromosomes, their number and general importance. *C.R. Trav. Lab. Carlsberg*, 13:131-275.
- WINKLER, H. 1916. Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Zeit. Bot.*, 8:417-531.
- WOOLSEY, C. I. 1915. Linkage of chromosomes correlated with reduction in numbers among the species of a genus, also within a species of the Locustidae. *B.B.*, 28:163-187.
- WRIGHT, S. 1921. Systems of mating. *G.*, 6:111-178.

- 1925. The factors of the albino series of guinea-pigs and their effects on black and yellow pigmentation. *G.*, 10:223-260.
- 1929. Fisher's theory of dominance. *A.M.*, 63:247-279.
- 1930. The genetical theory of natural selection. *J.H.*, 21:349-356.
- 1931a. Evolution in Mendelian populations. *G.*, 16:97-159.
- 1931b. Statistical theory of evolution. *Amer. Stat. Journ., Suppl.*: 201-208.
- 1932. The rôles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. *P.V.I.C.G.*, 1:356-366.
- 1934. Physiological and evolutionary theories of dominance. *A.N.*, 68:24-53.
- 1935. Evolution in populations in approximate equilibrium. *J.G.*, 30:257-266.
- WULFF, E. V. 1932. Introduction to the historical geography of plants. *Inst. of Plant Breeding*, Leningrad.
- YARNELL, S. H. 1931. Genetic and cytological studies on *Fragaria*. *G.*, 16: 422-454.
- ZIMMERMANN, K. 1931. Studien über individuelle und geographische Variabilität paläarktischer *Polistes* und verwandter Vespiden. *Zeit. Morph. Ökol. Tiere*, 22:173-230.
- 1936. Die geographische Rassen von *Epilachna chrysomelina* F. und ihre Beziehungen zu *Epilachna capensis* Thunb. *Z.i.A.V.*, 71:527-537.

IRUDIAK

1. Kolore-diseinuak, <i>Harmonia axyridis</i> espeziearen aldaeretan.....	52
2. <i>Coccinella septempunctata</i> ren elitroetako puntuen tamainaren bariazio geografikoa	56
3. Ilajearen parte koloredunaren tamaina nola heredatzen den, <i>Peromyscus polionotus</i> x <i>P. leucocephalus</i> sagu-gurutzaketan.....	58
4. (a) Kromosoma normalak; (b) murrizketa; (c) bikoizketa; (d) translokazio heterozigotikoa; (e) translokazio homozigotikoa; (f) alderantzikatze heterozigotikoa; (g) alderantzikatze homozigotikoa.	76
5. Bi kromosomaren arteko translokazioa (b-e) eta hiru kromosomaren artekoa (g-j).....	84
6. Kromosoma-parekatzea, alderantzikatzearen ondorioz heterozigoto diren banakoen listu-guruineko zeluletan	90
7. <i>Drosophila pseudoobscurae</i> A eta B arrazen hirugarren kromosoman aurkitutako gene-antolaketaren eskema filogenetikoa...	93
8. <i>Drosophila pseudoobscurae</i> A arrazaren hirugarren kromosoman aurkitutako gene-antolaketaren banaketa geografikoa	94
9. (d) Alderantzikatze-heterozigotoen gaingurutzaketa eta hortik sortutako kromosomak, bi ardatz-lotunekoak edo lotunerik gabekoak. (e) <i>Lilium martagon</i> x <i>Lilium hansonii</i> hibridoaren kromatina-zubiak.....	97
10. Metafase-kromosomen plakak, <i>Crepis</i> generoko sei espezieetan	102
11. Metafase-kromosomen plakak, <i>Drosophila</i> generoko hainbat espezieetan.....	103
12. Kromosoma-parekatzea <i>Drosophila pseudoobscura</i> x <i>D. miranda</i> hibridoaren listu-guruinetako zeluletan	110

13. <i>Drosophila pseudoobscuraren</i> eta <i>D. mirandaren</i> gene-antolaketen konparaketa.....	111
14. <i>Partula taeniataren</i> maskorraren forma Moorea uharteko ibar ezberdinetan	135
15. Gene-maiztasunen banaketa, hautespenaren, mutazioaren eta migrazioaren presio ezberdinen eraginpeko populazio-tamaina ezberdinetan	181
16. Populazio-tamainaren eragina gene-maiztasunen banaketan.....	188
17. Tamaina ezberdineko eta kondizio ezberdinen mendeko populazioen patua, gene-konbinazioen «eremuan».....	189
18. Errefauaren (a), azaren (b) eta bien arteko hibridoak (c) fruituak eta kromosomak, (c) F ₁ hibridoaren diploidea; (e) <i>Raphanobrassica</i> generoaren tetraploidea; (d) triploidea; (f) pentaploidea	203
19. <i>Drosophila melanogasteren</i> bi andui, gurutzatutakoan hibrido ar antzuak sortzen dituzte dituztenak	267
20. <i>Drosophila melanogasteren</i> eta <i>D. artificialisen</i> bigarren kromosomaren eta hirugarren kromosomaren zatien antolaketa.....	273
21. <i>Drosophila pseudoobscuraren</i> A eta B arrazen arteko hibridoak testikulu-tamaina	282
22. <i>Drosophila pseudoobscuraren</i> A eta B arrazen arteko hibridoak testikulu-tamaina	283

AURKIBIDEA

HITZAURREA	7
EGILEAREN HITZAURREA	33
I ANIZTASUN ORGANIKOA	37
II GENE-MUTAZIOA	49
III MUTAZIOA, ARRAZA- ETA ESPEZIE-EZBERDINTASUNEN OINARRI	73
IV ALDAKETA KROMOSOMIKOAK.....	107
V BARIAZIOA, POPULAZIO NATURALETAN	151
VI HAUTESPENA	179
VII POLIPLOIDIA	219
VIII BAKARTZE-MEKANISMOAK	253
IX ANTZUTASUN HIBRIDOA.....	283
X ESPEZIEAK UNITATE NATURAL GISA	327
BIBLIOGRAFIA	345
IRUDIAK.....	385
AURKIBIDEA	387

