

5. Evoluutiotekijöiden vaikutusalue 58

5.1 Lajiutuminen 58

- 5.1.1 Kokeellisesti todistettuja lajiutumistapahtumia 58
- 5.1.2 Lajiutumisen seurauksia 59
- 5.1.3 Lajiutumisen nopeus 62
- Erikostuminen muuntelupotentiaalin erilaisten rajoitusten kautta
- 5.1.4 Yhteenveto 63

5.2 Mutaatio 63

- 5.2.1 Spontaanit ja keinotekoisesti aiheutetut mutaatiot 63
- 5.2.2 Polyploidia 65
- Polyploidia ja evoluutio
- 5.2.3 Mikroevoluutio + aika = makroevoluutio? 67
- 5.2.4 Toistuvien muunnelmien sääntö 68

5.2.5 Positiiviset mutaatiot 68

Lentokyvyttömät hyönteiset • Sokeat luolakalat

5.2.6 Yhteenveto 69

5.3 Rekombinaatio 69

5.4 Valinta 70

5.4.1 Valintaprosessi luonnossa 70

Lievästi haitalliset mutaatiot • Koivumittari (*Biston betularia*) • Suojaväri ja jäljittely • Sirppisoluanemia • Hyönteisten DDT-resistenssi • Rinnakkaisevoluutio • Seksuaalinen valinta • Sopeutuminen ja makroevoluutio • Yhteenveto

5.4.2 Valinta keinotekoisissa olosuhteissa: jalostus 75

Jalostustyön tuloksia • Mutaatiojalostus • Vehnä • Yhteenveto

6. Makroevoluutio 80

6.1 Monimutkaiset biologiset rakenteet 80

Kannukasvi *Nepenthesin* kannulehti • Liskojen kuuloluut • Vatsassa hautova sammakko *Rheobatrachus silus* • Fitness-maasto • Yhteenveto

6.2 Teknisten systeemien evoluutio 84

6.3 Makroevoluution selitysrityksiä 84

- 6.3.1 Aikatekijä 85
- 6.3.2 Additiivisen typogeneesin teoria 85

6.3.3 Punktualismi 86

6.3.4 Esisopeutuminen 87

6.3.5 Neutraali makroevoluutio 88

Kaksoisfunktio

6.3.6 Kriittinen evoluutioteoria 89

6.3.7 Evoluution systeemiteoria 91

Määritelmä ja pääväittämät • Kriittisiä huomioita ja vastaväitteitä

6.4 Yhteenveto 93

Kausaalinen evoluutiotutkimus: evoluutio organismien tasolla

Osa
III



5 Evoluutiotekijöiden vaikutusalue

Tarkastelemme tässä luvussa tunnettujen evoluutiotekijöiden tehokkuutta. Mitä vaikutuksia on mutaatiolla, valinnalla, rekombinaatiolla, isolaatiolla, lajiutumisella ja muilla tekijöillä kokeellisen biologian tulosten ja luonnossa tehtyjen havaintojen perusteella? Mitä johtopäätöksiä voi tehdä jalostustutkimuksesta? Koetulosten ja havaintojen perusteella arvioimme synteettisen evoluutioteorian edellyttämää todellista kehitystä (makroevoluutiota), eli uusien elimien ja rakenteiden syntyä.

Kuva 5.1 Uusien biologisten lajien syntyminen. Fär-saarille viety kotihiiri kehittyi siellä 300 vuodessa uudeksi biologiseksi lajiksi. Porto Santon kaniini on vastaavanlainen tapaus. 1400-luvulla istutettiin joitakin kaneja Madeiran pohjoispuolella olevalle Porto Santon saarelle. Eläimet villiintyivät eivätkä enää tavallisesti risteydy kantamuodon kanssa. Siksi ne voidaan katsoa uudeksi biologiseksi lajiksi.



5.1 Lajiutuminen

5.1.1 Kokeellisesti todistettuja lajiutumistapahtumia

Aloitamme evoluutiotekijöiden tutkimisen lajiutumisprosessista, joka kuvattiin jo kohdassa II.4.2.2. Siinä esitetty teoreettinen lajiutuminen on todistettu monien luonnossa havaittujen esimerkkien kautta. Fär-saarille tuotu kotihiiri kehittyi 300 vuodessa uudeksi biologiseksi lajiksi (kuva 5.1). Samanlainen tapaus on Porto Santon kaniini (kuva 5.1). Madeiran pohjoispuolella sijaitsevalle Porto Santon saarelle tuotiin 1400-luvulla muutamia kaniineja. Eläimet villiintyivät ja muuttuivat väriltään tummaan laavamaastoon sopiviksi. Erilaisten käyttäytymistapojen vuoksi ne eivät enää normaalisti risteydy tavallisen kanin kanssa, josta ne polveutuvat. Siksi niitä voidaan pitää uutena lajina. Isolaation johdosta on kyse esitsygoottisesta isolaatiomekanismista. Näissä tapahtumissa saattoi geenien ajautumisella olla merkitystä.

Etelä-Englannin raskasmetallien myrkyttämällä mailla syntyneet uudet kasvilajit ovat erityisen havainnollinen esimerkki uusien lajien synnystä. Kuva 5.2 osoittaa mitä siellä on tapahtunut. Raskasmetallien saastuttamilla kaivosalueilla maat ovat niin saastuneita, että tuulen sinne tuomat siemenet eivät yleensä idä tai alkaessaan itää, kuolevat nopeasti (†). Muutamat harvat yksilöt (taulukko 5.1) kykenevät kuitenkin kasvamaan ja lisääntymään. Niiden jälkeläisetkin kykenevät kasvamaan myrkytetyllä maalla. Geneettiset tutkimukset ovat osoittaneet, että kuonakasassa kasvavat kasvit tuskin (tai ei ollenkaan) kykenevät

risteytymään ympäristön myrkyttömällä alueilla olevien muotojen kanssa, joista ne polveutuvat. Biologisen lajikriteerin mukaan on syntynyt uusia lajeja. Biologisia lajeja syntyy siis myös nykyään luonnollisissa olosuhteissa. Onko tässä tapauksessa kyse alkavasta makroevoluutiosta? Tätä kysymystä tarkastelemme seuraavassa kappaleessa.

5.1.2 Lajiutumisen seurauksia

Mitä tapahtuu lajiutumisprosessissa? Mitä seurauksia on populaation jakautumisesta osapopulaatioihin? Miten populaation geenivarasto konkreettisesti muuttuu, kun se toistuvasti jakautuu osapopulaatioihin?

Edellä mainittuja kaivosten kuonakasoissa kasvavia kasveja tutkittiin geneettisesti. Tutkimus antaa hyvän vastauksen yllä esitettyihin kysymyksiin. Taulukosta 5.1 näemme, mitä on tapahtunut. Huomaamme, että kasvit, jotka kasvavat myrkytetyllä maaperällä, eivät ole saaneet mitään uusia ominaisuuksia. Kyky sietää myrkyä oli niissä jo (taulukon vasen palsta A) valmiina ennen kuin ne joutuivat myrkytettyyn maaperään. Tämä näkyy taulukon keskimmaisesta palstasta, jossa kerrotaan kuinka monella prosentilla normaalissa maaperässä kasvavista kasveista on myrkynsietokyky. Esimerkiksi 0,16% karvamesiheinin (*Holcus lanatus*) yksilöistä on myrkynsietokykyisiä myös silloin, kun ne kasvavat myrkyttömässä maaperässä. Taulukon oikea palsta kertoo mitkä lajit esiintyvät myrkytetyssä maaperässä (+), jossa kasvaa vain niitä lajeja, joiden yksilöistä on osa normaaleissakin olosuhteissa myrkyä sietäviä (keskimmaisessä palstassa on po-

sitiivinen arvo). Myrkyä kestävien muotojen osuus normaaleissa olosuhteissa on paljon suurempi kuin mutaationopeus (II.5.2, IV.7.1), joten myrkytoleranssia voidaan pitää kyseisten kasvien luonnollisena muunteluna.

Myrkynsietokyvyn periytyminen ja siihen liittyvä vähentynyt kyky risteytyä normaalissa maaperässä kasvavien yksilöiden kanssa, on hinta äärimmäisestä erikoistumisesta. Kuva 5.3 osoittaa, että suuresta joukosta eriasteisen myrkynsietokyvyn omaavia geneettisiä muunnelmia, vain yksi tai muutamia selviää. Normaalissa kasvupaikassa myrkyä kestävä muoto on vähemmän elinkykyinen ja esiintyy siksi vain harvoin (maksimaalisesti 0,16% karvamesiheinin tapauksessa). Myrkyllisessä maaperässä juuri tämä muoto on elinkykyisin.

Myrkynsietokyky johtuu todennäköisesti siitä, että mineraalisuolojen imeytyminen maaperästä on heikentynyt. Ei siis

Laji	A	B
Karvamesiheinä (<i>Holcus lanatus</i>)	0,16	+
Nurmiröllä (<i>Agrostis capillaris</i>)	0,13	+
Lampaannata (<i>Festuca ovina</i>)	0,07	-
Koiranheinä (<i>Dactylis glomerata</i>)	0,05	+
Metsälauha (<i>Deschampsia flexuosa</i>)	0,03	+
Tuokusimake (<i>Anthoxanthum odoratum</i>)	0,02	-
Punanata (<i>Festuca rubra</i>)	0,01	+
Englanninraiheinä (<i>Lolium perenne</i>)	0,005	-
Niittynurmikka (<i>Poa pratensis</i>)	0,0	-
Karheanurmikka (<i>Poa trivialis</i>)	0,0	-
Timotei (<i>Phleum pratense</i>)	0,0	-
Otasukapää (<i>Cynosurus cristatus</i>)	0,0	-
Nurmipuntarpää (<i>Alopecurus pratensis</i>)	0,0	-
Mäkihattara (<i>Bromus hordeaceus</i>)	0,0	-
Heinäkaura (<i>Arrhenatherum elatius</i>)	0,0	-

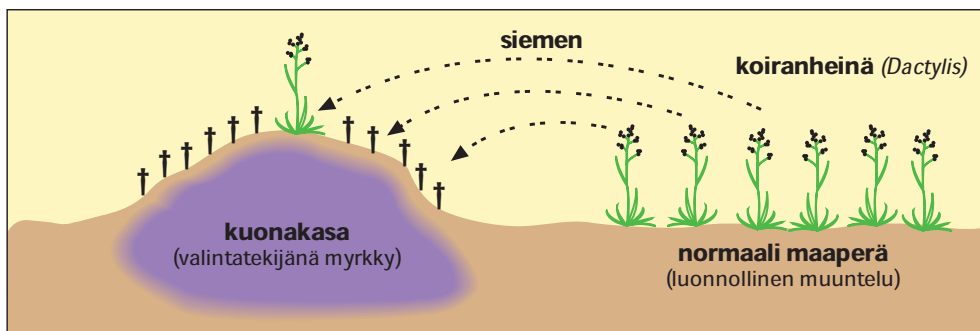


Karvamesiheinä (*Holcus lanatus*)



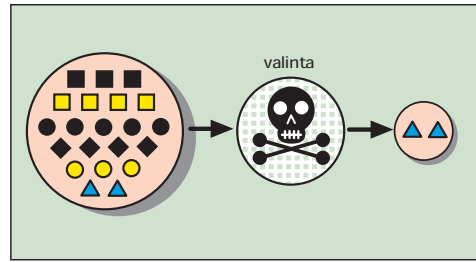
Koiranheinä (*Dactylis glomerata*)

Taulukko 5.1 A Raskasmetalleja sietävien yksilöiden määrä normaalipopulaatiossa tavallisessa ympäristössä ja **B** raskasmetalleja sietäviä yksilöitä saastuneessa maaperässä (+). Kaksi sietokykyistä lajia on kuvattu yllä.



Kuva 5.2 Kaivosten kuonakasoissa kasvavia kasveja. Useimmat kuonakasaan joutuneet siemenet eivät idä tai kuolevat nopeasti (†). Vain muutamat ennalta sopeutuneet kykenevät kasvamaan. Useissa tapauksissa tämä valintatapahtuma synnyttää uusia biologisia lajeja.

Kuva 5.3 Malli myrkylliseen maaperään erikoistuneiden kasvien synnystä. Runsaasta geenivarastosta (vrt kuva 4.4) valikoituu vain yksi (tai muutama) muoto (valinta).



ole kyse evolutiivisesta kehittymisestä vaan rajoituksesta, joka poikkeuksellisessa ympäristössä (myrkytetyssä maaperässä) osoittautuu edulliseksi (vrt III.5.2.5).

Kuva 5.4 esittää kaavamaisesti tällaisen tapahtuman. Kun populaatiosta A eriytyy osa, sisältää osapopulaation R_1 geenivarasto r_1 pääsääntöisesti vain osan alkuperäisen kokonaisgeenivaraston g alleelijoukosta. Esimerkiksi harvinaiset alleelit voivat kadota osapopulaatiosta. Parhaimmassa tapauksessa osapopulaatio sisältää saman määrän alleleja kuin alkuperäinen populaatio.

Geneettisen ajautumisen johdosta voi eriytnyt osapopulaatio kehittyä uudeksi roduksi ja, kuten myrkyllisessä maaperässä kasvavien kasvien tapauksessa, kehitys voi johtaa uuden biologisen lajin syntyyn. Jos populaatiosta eroaa osapopulaatio R_2 , on sen geenivarasto r_2 tavallisesti koostumukseltaan erilainen kuin geenivarasto r_1 . Erilaisesta mikroevoluutiosta johtuen voi rotu R_2 eriytyä rodusta R_1 niin kauas, että nämä rodut eivät enää kykene tuottamaan lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä. Alkuperäisen populaation kautta nämä rodut voivat kuitenkin säilyttää risteytysyhteyden (vrt esimerkki *Rana pipiens* luvussa II.3.3).

Eriytynyt osapopulaatio tai laji R_1 voi

edelleen jakautua osapopulaatioiksi R_{11} ja R_{12} , joiden geenivarasto on r_{11} ja r_{12} ja niin edelleen samoin seurauksin kuin ensimmäisessäkin jakautumisessa. Eriytyneiden rotujen geenivarastot ovat alkuperäiseen populaatioon nähden yhä köyhempiä eli niissä on yhä rajoitetumpi määrä eri alleleja. Siksi osapopulaation mahdollisten alleelikombinaatioiden määrä on huomattavasti vähäisempi kuin alkuperäisen populaation: rekombinaatiomahdollisuudet ovat pienentyneet. Tämä merkitsee, että eriytyneillä roduilla tai lajeilla on vähäisempi muuntelumahdollisuus, joka riippuu eri alleleien lukumäärästä ja mahdollisista alleeliyhdistelmistä. Tästä seuraa, että ne voivat entistä huonommin sopeutua muuttuviin ympäristöolosuhteisiin, koska niiden sopeutumiskyky on heikentynyt. Köyhtyneen geenivaraston omaavilla roduilla on huonompi mahdollisuus sopeutua ympäristön muutoksiin kuin rikkaan geenivaraston omaavalla alkuperäislajilla. Ne ovat siksi suuremmissa vaarassa kuolla sukupuuttoon.

Hollantilainen eläintieteilijä Duyvene de Wit on kuvannut näitä tapahtumia osuvasti (lainaus Kahle 1984, s 87, vrt kuva 5.6):

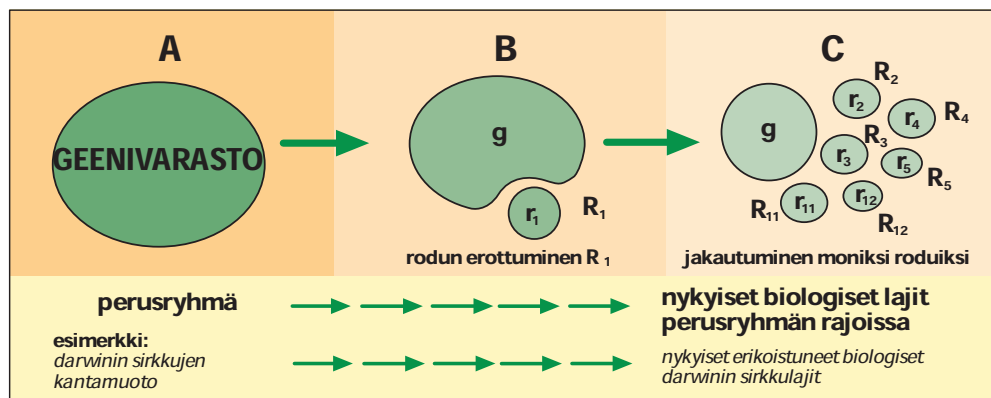
“Kun reunapopulaatio valmistautuu siirtymään uuteen elinympäristöön, se ei voi ottaa mukaansa kaikkia kantapopulaation geneejiä vaan vain osan. Jokainen uusi rotu tai laji, joka eriytyy toisesta omaa siksi köyhemmän geenivaraston. Geenivaraston pieneneminen on se hinta, minkä jokainen rotu ja laji joutuu maksamaan etuoikeudesta olla olemassa. Kun lajiutumispöessi toistuu useasti peräkkäin, syntyy lopulta

Kuva 5.4 Peräkkäinen osapopulaatioiden (R_1, R_2, \dots), joilla on geenivarasto r_1, r_2, \dots , eroaminen lähtöpopulaatiosta (geenivarasto g).

A Lähtötilanne

B Omaksi roduksi erottautunut osapopulaatio R_1 (geenivarasto r_1)

C Uusien osapopulaatioiden eroaminen roduiksi R_2, R_3 ja R_4 (geenivarasto r_1, r_2 ja r_3). Rotu R_1 on vielä jakautunut osapopulaatioiksi R_{11} ja R_{12} (geenivarasto r_{11} ja r_{12}). Darwinin sirkut edustavat ilmeisesti vaihetta C, jossa on 14 eri lajia, jotka eivät risteytymielessä ole täysin erossa toisistaan, vrt II.4.3.



lajeja, joiden geenivarasto on niin köyhtynyt, että jo suhteellisen pienikin muutos ympäristöolosuhteissa riittää viemään sen sukupuuton partaalle. Ympäristöolosuhteisiin sopeutuminen, joka johtuu rekombinaatiomahdollisuuksien vähentymisestä, johtaa lopulta geneettiseen minimiilaan, jonka ylittymisen jälkeen eloonjääminen ei enää ole mahdollista. Äärimmillen sopeutuneiden ja erikoistuneiden lajien ja rotujen traagisena kohtalona on väistämätön geneettinen kuolema.”

sopeutumisaste		muuntelukyky
korkea	<— —>	vähäinen
vähäinen	<— —>	korkea

Kuva 5.5 Sopeutumisasteen ja muuntelun välinen yhteys.

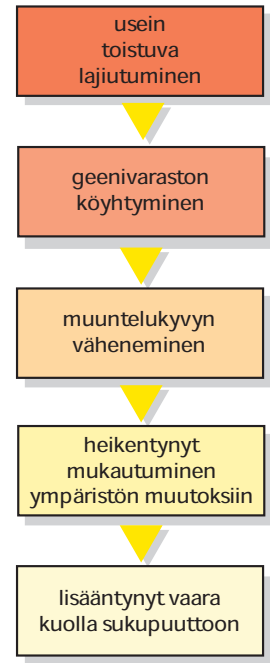
Jakautuneet rodut saattavat olla paremmin sopeutuneita ympäristöönsä valinnan seurauksena kuin kantapopulaatio. *Paremmi* sopeutunut merkitsee kuitenkin useimmiten myös yhtä kuin *ahtaammi* sopeutunut (kuva 5.5). Parempi sopeutuminen kulkee lisäksi käsi kädessä erikoistumisen kanssa, joka tapahtuu geenivaraston kustannuksella. Sopeutuminen ja erikoistuminen ovat periaatteessa aivan eri asioita kuin makroevoluutio. Tämän osoittavat lentokyvyttömät hyönteiset tuulisilla saarilla tai sokeat luolaeläimet (III.5.2.5). Tässä yhteydessä evoluutiotutkimus merkitsee vain mikroevoluutiota.

Jääkö geenivaraston köyhtyminen, joka on johtanut lajin jakautumiseen mutaation seurauksena, pysyväksi (vrt kuva 4.4, III.5.2)? Tämä riippuu siitä, voidaanko hävinneet geenit synnyttää uudelleen mikroevoluution (mutaation) kautta. Tähän kysymykseen perehdytään myöhemmin (IV.7). Lukuisat havainnot viittaavat siihen, että pysyviä (irreversibeilejä) ominaisuuksien menettämisiä tapahtuu. Esimerkki vapaana elävästä villieläimestä osoittaa tämän selvästi: gepardi, joka on maailman nopein nisäkäs, näyttää verrattomista ominaisuuksistaan huolimatta olevan sukupuuton partaalla. Merkkinä tästä ovat sen poikkeuksellinen sairastumisherkyys ja suuri huonolaatuisen sperman osuus. Outoa on myös se, että ajon jälkeen gepardi

on usein niin heikkona, ettei se kykene puolustamaan saalistaan kilpailijoiltaan (leijona, leopardi, hyeena). Perusteelliset tutkimukset ovat paljastaneet todennäköisen syyn gepardin uhanalaisuuteen: gepardipopulaatiossa ei tapahdu enää muuntelua eli jokainen gepardi on lähes samanlainen (kuva 5.7). Vähäinen muuntelu viittaa geneettiseen samanlaisuuteen. Tämä on voitu osoittaa myös verinäytteitä vertaamalla ja immunologisilla testeillä. Gepardi on menettänyt suuren osan alkuperäisestä leviämisalueestaan. Nyt se on vaarassa kuolla sukupuuttoon, joka ilmeisesti johtuu geneettisestä samanlaatuisuudesta, joka taas liittyy heikentyneeseen sopeutumiskykyyn.

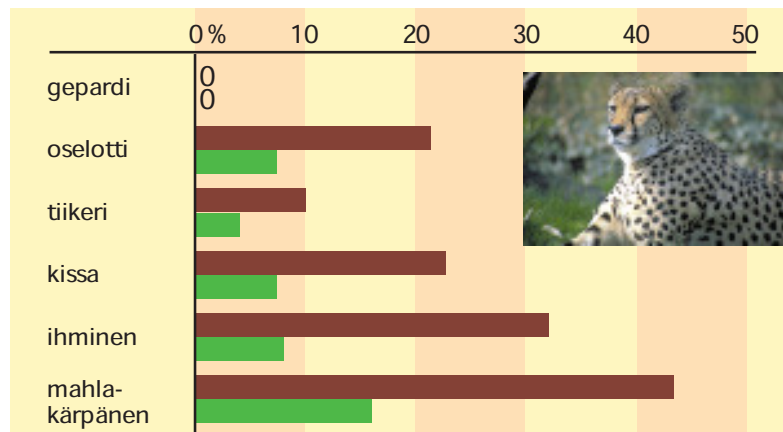
Miten tämä laji on menettänyt geneettisen muuntelukykynsä? Vakuuttavin hypoteesi lähtee siitä, että joskus menneisyydessä laji on supistunut useasti hyvin pieneksi (pullonkaulaefekti). Sen seurauksena laji menetti geenivarastostaan useita alleleja. Pieneksi kutistuneen ja lähellä sukupuuttoon olevan lajin täytyi lisääntyä sisäsiitteisesti ja siten siitä tuli geneettisesti yhdenmukainen. Voimme vain arvailla mikä on saattanut johtaa sellaiseen lajin supistumiseen.

Jalostettujen lajien kohdalla voi havaita saman asian kuin gepardin tapauksessa. Niihin viittaavat myös edellä mainitut teoreettiset pohdinnat. Äärimmäinen sopeutuminen liittyy äärimmäiseen geenivaraston köyhtymiseen ja voimakkaasti heikentyneeseen elinkykyyn (tarkemmin III.5.4.2).



Kuva 5.6 Pitkälle edenneen lajiutumisen ja sukupuuttoon kuoleman välinen yhteys.

Kuva 5.7 Gepardin vähäinen tai puuttuva muuntelukyky muihin kissaeläimiin ja muutamiin muihin eliöihin verrattuna. Ylempi palkki kertoo keskimääräisen heterotsygotian eli kuinka monta prosenttia eläimen geneeistä on sekaperintäisiä. Alempi palkki kertoo polymorfisten geenien määrän eli niiden geenialueiden määrän, jotka esiintyvät useampina alleleina lajin geenivarastossa. (O'Brien et al. 1986)





Kuva 5.8 Klarkian *bicalyx*-mutantti (kaksoisverhiö-mutantti), johon on muodostunut kaksinkertainen verholehtikiehkura terälehtikiehkuran kustannuksella.

Mitä nämä esimerkit kertovat lajiutumisen merkityksestä makroevoluutiossa? Iso-laatiomekanismin syntyminen on välttämätön edellytys lajiutumiselle, mutta ei riittävä selitys makroevoluutiolle. Isolaation seurauksena olemassa oleva geneettinen potentiaali (geenivarasto) vain jakautuu useaan osaan. Sen seurauksena elion perimässä (genomissa) ei oleellisesti muutu mikään. Uusien biologisten lajien syntyminen on mikroevoluutiivinen tapahtuma.

Luvussa IV.7 osoitetaan, että myösään sattumanvarainen muutos geenivaraston alleelimäärissä (geneettinen ajautuminen) tai geeniduplikaatio ei riitä uusien rakenteiden tai geenien syntyyn (makroevoluutio).

5.1.3 Lajiutumisen nopeus

Moni asia viittaa siihen, että lajiutumisen nopeus on käänteisesti verrannollinen eristyneen populaation kokoon. Pienen populaation geenivarasto voi muuttua helposti ja pysyvästi. Lukuisat havainnot tukevat tätä. Muistellaanpa esimerkiksi kaivosten kuonakasoissa elävistä kasveista (III.5.1.1). Myrkyin saastuttamalla uusilla alueilla kasvamaan pystyvät ja usein havaitut uudet biologiset lajit syntyivät muutamassa sukupolvessa. Ratkaisevasti muuttuneen ympäristön seurauksena suurin osa populaatiosta on joutunut valinnan uhriksi.

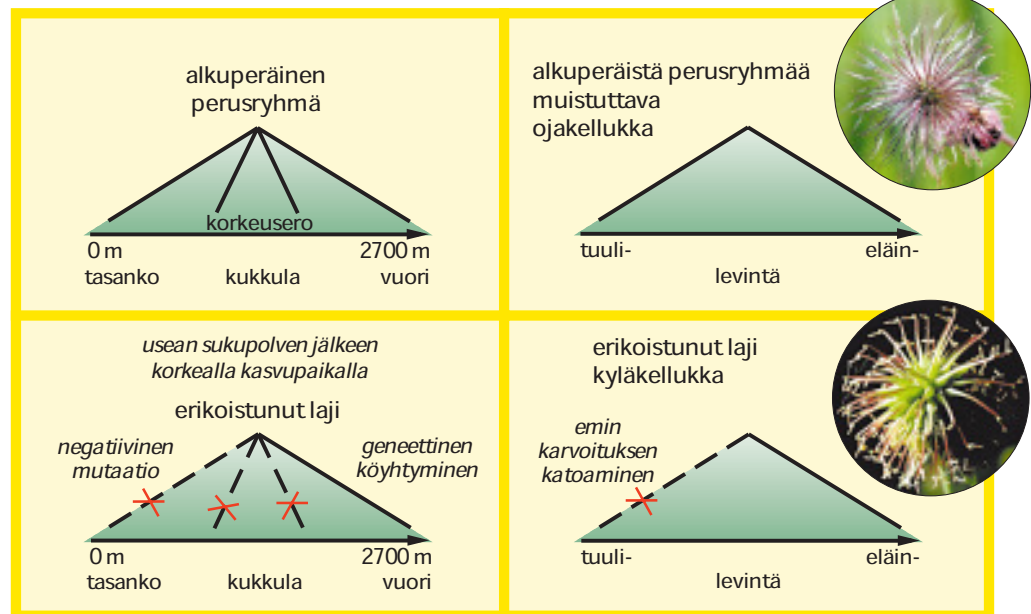
Muutkin esimerkit hyppäyksellisestä lajiutumisesta osoittavat, että pienissä reuna-populaatioissa uusi laji voi syntyä kromosomien uudelleen järjestymisen seurauksena. Tästä on seurauksena hedelmällisyyden heikkeneminen tai täydellinen sterilitteetti meiosisin epäsäännöllisyyksien vuoksi.

Seuraava esimerkki osoittaa, että myös morfologiset muutokset voivat synnyttää uuden biologisen lajin hyvin lyhyessä ajassa: klarkian kohdalla on havaittu *bicalyx*-mutantti, jossa kukkalehdet ovat muuttuneet maljamaiseksi rakenteeksi (kuva 5.8, on kyse ns. homeoottisesta mutaatiosta). Nämä mutaatiot ovat vakiintuneet luonnossa. Tässä perusryhmässä on myös toistuvasti havaittu muita mutaatioita, jotka heikentävät mutanttien ja vanhempien välistä risteytymistä - askel kohti eriytymistä. Yhdessä *bicalyx*-mutanttien kanssa nämä voivat helposti johtaa uuden, vanhemmista oleellisesti ulkoisilta ominaisuuksiltaan poikkeavan biologisen lajin syntyyn.

Erikoistuminen muuntelupotentiaalin erilaisten rajoitusten kautta

Tämä harvoin havaittu lajiutumisen malli antaa lisää vihjeitä siitä, että lajiutuminen voi olla nopeaa. Ajatuksen taustalla on oletus, että nykyisten biologisten lajien kantamuodoilla oli suhteellisen suuri *muun-*

Kuva 5.9 Vasemmalla: perusryhmän muuntelupotentiaali (ylhäällä), esimerkiksi eri korkeudella kasvavat kasvit ja niiden muuntelupotentiaalin supistuminen vain korkealla kasvamaan kykenevien kohdalla (alla). Oikealla: esimerkkeinä ovat kellukkalajit (*G. eum*). Ojakellukalla (*G. eum rivale*, oikealla ylhäällä) on hedelmä, joka voi levitä (vielä?) hyvin monella tavalla: tuulen (karvoituksen avulla), eläinten (väkästen avulla) tai liimautumisen välityksellä. Näin kasvi voi levitä laaksosta yli 2000 metrin korkeudessa oleville vuoriniityille. Kyläkellukalla (*G. eum urbanum*) on vain heikosti karvoittunut väkäseläinen siemen, joka mahdollistaa vain eläinten välityksellä tapahtuvan levityksen. Siitä syystä tämä laji esiintyy vain alemmilla kasvupaikoilla metsän reunoissa ja puutarhoissa. Tämä laji on erikoistuneempi.



teluspektri (ympäristön aiheuttama sopeutumismahdollisuus), joka ajan kuluessa on enemmän tai vähemmän kutistunut haitallisten mutaatioiden tai lajin jakautumisen johdosta (kuva 5.9). Alkuperäisen muuntelumahdollisuuden supistuessa syntyy erikoistuneita biologisia lajeja. Tämä ilmenee esimerkiksi siinä, että alkuperäisen lajin, joka saattoi kasvaa hyvin monenlaisilla kasvupaikoilla (euryoikia), jälkeläiset pystyvät kasvamaan vain suhteellisen erikoistuneilla alueilla (stenoikia). Tämä Lönnigin (1993) kehittämä ajatus on erityisen kiinnostava perusrühmäkäsitteen näkökulmasta. Sen mukaan lajien syntyminen perustuu mahdollisuuksien menettämiselle, joten se voi tapahtua nopeastikin.

5.1.4 Yhteenveto

1. Evoluutiomallin mukaan lajiutuminen on ensimmäinen askel oletetussa makroevoluutiossa. Kuitenkin vain mikroevoluutiota voidaan osoittaa tapahtuvan.

2. Kokeelliset löydöt viittaavat siihen, että lajiutuminen merkitsee geenivaraston köyhtymistä, erikoistumista ja kehityksen umpikujia, eikä merkittävän muuttumisen alkua (VII.17.3).

3. Evoluutiotekijät isolaatio ja geneettinen ajautuminen eivät anna vastauksia makroevoluutiota koskeviin kysymyksiin.

Jo edellä esitettiin kysymys, voisivatko mutaatiot tasoittaa tai jopa hidastaa lajiutumisen kautta tapahtuvaa köyhtymisprosessia. Seuraava kappale keskittyy tähän kysymykseen.

5.2 Mutaatio

Kohdassa II.4.2 esitettiin yleiskuva tärkeimmistä empiirisesti todistetuista evoluutiotekijöistä. Kuva 4.4 auttaa nopeasti palauttamaan mieleen, että näiden tekijöiden joukossa mutaatiot ovat ainoa uusien rakenteiden lähde. Rekombinaatio tosin yhdistelee olemassa olevaa, mutta ei synnytä uusia geneejiä tai alleleja. Valinta valikoi olemassa olevasta monimuotoisuudesta ja geenien siirtyminen siirtää olemassa olevaa perintöainesta lajista toiseen. Myöskään geneettinen ajautuminen ja isolaatioprosessi eivät yksinään saa aikaisek-

si uusien rakenteiden tai geenien syntyä. Evoluutiivisten muutosten vaikutusalue riippuu siis lopulta ratkaisevasti mahdollisten mutaatioiden laadusta. Tätä taustaa vasten pohditaan tässä jaksossa seuraavaa kahta kysymystä:

- *Mitä tietoa saamme kokeellisen mutaatiotutkimuksen tuloksista?*

- *Onko makroevoluutiivinen askel mahdollinen useiden mutaatioaskeleiden tuloksena?*

Näihin kahteen kysymykseen voidaan lopullisesti vastata vasta, kun muita evoluutiotekijöitä ja molekulaarisia evoluutioprosesseja (IV.7) tarkastellaan yhdessä.

5.2.1 Spontaanit ja keinotekoisesti aiheutetut mutaatiot

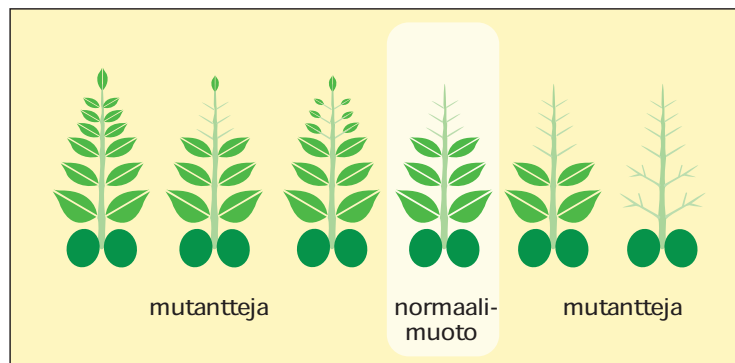
Luonnossa mutaatioita ilmenee spontaanisti eli ilman tunnistettavaa syytä. Niitä voidaan myös saada aikaan keinotekoisesti kemikaali-, säteily- tai kylmä- ja lämpökäsittelyllä.

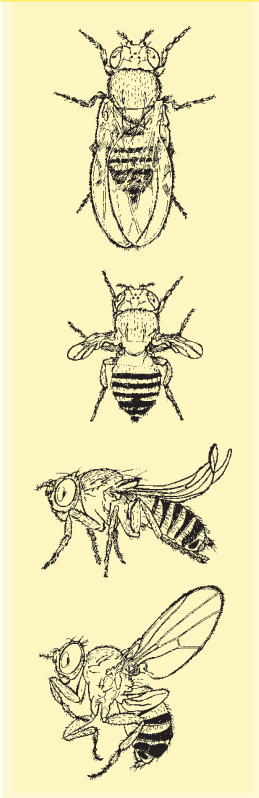
Vastauksena ensimmäiseen johdannossa esitettyyn kysymykseen esitämme seuraavan väitteen:

Mutaatiotapahtuma pysyy - kokeellisten havaintojen mukaan - mikroevoluutiivisella alueella.

Tätä väitettä perustelemme ja havainnollistamme seuraavaksi lukuisien mutaatioiden avulla (taulukko 5.2, kuva 5.10-17). Koska jo pelkästään mutaatiotutkijoiden kotieläimessä banaanikärpäsessä (*Drosophila*) tunnetaan lukematon määrä mutaatioita (kuva 5.11), voi tämä esimerkkilista luonnollisesti parhaimmillaankin edustaa vain yhteenvetoa toistaiseksi havaituista mutaatiotyypeistä. Se ei suinkaan ole mikään tyhjentävä luettelo.

Kuva 5.10 Herneen lehtimuttantteja. Normaali muodolla on kolme lehdyykkäparia, kärhi ja korvakkeet (tummanvihreällä värjätty). Muttanteilla on joko suurempi tai pienempi määrä lehdyyköitä. Ääritapauksissa niillä on vain lehdyyköitä tai kärhiä. (Gottschalk 1994)





Kuva 5.11 2-3 mm pitkä banaanikärpänen *D. rosophila*: luonnossa esiintyvä (ylhällä) ja kolme siipimutanttia. Keskellä: surkastuneet tynkäsiivet ja ylöspäinkääntyneet vääristyneet siivet. Alhaalla: lentokyvytön 4-siipinen muoto *tetraaptera*. *D. rosophilan* tunnetut mutaatiot ovat vahingollisia. (Demerec & Kaufmann 1978 ja Lindsley & Grell 1972)

Kuva 5.12 Kanarialinnun värimutantteja: vasemmanpuoleiselta on lakannut keltaisen värin synteesi ja oikeanpuoleiselta sinisen. Keskellä normaali muoto. (Westfälisches Museum für Naturkunde Münster)

Kuva 5.13 Albiinot (tässä siili) syntyvät, kun tietyn väriaineen synteesi lakkaa. Albiinomutantteja esiintyy yleisesti sekä eläin- että kasvimaailmassa. Myös ihmisten joukossa on albiinoja. (Westfälisches Museum für Naturkunde Münster)

Tarkastelemme tässä yhteydessä myös muutoksia, jotka on saatu aikaan ihmisen tekemän päämäärätietoisien mutaatiojalostuksen tuloksena. Jalostustyössä saavutettuja tuloksia tarkastellaan kuitenkin vasta kohdassa III.5. 4.2.

Taulukon 5.2 (myös taulukko 5.4 kohdassa III.5.4.2) mukaan mutaatiot aiheuttavat poikkeuksetta muutoksia vain olemassa olevissa rakenteissa. Tämä koskee myös valinnan kannalta positiivisia mutaatioita (III.5.2.5). Muutos voi esimerkiksi merkitä:

- jonkun yhdisteen määrän lisäystä (esimerkiksi sokerijuurikkaan sokeripitoisuus, kukkien värimäärä),
- virherakenteita (*Drosophilan* siipimutantit)
- rakenteen suurentumista (kukinto tai haldelmä) tai
- ruumiinosien muuttunutta lukumäärää (sian ylimääräinen kylkiluu).



Jopa äärimmäiset tapaukset kuten esimerkiksi nelisiipiset banaanikärpäsen muodot (*tetraaptera*-mutantit, kuva 5.11) osoittavat saman periaatteen: muutos tapahtuu olemassaolevassa rakenteessa, joka tässä tapauksessa on siipiparin kahdentuminen. Näillä lentokyvyttömillä mutanteilla on siipisurkastumat. Usein, kuten tässäkin tapauksessa, on kyse muutoksista tai virheistä kehityksen säätelyssä (säätelygeenien mutaatiot). Epätavallisia rakenteita ei saa sekoittaa uusiin rakenteisiin. Vasta aivan uusien rakennusosien syntyessä, voidaan puhua aidosti evolutiivisesta uuden synnystä eli makroevoluutiosta. Tällaista ei kuitenkaan toistaiseksi havaituissa tapauksissa ole ilmennyt.

Virhemutaatiot voimme jättää tarkastelun ulkopuolelle, koska ne eivät jää pysyvästi lajin geenivarastoon. Valinta eliminoi ne pääsääntöisesti.



Kuva 5.14 Sudenmarjan (*Paris quadrifolia*) mutantti, jossa viisi varsi-, verho- ja terälehteä, kymmenen hedettä ja viisisainen emi (alla). Normaalimuodon (yllä) kiehkurat koostuvat neljästä lehdestä ja yhteensä kahdeksasta heteestä. Mutaatio ei synnyttänyt uutta rakennetta.

5.2.2 Polyploidia

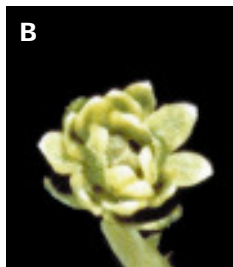
Polyploidia tarkoittaa kromosomimäärän (genomin) moninkertaistumista. Riippuen siitä, onko kyseessä kolme, neljä, viisi, kuusi tai kahdeksan kromosomistoa, puhutaan triploidiaista, tetraploidiaista, pentaploidiaista, heksaploidiaista tai oktoploidiaista. Yhteisnimitys yli kahden ploidia-asteelle on **polyploidia**. Eläinkunnassa on kyse pääsääntöisesti diploidiaista (kaksinkertainen kromosomisto), mutta myös haploidia (yksinkertainen kromosomisto) on yleistä. Kasvikunnassa polyploidia on yleistä. Erytisesti viljelykasvit ovat moninkertaisesti polyploidisia. On olemassa esimerkiksi tetra-, heksa- ja oktoploidisia mansikoita. On olemassa kirsikkamuotoja, joiden ploidia-aste on 16 ja joillakin lajeilla jopa 64.

On mahdollista, että viljeltyjä muotoja on syntynyt polyploidian kautta luonnossa. Polyploidiaa saadaankin aikaiseksi kokeellisesti kolkisiinikäsittelyllä. Kolkisiini on myrkkyliljan myrky.

Yleensä tehdään ero **autopolyploidian** ja **allopolyploidian** välillä (kuva 5.18).



Kuva 5.15 Vihertäväkukkainen ruusu esimerkkinä erilaistumisen puutteesta. Ero terä- ja verholehtien välillä osittain kadonnut. Päinvastaista tapahtumaa eli erikoistumismutanttia ei toistaiseksi ole koskaan havaittu.



Esimerkkejä mutaatioista

a) eläinkunta

- *Drosophila*: siipien muunnokset (taipuneet tai tyngät, kuva 5.11), äärimmäisten lämpötilojen sieto (valkosilmäiset muunnokset), lisääntynyt hedelmällisyys, muuttunut ruumiin muoto tai silmien väri, muuttunut karvan asento. Homeoottiset mutantit: paristimet (kaksisiipisten surkastunut siipipari) siipien asemasta tai päinvastoin (kuva 5.11 alhaalla), jalat tuntosarviin paikalla tai päinvastoin jne.
- albiinomutantit (kuva 5.13, 5.16)
- lyhytjalkaiset lampaat
- kultahamsterin laikukas turkki
- kanarialinnun värimutantit (kuva 5.12)
- hyönteisten DDT-resistenssi
- salamannerin ulkoisten silmän osien häviäminen (kuva 5.24)

a) kasvikunta

- puiden ja pensaiden punalehtiset muodot
- liuskalehtiset muodot
- puiden surumuodot, esim surukuusi

- puiden korkkiruuvimuodot (kuva 5.41)
- salvian lyhentyneet hedelehdet
- kukinnon muuttunut väri
- ohran satoisuuden kohoaminen 8-10%
- kärhettömät hemeen lehdet (kuva 5.10)
- verholehdiksi muuttuneet terälehdet (kuva 5.15 ja 17)
- säteittäin symmetrinen (vastakohtaisen sijasta) leijonan-kidan kukka

b) bakteerit

- antibioottiresistenssi (IV.7.2)
- negatiiviset mutantit (tarvitsevat enemmän ravinteita kasvuun kuin villikannat)
- väriainemutantit
- valontuottokyvyn häviäminen (*Photobacterium*)

c) ihminen

- perinnölliset sairaudet (esimerkiksi Down'in oireyhtymä, sirppisoluanemia, punavihersokeus, fenyyliketoniuria, kääpiökasvu, poikkeuksellinen sormien lukumäärä, c-vitamiinisynteesin puute)

Taulukko 5.2 Esimerkkejä mutaatioista.



Kuva 5.16 Pyramidikämmekän normaali- ja albiinomuoto.

Kuva 5.17 Lituruohon (*Arabidopsis thaliana*) kukinnan kaksin- ja kolminkertainen mutantti.

A Kukka koostuu vain verholehdistä. Muut kukkan osat ovat vastaavasti muuttuneet (vähemmän erikoistunut); **B** Kukassa kasvulehtimäisiä terälehtiä sekä terälehtien ja heteiden välimuotoja, **C** Kukka koostuu vain emin vartalosta, **D** Kaikki kukkan osat ovat muuttuneet varsilehden kaltaisiksi (ei mitään erikoistumista). (Coen & Meyerowitz 1991, painettu Macmillan Magazines Limited luvalla Nature 353, © 1991)

Autopolyploidiaassa saman lajin kromosomit monistuvat. Kun esimerkiksi diploidisen kasvin kromosomit ovat AA, niin autotetraploidimuodon kromosomit ovat AAAA.

Ploidia-asteen, tuman tilavuuden, solutilavuuden ja elimen tai eliön koon välillä on usein suora yhteys: mitä korkeampi on ploidia-aste sitä suurempi on solutuman tilavuus, solutilavuus ja kasvinosa, esimerkiksi hedelmä, lehti ja kukkalehti. Tällä tavoin selittyy kasvien jättiläiskasvu ja kasvin osien suureneminen (esimerkiksi puutarhamansikka verrattuna metsämansikkaan, taulukko 5.4, kuva 5.19 ja 5.21).

Allopolyploidia syntyy, kun risteytyksen kautta yhtyneiden eri lajien kromosomit moninkertaistuvat. Risteytys kromosomiston AA ja BB omaavien lajien välillä tuottaa lajin AB. Tällaiset risteymät ovat pääasiassa steriilejä. Kolkkiisiin aikaansaadun polyploidian avulla voidaan kuitenkin synnyttää lisääntymiskykyinen risteytys AABB.

Tunnetuin esimerkki allopolyploidiaasta on heksaploidinen viljelty vehnä (*Triticum aestivum*). Sen oletettu syntymekanismi luonnossa on voitu osoittaa pääpiirteittäin kokeellisesti. Yksinkertaistettuna sen syntyminen tapahtui seuraavasti (kuva 5.20):

Triticum monococcum (yksijyvävehnä AA) risteytyi tarkemmin määrittelemättömän B-genomin luovuttajan, mahdollisesti villinä kasvavan turkinpukinvehnän, *Aegilops speltoides* kanssa, jolloin kromosomiston kaksinkertaistumisen jälkeen syn-

tyi tetraploidi emmervehnä (*Triticum dicoccoides* AABB). Kun emmervehnä risteytyi *Aegilops squarrosan* (DD) kanssa syntyi viljelty vehnä (AABBDD).

Lisäesimerkkejä ovat amerikkalainen puuvilla (alloploidinen risteytys amerikkalaisen ja aasialaisen villimuodon välillä), viljelty tupakka ja sukuristeymä *Raphanobrassica* allotetraploidisen retiisilajin (*Raphanus*) ja kaalilajin (*Brassica*) välillä.

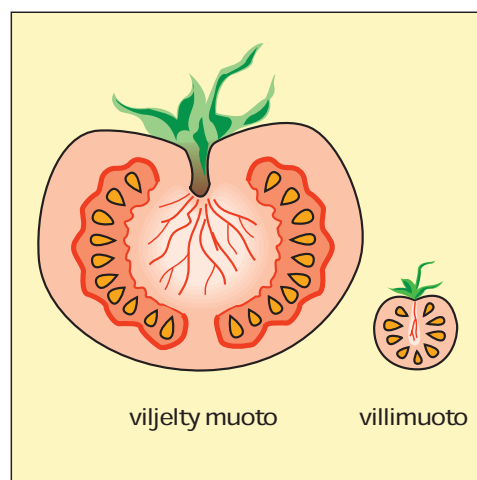
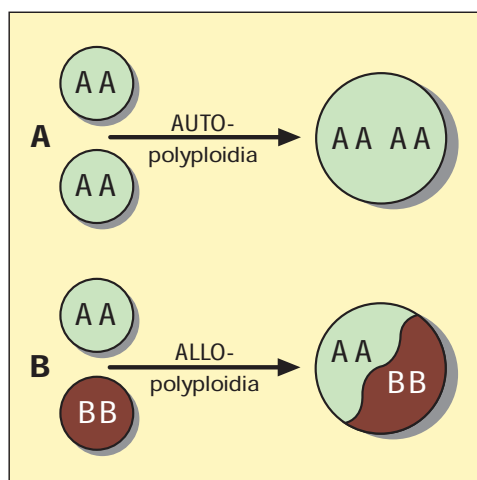
Polyploidia ja evoluutio

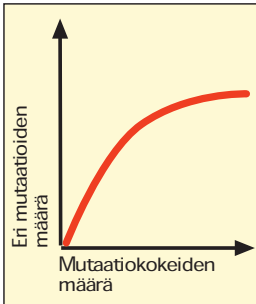
Autopolyploidiset kasvit eivät pysty saamaan kantamuotojensa kanssa lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä, koska risteymissä ilmenee häiriöitä meioosissa. Polyploidiset muodot ovat siis geneettisesti eriytyneet kantamuodoista. Geenien vaihto on siten mahdollista vain joko polyploidisten muotojen kesken tai diploidisten muotojen kesken. Siten polyploidia merkitsee biologisen lajimääritelmän (II.3.3) mukaan uutta biologista lajia.

Tällainen lajiutumisen ei kuitenkaan liity uuden geneettisen materiaalin syntyyn. Olemassa olevaa geneettistä materiaalia vain siirrellään eri lajien kesken. Näin syntyneillä lajeilla on kantalajeihin verrattuna usein muuttuneita ominaisuuksia ja tunto-merkkejä, ei kuitenkaan periaatteellisesti uusia rakenteita. Siksi lajiutuminen polyploidian kautta kuuluu yksiselitteisesti mikroevoluution alueelle. Vehnän evoluutiosta (kuva 5.20) voidaan siis puhua vain mikroevoluutiona.

Kuva 5.18 Auto- (A) ja allopolyploidia (B).
A kahden saman lajin yksilön genomit
B kahden eri lajin yksilön genomit

Kuva 5.19 Tomaatin jättiläiskasvu. (Osche 1972)





5.23 Mutaatioyritysten määrän kasvaessa vähenee erilaisten uusien mutaatioiden määrä jyrkästi.

Kohdassa IV.7 käsittelemme tätä kysymystä vielä kerran molekyylogeneettisten havaintojen pohjalta. Silloin käsittelemme myös väitettä, jonka mukaan aikaisemmin on tapahtunut enemmän mutaatioita kuin nykyisin.

5.2.4 Toistuvan muuntelun sääntö

Hyvin monien organismien kohdalla on jo vuosikymmeniä toistuvasti havaittu, että mutaatiopespektiä usein toistettujen keinotekoisien mutaatioiden jälkeen kasvaa vain vähän. Toisin sanoen samat mutaatiot toistuvat jatkuvasti (vrt taulukko 5.3). Geneetikko Gottschalk kirjoittaa (1994, s 180): "Mitä suurempi on mutanttien valikoima sitä vaikeampi on sitä laajentaa uusilla mutaatiotyypeillä. Syntyy ensisijaisesti mutantteja, joita on jo olemassa." Jalostajat ovat myös havainneet, että kemikaalien ja säteilytyksen tuloksena syntyneet keinotekoiset mutantit omaavat pääsääntöisesti ominaisuuksia ja tuntomerkkejä, jotka syntyvät spontaanienkin mutaatioiden kautta. Uusien mutanttityyppien lukumäärä vähenee mutaatioyritysten määrän kasvaessa. Tästä syystä mutaatiojalostus on menettänyt merkitystään. Lönnig (1993, 1995) tiivistää usein toistuvien samojen mutaatioiden esiintymisen toistuvan muuntelun sääntönä. Myös ihmisten kohdalla on tämä ilmiö tunnettu: toistaiseksi tunnetaan yli 5000 toistuvasti ilmestyvää perinnöllistä poikkeamaa.

Toistuvan muuntelun säännön syyksi Lönnig olettaa (1995, s 154), että on olemassa vain rajoitettu määrä perintötekijöitä, "joissa tapahtuneen osittaisen tai täydellisen toiminnan menetyksen seurauksena voi vielä syntyä elinkelpoinen vaikkakin monissa tapauksissa enemmän tai vähemmän vahingoittunut eliö."

Mutaatioilmiöiden säännönmukaisuus viittaa tosin runsaaseen, mutta kuitenkin rajalliseen eliöiden muuntelupotentiaaliin. Mutaatiopespektiä rajoittuu toistaiseksi tehtyjen havaintojen perusteella perusryhmän sisään.

5.2.5 Positiiviset mutaatiot

Edistysaskeleena evolutiivisessa mielessä voidaan pitää vain niitä mutaatioita, jotka suoraan tai epäsuorasti antavat omistajalleen jonkin edun. Haitalliset mutaatiot karsiutuvat useimmiten pois. Painoarvoa on lopultakin vain edullisilla mutaatioilla (neutraalista evoluutioteoriasta enemmän kohdassa IV.7.1.3). Miten positiiviset mutaatiot auttavat meitä ymmärtämään evoluutiota?

Lentokyvyttömät hyönteiset

Monilla tuulisilla saarilla elää hyönteisiä, joiden siivet ovat kutistuneet tai kokonaan hävinneet (kuva 5.25). Tällaisia hyönteisiä on esimerkiksi Kerguelen-saarilla eteläisellä Intian valtamerellä. Siellä eläville hyönteisille kyseinen muutos on hyödyllinen. Jos ne lentäisivät, voimakas tuuli voisi ajaa ne kauas avomerelle. Kun tuuli ei enää puhaltaisi, ne eivät omin voimin jaksaisi takaisin saarelle ja kuolisivat. Hyönteisille on siis parempi, että ne eivät ollenkaan kykene kohoamaan mahdollisesti vaaralliseen ilmatilaan. Koska saarilla tavallisesti elää vain vähän hyönteisten luonnollisia vihollisia, sietävät ne lentokyvyn menetyksen. Tämän osoittaa niiden säilyminen hengissä. Kokonaisuutena lentokyvyn menettäminen on niille edullista. Makroevoluu- tion ymmärtämistä tämä ilmiö ei kuitenkaan auta, koska on kysymys ominaisuuden menettämisestä eli yhden ruumiinosan häviämisestä, ei uuden kehittymisestä. Lisäksi lentokyvyn menettäminen on eduksi vain aivan erikoisolosuhteissa. Normaalisti se on epäedullista, joten mantereella sellaiset mutantit häviävät valinnan seurauksena.

Sokeat luolakalat

Pimeistä luolista on löydetty vaaleita (ilman pigmenttiä) ja sokeita *Astyana x*'in heimoon

Taulukko 5.3 Esimerkki tiettyjen ohran mutaatiotyyppien toistuvasta esiintymisestä 50 vuoden aikana Ruotsissa. Geenialueiden lukumäärä kertoo niiden geenialueiden määrän, joissa mutaatio on tapahtunut (Lönnig 1995, Lundquistin mukaan).

mutantti	ilmeneminen	havaittu määrä	geenialueiden lukumäärä
Erectoides	tiheä tähkä	205	26
Praematurum	varhainen kypsyminen	110	9
Eceriferum	vahapeitteetön	1527	76
Breviaristatum	lyhyet vihneet	140	17
Exrubrum	antosyaniini puuttuu	61	18
Macrolepis	ulkohelvemäiset kaleet	40	1
Hexastichon	kuusitahoinen tai nelitahoinen	144	11
Powdery mildew resistant	hämänkestävyys	77	8

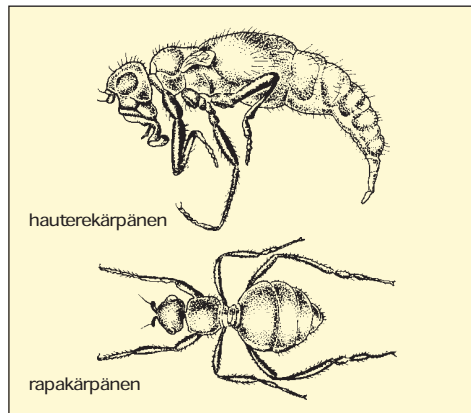
kuuluvia kaloja. Ulkoisesti niissä ei ole havaittavissa minkäänlaisia silmänosia (kuva 5.24).

Kalan pään sisässä on surkastuneita silmän rakenteita. Geneettiset tutkimukset ovat paljastaneet, että on tapahtunut useita mutaatioita, joiden yhteisvaikutuksena kalat ovat lopulta täysin sokeutuneet. Tämä ei kuitenkaan häiritse kaloja niiden erikoisessa elinympäristössään. Luolan pimeydessä ne eivät kuitenkaan näkisi mitään. Silmien häviäminen oli ilmeisesti edullista, sillä muuten ei silmätön muoto olisi päässyt vallalle. Lähialueen valoisissa vesissä elää näkeviä lajitovereita, joiden kanssa sokeat kalat kykenevät saamaan lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä. Näkevät eivät kuitenkaan syrjäytä sokeita yksilöitä. Sokeuden etu on oletettavasti siinä, että ravinteita säästyy, kun niitä ei tarvitse käyttää silmien valmistamiseen. Lisäksi ei ole olemassa silmien tulehdusvaaraa, eivätkä silmät ole alttiina loisten hyökkäykselle. Myös tässä tapauksessa on kyse edullisesta muutoksesta, joka perustuu ominaisuuden häviämiseen. Tällaiset positiiviset mutaatiot eivät selitä makroevoluutiota.

Nämä esimerkit osoittavat, että evoluution kannalta oleellinen kysymys ei ole edullisten mutaatioiden olemassaolo vaan se, syntyykö laadullisesti uutta geneettistä materiaalia ja uusia rakenteita. *Mutaation edullisuus riippuu elinympäristöstä.* Samanlaisesta asiasta on usein kyse hyönteisten myrkynsietokyvyssä tai bakteerien kyvyssä kasvaa antibiootteja sisältävällä ravintolustalla (IV.7.2). Tavallisesti kuolettava myrky ei pysty vahingoittamaan vastustuskykyisiä muotoja, koska se ei esimerkiksi aineenvaihdunnan häiriöiden takia kykene vaikuttamaan. Normaaleissa olosuhteissa vastustuskykyiset muodot ovat tavallisesti heikompia ja kykenevät selviytymään ainoastaan poikkeuksellisissa tilanteissa.



Kuva 5.24 Sokea luolakala *Astyanax* elää pimeissä luolissa.



Kuva 5.25 Kaksi esimerkkiä lentokyvyttömistä hyönteisistä, jotka esiintyvät tuulisilla saarilla (esimerkiksi Kerguelen-saaret eteläisellä Jäämerellä). (Bayrhuber & Kull 1995)

5.2.6 Yhteenveto

1. Kokeellisen mutaatiotutkimuksen tulokset eivät kerro mitään makroevoluutiosta. Toistaiseksi tunnetut tosiasiat mutaatiotaapahtumasta viittaavat siihen, että mutaatiot tapahtuvat ahtaissa rajoissa. Eliöiden muuttuminen mikroevoluution rajojen ulkopuolelle ei selity tunnettujen mutaatioiden avulla.

2. Kasvijalostuksessa esiintyy ilmiö, jota kutsutaan toistuvaksi muunteluksi eli samojen mutaatioiden toistuvaksi ilmestymiseksi. Tämä ilmiö viittaa siihen, että eliöiden muuntelumahdollisuus mutaatioiden kautta on rajallinen.

3. Voidaksemme ymmärtää edullisten mutaatioiden merkitystä makroevoluution kannalta, täytyy edullisia mutaatioita tutkia geneettisellä tasolla. Tunnetut esimerkit edullisista mutaatioista antavat vain suhteellisen edun. Edulla on merkitystä vain poikkeuksellisessa ympäristössä - ei yleisesti - ja se perustuu usein rakenteen tai funktion menettämiseen.

5.3 Rekombinaatio

Rekombinaatiolla on tärkeä merkitys mikroevoluution prosesseissa. Sillä tarkoitetaan perimän uudelleen yhdistelyä eli sekoittumista suvullisessa lisääntymisessä. Tällaista sekoittumista tapahtuu,

- kun meiosisissa tapahtuu niin sanottua geenien vaihduntaa homologisten kromosomien kesken (kromosomin sisäinen rekombinaatio),



- kun äidin ja isän kromosomit jakautuvat eri tavoin meiosisissa sukusolujen kesken (kromosomien välinen rekombinaatio) ja
- kun sukusolut hedelmöityksessä voivat yhdistyä erilaisina yhdistelminä.

Näin ei synny kuitenkaan uusia alleeleja - paitsi geenin sisäisen crossing-over tapahtuman yhteydessä - vaan uusia alleeliyhdistelmiä. Yhdistelmiä on lähes lukematon määrä silloinkin, kun mutaatioita ei tapahdu. Rekombinaation seurauksena voi populaatiossa, jossa ei esiinny uusia mutaatioita, silti syntyä useiden sukupolvien ajan uusia alleelikombinaatioita, joiden kantajien täytyy säilyä muuttuvissa olosuhteissa. Tämä tekijä johtaa valtavaan geneettiseen mukautumiskykyyn ja sillä on tärkeä merkitys mikroevoluutiossa (vrt mikroevoluution määritelmä II.4.3). Tämä perimän yhdistelymahdollisuus antaa seksuaaliselle lisääntymiselle biologisen merkityksen. On tunnettua, että vain seitsemästäkin yksilöstä koostuva populaatio voi säilyttää 95% geneettisestä monimuotoisuudestaan. Tämä edellyttää, että eläimet lisääntyvät nopeasti ja sekoittuvat keskenään, jolloin rekombinaatioiheys on suuri.

Koska rekombinaatio ei periaatteessa tuo mitään uutta evoluutioprosessiin, ei tämä evoluutiotekijä kerro mitään oleellista makroevoluution mekanismeista. Rekombinaatio ei synnytä uutta geneettistä materiaalia, koska se vain yhdistelee olemassa olevaa aineistoa ja sekoittaa olemassa olevia alleeleja.

Vertaus selväntä asiaa. Korttipelissä syntyy aina uusia yhdistelmiä korttien sekoittamisen ja jakamisen seurauksena. Näin ei kuitenkaan synny uusia kortteja. Geenin sisäinen vaihduntatapahtuma merkitsee vertauksessa kortin repäisemistä ja toisen päälle liimaamista. Näin syntyy to-

sin uusia kortteja olemassa olevista kortin osista, mutta ei uusia kortin osia (vrt IV.7; 7.1.2). Proteiinien muodostuessa moduliin vaihdolla ajatellaan tosin rekombinaation voivan tuottaa uusia proteiineja (kts 7.3.3).

5.4 Valinta

5.4.1 Valintaprosessi luonnossa

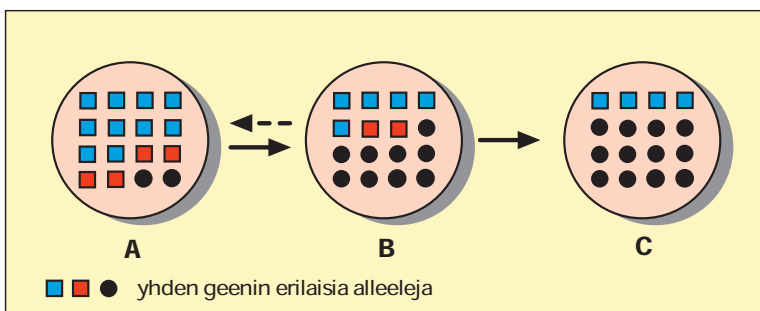
Yksittäisten evoluutiotekijöiden tarkastelun lisäksi on asian varmistamiseksi välttämätöntä arvioida kaikkia merkittäviä tekijöitä yhdessä ja miettiä miten tämä vaikuttaisi toistaiseksi tehtyihin johtopäätöksiin. Erityisesti mutaatioita ja valintaa ei saa arvioida toisistaan riippumattomina: valinnan vaikutuksesta säilyy vain osa mutaation kautta syntyneistä uusista alleeleista geenivarastossa (katso valinnan vaikutuksesta myös kuva 5.26). Jos mutaatiot (ositain vahingollisia) jäisivät sellaisenaan ilman suodatusta geenivarastoon, se johtaisi lajin rappeutumiseen. Valinta vastaa lajin vakaudesta.

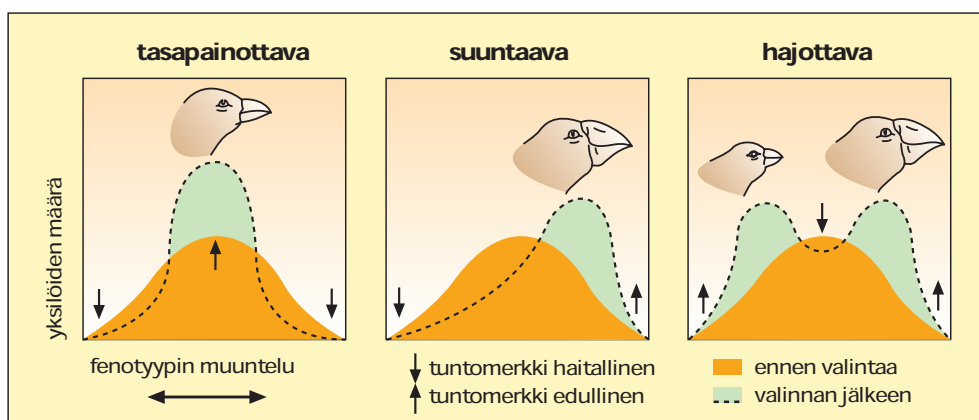
Valinta voi vaikuttaa kolmella eri tavalla: tasapainottavasti, muuttavasti ja hajottavasti. **Tasapainottavasta valinnasta** puhutaan, kun valinta vaikuttaa tietyn tilan pysyvyyteen ja poistaa mutantit, jotka pyrkivät muuttamaan tilannetta. Jos esimerkiksi lintupopulaation optimaalinen nokan pituus tietyssä ympäristössä on 15 mm, pyrkii valinta säilyttämään tämän pituuden (kuva 5.27). Tavallisesti valinta toimii vakauttavasti, kun ympäristöolosuhteet pysyvät vakioina. Valinta voi myös vakauttaa siksi, että tietyn rakenteen monimutkaisuus ei salli paljonkaan poikkeamia.

Suuntaavasta valinnasta puhutaan silloin, kun yksipuolinen valintapaine tähtää tietyn tuntomerkin muuttumiseen. Esimerkissämme muuttava valinta toimisi, jos muuttuneiden olosuhteiden vuoksi lintupopulaatiolle olisi edullisempaa omistaa pidempi tai lyhyempi nokka (kuva 5.27). Tuntomerkkien muuttuminen on usein vasta silloin mahdollista, kun ympäristöolosuhteissa on tapahtunut muutos.

Harvinainen **hajottava** valinta toimii silloin, kun valinta suosii tietyn tuntomer-

Kuva 5.26 Näin valinta toimii geenivarastossa.
A Tietyn geenin alleelien koostumus ympäristössä X;
B Muuttunut alleelimäärä ympäristöolosuhteiden muututtua (ympäristö Y) joidenkin sukupolvien kuluttua;
C Lisämuutos ympäristössä Y useampien sukupolvien jälkeen. Katkonuoli osoittaa, että geenivaraston muutos voi olla myös palautuva, jos ympäristöolosuhteet muuttuvat vastaavasti (takaisin X), eikä yhtään alleeleja ole hävinnyt.





Kuva 5.27 Tasapainottava, suuntaava ja hajottava valinta. Esimerkkinä fenotyypin muuntelusta voi lintulajin nokan koko vaihdella. Tasapainottava valinta pitää huolen siitä, että nokan koko pysyy tietyissä rajoissa. Muuttava valinta johtaa keskimääräisen nokan koon muuttumiseen. Hajottava valinta johtaa siihen, että suuri- ja pieninokkaiset säilyvät parhaiten hengissä.

kin ääripäitä. Tämä tarkoittaa esimerkiksi tilannetta, jossa mahdollisimman pitkä tai lyhyt nokka suosisi lajin säilymistä (kuva 5.27).

Eräs seuraus valinnan vaikutusmekanismista on se, että toisiaan seuraavat mutaatiot -joista pitäisi seurata evoluutiomielessä uutta (makroevoluutio) - voivat kertyä vain silloin, kun jokaisesta yksittäisestä mutaatioaskeleesta on valinnan kannalta etua. Mutaatioiden ei ainakaan tulisi olla erityisen haitallisia. Toisin sanoen uuden rakenteen tai elimen evolutiivinen synty ei ole mahdollista haitallisten välivaiheiden kautta. G. Osche muotoilee asian selvästi toteamalla, että "eliöt eivät voi lopettaa toimintaansa remontin ajaksi". Jokaisen evoluutiovaiheen täytyy olla elinkelpoinen (vrt III.6.1).

Valinnan seurauksena geenivarasto muuttuu olosuhteisiin nähden optimaaliseksi. Samalla siitä seuraa, että korkeammalle kehittyminen estyy, koska valinta karsii negatiiviset ominaisuudet pois. Tälle tärkeälle synteettisen evoluutioteorian alueelle on omistettu oma kappaleensa (III.6.1).

Lopuksi vielä lyhyt huomautus siihen, miten vallinnasta yleensä puhutaan. Kun sanotaan, että valinta vaikuttaa, valinta huolehtii jne, ei tätä tule ymmärtää siten, että valinta olisi toimiva subjekti! On kysymys ainoastaan ilmauksesta, jolla tarkoitetaan persoonatonta ja päämäärätöntä ympäristön vaikutusta.

Seuraavassa pohditaan monien esimerkkien avulla miten pitkälle evoluutiota

luonnossa tai laboratorioissa on voitu havaita: *mitä havaitut valinta vaikutukset todistavat?* Sen jälkeen pohdimme missä suhteessa sopeutumistapahtumat ovat makroevoluutioon.

Lievästi haitalliset mutaatiot

Mutaatiot ja valinta voivat monissa tapauksissa johtaa olemassa olevien toiminnallisten rakenteiden optimointiin. Kaksi prosessia voi myös tuhota olemassa olevan toimintakykyisen rakenteen: "rataan lukitustappi" (Muller's ratchet) ja geneettinen ajautuminen.

Rataan lukitustappi vaikuttaa ennen kaikkea eliöissä, joissa rekombinaatio ei toimi (III.5.3). Se pyörittää aina yhden hampaan verran eteenpäin silloin, kun polveutumislinja yhä uudestaan kontaminoiduu mahdollisimman vähän haitallisilla mutaatioilla. Koska rekombinaatiota ei tapahdu, ei voi syntyä jälkeläisiä, joilla on vanhempiaan vähemmän haitallisia mutaatioita (palautuvat mutaatiot ovat epätodennäköisiä). Hyvin haitalliset mutaatiot eivät ilmene, koska niiden kantajat tuskin saavat jälkeläisiä.

Geneettinen ajautuminen (II.4.2.2) vaikuttaa ennen kaikkea pienissä populaatioissa, joissa sattumanvarainen ajautumisprosessi vaikuttaa sitä tehokkaammin, mitä pienempi populaatio on. Siinä mää-

rin kuin ajautuminen määrää allelien esiintymistiheyden, heikkenee valinnan vaikutus näiden sattumanvaraisten tapahtumien seurauksena. On olemassa mutaatioita, joiden valinta vaikutus on niin pieni, että ne leviävät tietyissä populaatioissa kuin neutraalit mutaatiot eli kuin valintaa ei olisikaan. Ajatellaan, että mutaation laadun arvioinnin ainoa kriteeri on lisääntymiskykyisten jälkeläisten määrä yksikköä kohti! Kun populaatioon leviää useita vain hiukan negatiivisesti vaikuttavia mutaatioita geenien ajautumisen kautta, voi niillä olla suuri yhteisvaikutus. Moni negatiivisesti vaikuttava mutaatio voi johtaa pienen populaation kuolemiseen sukupuuttoon. Suomalaisutkijat ovat osoittaneet sukupuuttoon kuoleminen pienissä perhospopulaatioissa (Saccheri et al, 1998).

Genomin rappeutumisprosessi ei estä valintaa viemästä populaatiota fitness-maaston korkeimmalle kohdalle (kuva 6.5). Se vain mataltaa fitness-vuoren absoluuttista korkeutta.



Kuva 5.28 (oikealla) Koivumittarin vaalea ja tumma muoto.

Kuva 5.29 (ylhäällä) Lehtiperhonen *Kalliman* naamiointi. Etuja takasiipien alapuoli muodostavat yhdessä säännönmukaisen lehtikuvion (kuvan yläosa), vaikka molemmat siivet muodostuvat täysin erillisinä. (Westfälisches Museum für Naturkunde Münster)



Kuva 5.30 Harmiton haapalasi-siipi (vasen) matkii herhiläistä (oikealla).



Koivumittari (*Biston betularia*)

Tummien (melanististen) koivumittarilajien leviämistä vaaleiden kustannuksella pidetään havaittavissa olevan evoluution malliesimerkinä. On jopa väitetty, että kyseessä on "vaikuttava evoluutionäytelmä", että "evoluution voi nähdä" omin silmin. Diehl (1980, s. 93f) kuvaa Englannin koivumittaripopulaatioista tehtyjä havaintoja seuraavasti (kuva 5.28):

"Vuonna 1848 pyydystettiin ensimmäinen tumma yksilö Manchesterin alueelta Keski-Englannista. Seuraavina vuosikymmeninä pyydystettiin yhä enemmän melanistisia muotoja. Vuonna 1895 tehtiin kvantitatiivinen tutkimus, joka osoitti, että 95% Manchesterin alueen koivumittareista kuoriutui tummana. Nykyisin esiintyy 100% vaaleita koivumittareita vain Brittein saarten syrjäisillä seuduilla... Myöhemmin on sama melanismitaipumus havaittu noin 70:ssä Englannin ja muiden teollisuusmaiden perhoslajeissa."

Tästä kuvauksesta emme voi tehdä sitä johtopäätöstä, että olisi kehittynyt jotain uutta. Tummat muodot ovat aina olleet olemassa, ja vaikka olisi kysymys mutaation kautta syntyneestä ominaisuudesta, voisimme puhua vain mikroevoluutiosta. Vaaleissakin muodoissa on tummanruskeaa väriainetta melaniinia, joka on syy tummien muotojen voimakkaaseen väriin. Uusia rakenteita ei ole syntynyt. On kyse melaniinisynteesin säätelyn ohjauksesta ja melaniinin jakautumisesta siipiin.

Vaaleiden muotojen levinneisyys ja väheneminen ei liity mitenkään makroevoluutioon. Ainoa väheneminen koskee per-

hosen väriin vaikuttavien alleelien määriä. On siis kyse vain alleelitiheyden vaihtelusta. Koivumittarin tapaus osoittaa, että valinnan vaikutus riippuu oleellisesti ympäristöolosuhteista ja että sopeutuminen on suhteellinen ominaisuus. Todisteita kehittämisestä synteettisen teorian tarkoittamassa mielessä ei esimerkki kuitenkaan anna.

1980-luvulta lähtien on tiedetty, että koivumittarit eivät tavallisesti lepää koivun rungolla. Melanismin todisteena käytetyt kuvat esittävät neuloilla runkoon kiinnitettyjä perhosia. Puun väriyksellä on todennäköisesti luultua paljon vähäisempi merkitys. Monet tutkijat pitävät nykyisin koivumittaritarinaa vakavasti puutteellisena tai virheellisenä (Majerus, 1998).

Suojaväri ja jäljittely

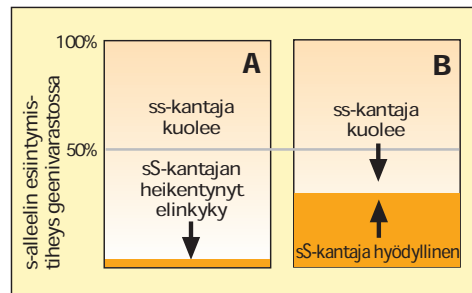
Suojavärikyseen ja jäljittelyyn liittyvät ilmiöt (suojaus ja matkiminen, kuva 5.29) sopivat hyvin koivumittariesimerkin yhteyteen. Tässä tapauksessa, kuten muutamissa muissakin seuraavassa esitetyissä esimerkeissä, tehdään periaatteellinen ero kyseessä olevan rakenteen säilymisen ja syntymisen välillä. Stabiloiva valinta poistaa huonon suojaväriin omaavat yksilöt. Siten esimerkiksi suojaväriin tai jäljittelyefektin katoaminen estyy. On kokonaan toinen kysymys pohtia miten nämä ominaisuudet ovat syntyneet. Kysymys täytyy jättää avoimeksi niin kauan kuin kokeellisesti ei onnistuta saamaan suojaväriä suojavärittömille muodoille. Ei riitä, että ne polveutuvat aikaisemmin suojavärikyksen omaavista muodoista, koska suojaageeni on voinut säilyä resessiivisenä piilossa. Samanlainen argumentti koskee jäljittelyä (esim. varoitussignaalin jäljittelmä, kuva 5.30).

Yhteenvetona toteamme, että rakenteen säilyminen ja syntyminen perustuvat aivan erilaisiin mekanismeihin ja tekijöihin. Säilyminen selittyy valinnan kautta (mikroevoluutio). Syntyminen vaatisi makroevoluutiivisen muutoksen.

Sirppisoluanemia

Sirppisoluanemia on verisairaus. Homotsygoottiset resessiivisen sirppisolugeenin kantajat (ss) kuolevat nuorena. Heterotsygoottisen geenin kantajan (sS) oletettu elinikä on vain vähän lyhyempi kuin homotsygoottisen terveen (SS). Koska malarian aiheuttaja ei kykene lisääntymään heterotsygoottisen verisoluissa, niin alleelikombinaatio sS tarjoaa suojan malariaa vastaan ja merkitsee malaria-alueilla valintaetua.

Valintaetu on kuitenkin vain heterotsygoottisella muodolla ja aivan poikkeuksellisella alueella (malarian saastuttamilla). Sirppisolualleelilla ei ole mitään mahdollisuuksia levitä laajasti populaatioon (kuva 5.31). Tämä olisi mahdollista vasta silloin, kun homotsygoottisella muodolla olisi valintaetu. Tässä tapauksessa ei näin ole. Siksi tämäkään esimerkki ei sovi todisteeksi valinnan aiheuttamasta makroevoluutiosta.



Se sopii kuitenkin todisteeksi sille, että valintaetu on riippuvainen ympäristöolosuhteista ja voi johtaa alleeliyhdistelmien väliseen tasapainoon.

Hyönteisten DDT-resistenssi

Viimeinen käsittelemämme esimerkki havaitusta valinnan vaikutuksesta on tuohyönteisten torjunta-aineresistenssin periytyminen.

Esimerkiksi kärpäset ovat tulleet vas-

Kuva 5.31 Sirppisoluanemian malli.

A Alueilla, joissa ei ole malaria-vaaraa, esiintyy sirppisolualleelia s harvoin;

B Tilanne malaria-alueilla:

Sirppisolualleeli on suhteellisen yleinen (kts. teksti). Sen yleisyys ei voi kuitenkaan lisääntyä tietyn rajan yli (teoreettinen raja 50%). Alleeli s ei voi siksi koskaan levitä koko populaatioon.

Rinnakkaisevoluutio

Rinnakkaisevoluutiolla (coevolution) tarkoitetaan kahden eri eliön keskinäisen sopeutumisen samanaikaista kehittymistä. Esimerkkinä tästä pidetään kukinnan ja hyönteisen välistä toisiinsa sopimista. Tunnettuja ovat orhot, jotka matkivat kärpäsiä, mehiläisiä ja kimalaisia. Näiden orkideojen alahuuli muistuttaa hämääntyttävän tarkasti pienintä yksityiskohtaa myöten näitä hyönteisiä muodoltaan, väriltään, tuoksultaan ja karvoitukseltaan. Siksi hyönteiset pitävät kukkia sukupuolipartnerina ja pyrkivät paritumaan niiden kanssa. Tässä yritykseen hyönteiseen tarttuu siitepölyä, mikä kulkeutuu sitten seuraavan kukan emiin.

Evoluutioteoreettisissa malleissa oletetaan, että kukka ja hyönteinen kehittyivät keskinäisessä vuorovaikutuksessa. Kukka siis reagoi hyönteisessä tapahtuneeseen muutokseen ja hyönteinen kukassa tapahtuneeseen muutokseen mutaatio-valintamekanismin kautta. Näin oletetaan tämän hämmäntävän samanlaisuuden syntyneen. Tällainen selitys on kuitenkin vain ajatusleikkiä, jonka perustana ei ole mitään havaintoja. Orho-lajit kykenevät muuntautumaan melkoisesti, mutta kukinnan ja hyönteisen välisen vuorovaikutuksen syntyypää mutaation ja valinnan tuloksena ei sen avulla voi selittää eikä havainnoida. Havainnot eivät tue synteettistä teoriaa, vaan teoria oletetaan todeksi jo sitä laadittaessa. Havaintoja meillä on vain nykyisestä yhteensopivuudesta, ei yhteensopivuuden synnystä.



Termi rinnakkaisevoluutio on keinotekoinen sana, joka antaa vaikutelman selityksestä antamatta sitä kuitenkaan. Geneettisesti ja populaatiobiologisesti perusteltua mekanismia tällaisen molemminpuoleisen riippuvaisuussuhteen synnystä ei toistaiseksi ole voitu antaa. Tämä olisi kuitenkin kokemukseen perustuvan luonnontieteen tehtävä (vrt. 1.1.1). Lisäksi ajatus rinnakkaisesta evoluutiosta on vielä hyvin kyseenalainen tapahtuma molekyylibiologisten tutkimusten perusteella (sekvenssivertailu, vrt. V.9.3). Yhteistoiminnassa olevien kumppanien proteiinien vertailu osoittaa niiden olevan usein kaukana toisistaan.

Kuva 5.32 Kimalaisorho *Ophrys insectifera* (oikealla) ja *O. bertelonii* (vasemmalla) paritteluhoukuttimena.

tustuskykyisiksi DDT-nimiselle hyönteismyrkylle. Vastustuskykyisten ja altiitten kärpästen välillä on osoitettu olevan geneettisiä eroja. Resistenteissä kannoissa on havaittu esimerkiksi seuraavia muutoksia: kutikula ja kudokset laskevat DDT:tä huomattavasti nopeammin läpi, DDT hajoaa nopeammin ruumiissa entsyymaattisesti, DDT:tä varastoituu enemmän ruumiin muuttuneissa rasvoissa, hermostolla on alentunut herkkyys DDT:lle ja muuttuneiden käyttäytymistapojen seurauksena kosketus myrkyllä on vähäisempää.

P.A. Tschumi (1975, s. 185) viittaa mielenkiintoiseen näkökohtaan arvioidessaan tämän valintatekijän vaikutusta:

”Kaikki tutkimukset viittaavat siihen, että voimakas - alunperin harvinaisten geneettisten muunnelmien - valinta on muuttanut hyönteispopulaation geenivarastoa. Toisin sanoen kaikki resistentit kärpäset ovat niiden harvinaisten genotyyppien jälkeläisiä, jotka selvisivät alkuperäisestä massakuolemasta. Jos sellaisia harvinaisia muunnelmia ei olisi olemassa, ei mitään resistenssiä syntyisi. Itse asiassa tiedämme, että tietyille kärpäspopulaatioille ja heinäsiirkoille ei toistaiseksi ole kehittynyt resistenssiä.”

Tämän mukaan tunnetut DDT-resistentit ominaisuudet olivat resistentissä muodossa jo ennen valinta- ja sopeutumistapahtumaa. Mitään uusia alleleja ei siten

olisi syntynytäkään. Olisi vain tapahtunut äärimmäinen alleelifrekvenssien siirtymä DDT:n uhkaamassa populaatioissa. Tilanne on samanlainen kuin kohdassa III.5.1 kuvatuissa raskasmetallipitoisissa kuonakasoissa kasvavissa kasveissa.

Tällaiset tapahtumat eivät ole askeleita kohti makroevoluutiivisia muutoksia. Vaikka emme tarkkaan tiedäkään geneettistä perustaa resistenssille, on kuitenkin osoitettanut, että resistenssi perustuu geenifunktion katoamiseen tai olemassaolevan geenin vähäiseen muutokseen.

Voimme tehdä seuraavan välitilinpäätöksen:

Muuttuneet valintaolosuhteet voivat johtaa populaation geenivaraston muuttuneisiin alleelifrekvensseihin. Tämä ei kuitenkaan merkitse samaa kuin evoluutioaskel, joka johtaisi makroevoluutiiviseen muutokseen.

Sopeutumisen ja makroevoluutio

Toistaiseksi tunnetut esimerkit antavat riittävän empiirisen perustan vastata tämän luvun alussa esitettyyn toiseen kysymykseen: *mikä on sopeutumisen ja makroevoluution välinen yhteys?* Vastaus kuuluu: mitään yhteyttä ei ole nähtävissä. Kun ympäristöön sopeutuminen paranee valinnan seurauksena, niin se liittyy periaatteessa vain jo olemassa olevien elinten tai tuntomerkkien muutokseen. Muutos voi merkitä

Seksuaalinen valinta

Seksuaalisen valinnan oletetaan selittävän miespuolisten yksilöiden sekundääriset sukupuolituntomerkit. Erityisenä lajin sisäisenä valintatekijänä pidetään kilpailua sukupuolikumppanista. Jo Darwin kuvitteli, että ne yksilöt, joilla oli parhaiten erottuvat sukupuolituntomerkit, löytävät helpoimmin parittelukumppanin. Täten ne lisääntyvät enemmän kuin huomaamattomammat yksilöt. Monimutkaisten soidinmenojen ja muiden ulkoisten tuntomerkkien (esimerkiksi sarvet ja komea höyhenpeite) oletetaan syntyneen tällaisen valinnan kautta. Tällaiset urosten tuntomerkit tai käyttäytyminen herättävät naaraiden huomion. Darwin

kirjoittaa (1928 [1858], s. 122): "Sarvettomalla uroshirvellä tai kannuksettomalla kukolla ei olisi paljoakaan toiveita lukuisain jälkeläisten jättämisestä."

Toistaiseksi esitetyt vastaväitteet evoluutiovalinnan suorituskyvystä



Sorsien seksuaalidimorfismi

koskevat myös seksuaalisen valinnan vaikutusmahdollisuuksia. Valinnan aiheuttamia muutoksia voidaan havaita vain mikroevoluutiivisella alueella kuten esimerkiksi jo olemassa olevien sekundääristen sukupuolituntomerkkien voimakkaampi ilmeneminen. Lisäksi on huomioitava, että huomiota herättävät sukupuolituntomerkit (esimerkiksi väri) voivat myös vähentää eloonjäämismahdollisuuksia. Viholliset huomaavat nämä yksilöt helpommin. Siten lajin sisäinen seksuaalinen valinta ja lajin välinen valinta voivat olla keskenään ristiriidassa. Tämä vaikeuttaa seksuaalisen valinnan kautta syntyvien sekundääristen sukupuolituntomerkkien ymmärtämistä.

parantumista tai huonontumista (dynaaminen valinta). Jo vuonna 1970 (s. 82) L. van Bertalanffy kirjoitti:

“Käsitykseni mukaan ... ei ole ainoatakaan tieteellistä todistetta sille, että evoluutiolla, jolla tarkoitetaan etenemistä yksinkertaisista monimutkaisemmiksi eliöiksi, olisi mitään tekemistä lisääntyneen sopeutumisen, valintaedun tai suuremman jälkeläisten tuoton kanssa. Sopeutuminen on mahdollista jokaisella organisaation tasolla: ameeba, mato, hyönteinen tai ei-istukallinen nisäkäs on aivan yhtä sopeutunut kuin istukallinen nisäkäs. Elleivät ne olisi, ne olisivat jo aikaa sitten kuolleet sukupuolettoon.”

Mikään ei tämän tosiasian suhteen ole tähän päivään mennessä muuttunut. Mato, joka kohtaa muuttuneet ympäristöolosuhteet, tulee valinnan seurauksena paremmin sopeutuneeksi madoksi, ei suinkaan hyönteiseksi. Muutos kohti hyönteistä ei merkitse sopeutumista matona. Valinta karsinee pois sellaiset yrityksetkin (kuva 5.33). Tämä argumentti koskee myös madon ja hyönteisen hypoteettista esi-isää.

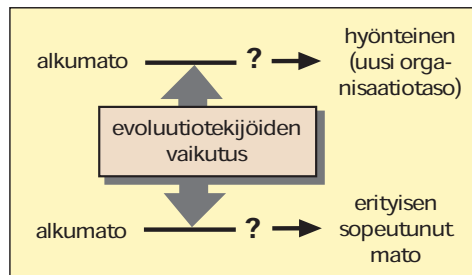
Antibioottiresistenssiä ja muita mutaatien ja valinnan aiheuttamia molekyylylitasen muutoksia mikro-organismeissa käsittelemme kohdassa IV.7.2.

Yhteenveto

1. Valinnan vaikutukset ovat pääsääntöisesti vakauttavia. Muuttuneissa ympäristöolosuhteissa ne ovat sikäli dynaamisia, että ne voivat johtaa tiettyjen alleelien määrän merkittävään muuttumiseen tai joissakin tapauksissa elimen tuhoutumiseen.
2. Kaikki havaintotulokset kuuluvat mikroevoluution alueelle. Yhdessäkään tapauksessa ei ole osoitettu kvalitatiivisesti uuden geneettisen materiaalin syntymistä.
3. Elollisen olennon organisaatiotaso ei ole missään todistettavassa yhteydessä valintaan.

5.4.2 Valinta keinotekoisissa olosuhteissa: jalostus

Ihminen voi jalostamalla muuttaa eliöitä haluamaansa suuntaan. Jalostustyön kaut-



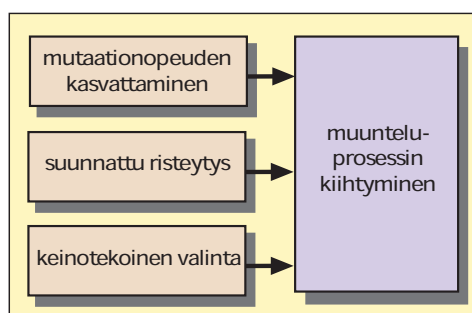
Kuva 5.33 Synteettisen teorian mukaan evoluutiotekijöiden vaikutuksen seurauksena esimerkiksi hypoteettisesta alkumadosta syntyi hyönteisiä. Empiiriset havainnot viittaavat kuitenkin siihen, että vähemmän erikoistuneesta alkumadosta voi syntyä erikoisissa ympäristöolosuhteissa vain sopeutunut mato.

ta on saatu lukuisia tuloksia, joiden avulla voimme arvioida evoluutiotekijöiden (mutaatio, rekombinaatio ja valinta) suorituskykyä. Jalostustyön tulokset merkitsivät jo Darwinille tärkeää osaa valintaperiaatteen perusteluissa ja jopa evoluution todellisuudessa. Tässä kappaleessa esitellään jalostustutkimuksen tuloksia ja arvioidaan niiden todistusvoimaa suhteessa mikro- ja makroevoluutioon.

Eliöiden muuntelu- tai evoluutionopeutta voidaan huomattavasti lisätä ihmisen suunnitelmallisen ohjauksen avulla. Jalostustyön tulokset voisivat siten, mahdollisesti paremmin kuin luonnollisesti etenevät tapahtumat, näyttää mihin lisääntynyt mutaationopeus, kohonnut rekombinaatiitiheys ja pitkään kestänyt valintapaine johtavat. Tässä yhteydessä meitä kiinnostaa myös se, miten pitkälle meneviä johtopäätöksiä voimme tehdä luonnossa tapahtuvasta valinnasta keinotekoisien valinnan perusteella (ihmisen suorittama valinta).

Ensi vaikutelma on se, että keinotekoinen valinta voisi toimia nopeutettuna luonnollisen valinnan mallina. Muunteluprosessin nopeuttaminen on mahdollista (kuva 5.34)

- kiihdyttämällä mutaationopeutta keinotekoisesti (mutaatiojalostus); mutanteja syntyy lyhyemmässä ajassa,



Kuva 5.34 Päämäärätietoinen jalostustyö nopeuttaa muunteluprosessia (mikroevoluutiota).

Kuva 5.35 Viljelykasvien tyypillinen tuntomerkki on leviämismuotojen häviäminen. Kauralla (*Avena sativa*, oikealla) ei ole esimerkiksi helpeen pinnalla nukkaa eikä sillä ole vihnettä. Kumpikin auttaa villinä kasvavaa hukkakauraa (*Avena fatua*, vasemmalla) ankkuroimaan jyvän maaperään. Viljelykasvin röyhyn muoto on myös muuttunut ja jyvän koko kasvanut. (Schwanitz 1967)



- valikoitujen yksilöiden suunnatulla risteyttämisellä (kombinaatiojalostus); suunnitelmallinen uusien yhdistelmien synnyttäminen ja
- keinotekoisella valinnalla (valintajalostus); jalostaja valitsee suunnitelmallisesti tiettyjen tuntomerkkien mukaan.

Ployploidia mahdollistaa lyhyessä ajassa jopa uusien biologisten lajien synnyttämisen (vrt biologinen lajikäsité II.3.3).

Taulukossa 5.4 on lueteltu joitakin yleisiä kotieläinten ja viljelykasvien ominai-

suuksia sekä joukko jalostustyön tuloksia. Lisäksi se antaa yleiskuvan ihmisen jalostustyön päämääristä, jotka ovat jalostustyön tulosten taustalla.

Jalostustyön tuloksia

Jalostustyön päämäärät ja tulokset ovat tosin taloudellisesti merkittäviä, mutta luonnossa epätarkoituksenmukaisia tai peräti haitallisia.

Tämä voidaan osoittaa seuraavilla esimerkeillä:

- Lisääntymiskeinojen häviäminen estää lajin leviämisen.
- Siementen kypsyminen ja itäminen eri aikaan on biologisesti tarkoituksenmukaista, koska ympäristökatastrofit voidaan kestää paremmin. Kun populaation kaikki kasvit itävät yhtä aikaa, voi esimerkiksi ankara halla tuhota koko populaation. Eriikäisen itämisen ja siementen kypsymisen häviäminen on biologisesti haitallinen vaikkakin taloudellisesti järkevä asia.
- Kasvit, joilla on laikukkaat lehdet (kuva 5.36) kykenevät sietämään alentunutta

Taulukko 5.4 Esimerkkejä jalostustyöstä ja sen tavoitteista.

Usein esiintyviä viljelykasvien ominaisuuksia

- laikukkaat lehdet (kuva 5.36)
- kerrannaiskukat ja -kukinnot (kuva 5.37)
- suurentuneet kukinnot
- myrky- ja katkeroaineiden puute tai vähentyminen
- lisääntymiskeinojen puuttuminen (esim. kiinteä tähkä)
- samanaikainen siemenen kypsymisen ja itäminen
- jättiläiskasvu, suurentuneet kasvin osat: viljan tähkä, tomaatin hedelmä (kuva 5.19), mansikka (kuva 5.21), vadelma, kirsikka, koristekasvien kukat, kaalin ja salaatin lehdet, sokerijuurikkaan ja porkkanan juuri, perunan tai kyssäkaalin versomukulat
- kierteiset muodot (kuva 5.41)
- hidastunut/ nopeutunut kehitys

Usein esiintyviä kotieläinten ominaisuuksia

- kallonmuodon lyheneminen (kiinan

palatsikoira, kuva 5.38)

- pienentynyt aivojen tilavuus
- riippukorvat
- lyhytjalkaisuus (lammas)
- ihopigmenttien vaalentuminen
- muuttuneet käyttäytymistavat, synnynnäisten käyttäytymistapojen menetys

Lisäesimerkkejä eläin- ja kasvikunnasta

- kanojen munintatiheyden lisääntyminen
- lehmien maidontuotannon lisäys
- koirarodut
- kyyhkysrodut
- kultakalojen väri- ja muotomutantit
- sika, jolla kaksi ylimääräistä kylkiluuta
- sokerijuurikkaan yksisiemeninen hedelmä
- juurikkaan sokeripitoisuuden nosto
- viljojen jyvämäärän lisääminen tähkää kohti (kuva 5.20)
- paksumpi raparperin lehtiruoto

- kaalin eri muodot
- soijakasvit, joilla poikkeava jyvän paino, palkomäärä, siemenkuoren väri, itämislämpötila ja karvoitus

Jalostustavoitteita

- tuottoisuuden lisäys
- laadun parannus: korkeampi valkuais- ja rasvapitoisuus, valkuaisen korkeampi arvo, leivontaominaisuuksien tai vitamiinipitoisuuden parantaminen, maun ja säilyvyyden paraneminen
- viljalajien kestävyys
- viljojen korren lujuuden parantaminen
- samanaikainen hedelmien kypsyminen
- itämisen myöhästymisen vähentäminen
- leviämiskeinojen menetys
- lehtien ja kukintojen muoto- ja väriaihtelut
- sairauksien ja tuholaisien sietokyvyn parantaminen

fotosynteesitehoa, koska niiden vihreän kudoksen klorofyllipitoisuus on usein normaalia suurempi.

- Kerrannaiskukat ja -kukinnot sisältävät vähemmän siitepölyä (esimerkiksi jalostetut ruusut) tai ei ollenkaan ja ovat siksi vähemmän hedelmällisiä tai täysin hedelmättömiä tai omaavat enemmän laitakukkia torvimaisten kehräkukkien asemasta (kuva 5.37).

- Myrkkyy- ja karvasaineiden vähentyessä vähenee kasvien syödyksi tulemisen suoja.

- Kukkakaali on lisääntymiskyvytön (siinä on steriilit kukat)

- Lyhytjalkaisuus (esimerkiksi lammas) rajoittaa eläinten liikkumiskykyä.

Jalostaja valikoi mutanteja aivan eri kriteereillä kuin luonnonvalinta. Pääsääntöisesti jalostetut muodot ovat vähemmän elinkelpoisia kuin luonnolliset. Suurin osa jalostetuista muodoista ei pysty selviytymään luonnollisissa olosuhteissa vaan ainoastaan ihmisen suojeluksessa. Korkeatuottoiset eläimet sairastuvat suhteellisen helposti. Puutarhakasvit villiintyvät vain harvoin.

Jalostustyössä valinta tapahtuu päämäärätietoisesti ja suunnitelmallisesti. Luonnossa valintatapahtumalla ei ole mitään suunnittelijaa ja ohjaajaa.

Tällä perusteella keinotekoisien työn tulosten soveltaminen luonnon tapahtumiin on ongelmallista, vaikkakin kummasakin valintatapahtumassa on yhteistä niiden vaikutus geenivarastoon: alleelifrekvenssi muuttuu. Joidenkin alleelien määrä supistuu, kun taas toisia suositaan. Muutoksen suunta on kuitenkin usein erilainen.

Koska kysymyksessä on usein äärimäinen erikoistuminen, lähestytään kehitysmahdollisuuksien rajoja. Sen osoittavat esimerkiksi seuraavat havainnot:

- Joidenkin koirarotujen kuono on äärimäisen lyhyt (kuva 5.38); koiraeläimen ominaisuudet kuitenkin säilyvät; päänmuodon muutoksilla on rajat. Äärimmäisiä muotoja täytyy lisäksi pitää sairaalloisina (kuva 5.38B).

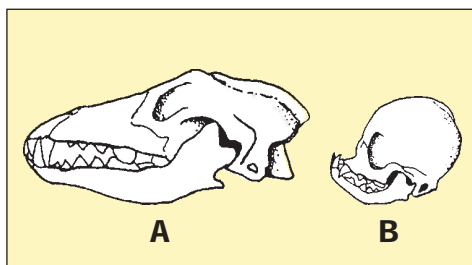
- Sokerijuurikkaan sokeripitoisuus on kyety nostamaan maksimiarvoon, jota ei enää kyetä lisäämään. Jyvien määrälle viljan tähkässä, hyötykasvien ravinto- ja vita-



Kuva 5.36 Kirjava lehti (*Calathea*), jossa lehtivihreättömiä alueita.



Kuva 5.37 Viljellyn kaunokaisen (*Bellis perennis*) mykerössä (alla) on enemmän kielimäisiä laitakukkia ja punaista väriä kuin villimuodolla (yllä). Myös villimuodossa on punaista väriä.



Kuva 5.38 Keinotekoisien valinnan vaikutus koiraeläimillä. A Susi (oletettu kaikkien koirarotujen kantamuoto), B Kiinanpalatsikoiran äärimmäisen lyhyt kuono. (Meyer & Daumer 1981; ei mittakaavassa)



Kuva 5.39 Kalliokyyhkystä (vasemmalla) jalostettiin muutamassa sadassa vuodessa koko joukko osittain hullunkurisiakin muotoja.

miinipitoisuudelle, leivontaominaisuuksien paranemiselle, maun parantumiselle ja säilyvyydelle on samoin olemassa raja.

* Kanojen munintamäärää ja lehmien tuottamaa maitomäärää ei myöskään voi mielivaltaisesti nostaa.

Mainitut esimerkit osoittavat, että keinotekoinen muunteluprosessin kiihdyttäminen ammentaa vastaavasti geneettisen potentiaalin nopeammin loppuun. Kehitysmahdollisuuksien rajat eli lajien muuntumiskyky saavutetaan nopeammin.

Jalostustyössä ei synny mitään uusia rakenteita. Tämä mainittiin jo kohdassa III.5.2. Muutamien esimerkkien avulla havainnollistamme tätä vielä kerran:

- Maissin *corn-grass* mutanteissa (taulukko 5.4) monistetaan olemassaolevaa rakennetta.
- Kaalin eri muodoissa pyritään olemassaolevia rakennuselementtejä suurentamaan



Kuva 5.40 Jatkuva samansuuntainen luonnollinen tai keinotekoinen valinta johtaa erikoistumiseen, muuntumiskyvyn vähenemiseen ja geenivaraston köyhtymiseen. Näin käy myös valintasuunnan vaihdellessa!

Kuva 5.41 Jalavan korkkiruuvimuoto

(lehdet), paksuntamaan (kyssäkaali) tai lisäämään määrää (kukinto, kukkakaali, steriilit kukat).

- Myös hedelmiä suurennettaessa muutetaan vain olemassa olevia kasvinosia.

Jatkuva keinotekoinen valinta johtaa homotsygoottisiin muotoihin ja siten muuntelun vähenemiseen. Voidaan puhua kehityksen umpikujasta (kuva 5.40). Koska jalostaja poistaa kaikki ne muunnokset ja mutantit, jotka hänen tavoitteittensa mukaan eivät ole toivottavia, köyhtyy jalostettujen rotujen geenivarasto. Monet villimuotojen alleelit häviävät. Populaation geneettisestä monimuotoisuudesta käytetään vain osaa. Mitä pienempi ja yhdenmukaisempi populaation geenivarasto on, sitä vähäisempi on valinta- ja kehitysmahdollisuus. Näin populaatio ajautuu geneettiseen umpikujaan, jossa se ilman ihmisen suojelevaa kättä uhkaa joko kuolla sukupuuttoon tai josta se täytyy pelastaa risteyttämällä villimuotojen (risteytys villimuotojen alleeleilla) kanssa.

Mutaatiojalostus

Tämän kappaleen alussa mainittiin kolme kasvinjalostuksen menetelmää: kombinaatio-, valinta- ja mutaatiojalostus. Jos jalostus ylipäänsä antaa tietoa makroevoluutiosta, pitäisi sitä ennen kaikkea etsiä mutaatiojalostuksen tuloksista. Sillä vain mutaatio on uuden lähde evolutiivisessa prosessissa (vrt III.5.2).

Mutaatiojalostus alkoi suurin odotuksin, mutta se on kuitenkin tuottanut pettymyksen. Taloudellisesti mielenkiintoisten keinotekoisesti tuotettujen mutaatioiden osuus on hyvin pieni. Niiden arvo pienee monien geenien pleiotopian aiheut-



Vehnä on sopiva esimerkiksi havainnollistamaan jalostustutkimuksen perustavaa laatua olevia tuloksia. Vehnän jalostajat kamppailevat nykyään sen ongelman kanssa, että viljellyn vehnän geenivarasto on jalostusmielessä lähes tyhjiin amennettu. Tämä merkitsee sitä, että yksittäisten vehnälajikkeiden populaatiossa on vain hyvin vähäinen eri alleelin potentiaali jäljellä. Tähän liittyy viljellyn vehnän geneettisten ominaisuuksien dramaattinen kutistuminen. Jalostusmahdollisuudet näyttävät olevan loppuun amennetut "Alkuperäisen geenivaraston jatkuva köyhtyminen ei ainoastaan tee vaikeammaksi satoisampien lajikkeiden jalostamista vaan tuo myös mukanaan sen, että vehnäkasvit ovat yhä herkempiä uusille sairauksille ja epäedullisille ilmasto-olosuhteille" (Feldman & Sears 1981). Parempien ja satoisampien vehnälajikkeiden jalostus tapahtui vehnäkasvien monimuotoisuuden

Viljelty vehnä

kustannuksella. "Uudet lajikkeet - jokainen yksittäinen puhdasrotuinen tyyppi - ovat vähitellen syrjäyttäneet perinteiset primitiiviset luonnonrodut, jotka geneettisesti olivat sekoitus monista eri tyypeistä." Perinteisten lajikkeiden primitiivisyys liittyy niiden alhaiseen satoisuuteen, ei niiden biologiseen tarkoituksenmukaisuuteen. Keinotekoisten mutaatioiden kautta ei ole paljontaan kyetty lisäämään viljeltyjen vehnälajikkeiden muuntelumahdollisuuksia. Jatkuva jäljellä olevien vehnälajikkeiden geenivaraston köyhtyminen saadaan todennäköisesti estettyä perustamalla ns. geenipankkeja. "Geneettisen potentiaalin palauttaminen tai jopa laajentaminen onnistuu kuitenkin vain jos hyödynnetään vehnälajikkeidemme villien sukulaisten geenireservejä ja siirretään niitä eri viljeltyihin muotoihin". Jalostustyön toivo paremmista vehnälajikkeista perustuu siis vehnän viljelylajikkeiden villien sukulaisten rikkaaseen geeni-aarteistoon. Viljan alkukoti on keski- ja lähi-idässä. Erityisesti "hedelmällisen puoliikuun" mäkialueilla, jotka rajoittuvat lännessä Välimeren ja idässä Syyrian erämaahan ja Eufraatin ja Tigrisin jokilaaksoihin,

on monia diploidisia ja polyploidisia vehnälajeja, "jotka olemukseltaan ja vaatimuksiltaan ovat huomattavan monimuotoisia". Tästä monimuotoisuudesta voisi jalostustyö saada runsaasti lisäaineistoa. "Villimuotojen suureen geneettiseen muuntelupotentiaaliin kätkeytyy monia taloudellisesti merkittäviä geenejä. Villimuotojen toivottaviin ominaisuuksiin kuuluvat ennen kaikkea korkea valkuaispitoisuus ja valkuaisen laatu, hyvä sietokyky kuivuutta, kuumuutta, hyönteistuhoja, sieni- ja virustauteja, tuulta, sadetta, talvea ja suolaista maaperää vastaan sekä lopuksi vielä varhainen kypsyminen. Villimuodoissa saattaa myös olla geenejä, jotka välillisesti kohottavat satoisuutta." Nämä havainnot eivät ainakaan vehnän tapauksessa jätä mitään epäilystä sille, että jalostetut lajit ovat vilieihin kantamuotoihinsa nähden geneettisesti köyhtyneitä, eivätkä missään tapauksessa voi olla lähtökohtana makroevoluutiolle. Tarve palata luonnossa olevaan moninaisuuteen, osoittaa, että ihmisen suorittama keinotekoinen valinta ei ole johtanut biologisessa mielessä lajin parantumiseen vaan huonontumiseen.

tamien epäsuotuisien sivuvaikutusten vuoksi. Pleiotropialla tarkoitetaan sitä, että geenit vaikuttavat samanaikaisesti eliön useiden eri ominaisuuksien syntymiseen. Siksi mutaatio voi samanaikaisesti aiheuttaa sekä hyötyä että haittaa. Jalostusgenetikko Leibenguth toteaa 40-vuotisen työn jälkeen, että mutaatiojalostus ei tuonut toivottua parannusta tavalliseen jalostustyöhön nähden. Eläimille tämä jalostusmuoto ei sovi ollenkaan: "Sillä eläimet ovat kasveihin verrattuna geneettisesti herkemässä tasapainossa. Siksi niiden kohdalla kaikki mutaation muodot vaikuttavat vielä useammin kuolettavasti tai elin- ja lisääntymiskykyä alentavasti" (Leibenguth 1982, s 230). Kasvigeneetikko Lönnig (1995, s 152) kertoo, että näiden kokemusten vuoksi useimmat kaupalliset jalostusyhtiöt ovat poistaneet mutaatiojalostuksen ohjelmastaan. Tämä osoittaa selvästi, että jalostustutkimus - myös paljon lupauksia herättäneillä alueillaan - ei anna meille tietoa makroevoluution mekanismeista.

Yhteenveto

1. Kasvi- ja eläinjalostus antavat selviä todisteita lajien valtavista muuntelumahdollisuuksista. Tämä rajoittuu kuitenkin mikroevoluution alueelle eikä anna lähtökohdita pidemmälle etenevälle kehitykselle.
2. Yksipuolinen jalostustyössä tapahtuva valinta johtaa geneettiseen köyhtymiseen ja siten äärimmäiseen erikoistumiseen ja muuntelumahdollisuuksien vähenemiseen.
3. Jalostuksen avulla on tiettyjä, jalostajan toivomia geenivaraston alleeleja pystytty keskittämään muutamaisiin yksilöihin ja niiden jälkeläisiin. Jalostettuja muotoja täytyy varjella sukupuuttoon kuolemiselta tai villiintymiseltä ylläpitävällä jalostuksella. Tämä tapahtuu valikoimalla uudet syntyneet mutaatiot eroon jatkuvalla valinnalla ja estämällä pölyntyminen toisilla lajeilla.

6. Makroevoluutio

Koska klassinen synteettinen evoluutioteoria ei riitä selittämään makroevoluutiota, on kehitetty erilaisia lisäselityksiä ja uusia evoluutiohypoteesejä. Näiden avulla pitäisi ainakin hypoteettisesti voida osoittaa miten makroevoluutio voisi edetä. Kaikille uusille selityksille on yhteistä se, että niiden mukaan synteettinen teoria ei selitä makroevoluutiota. Tässä luvussa käsittelemme sitä miten nämä uudet teoriat ovat auttaneet ymmärtämään kehitysopillisia tapahtumia.

Olemme tämän jakson luvuissa perustelleet sitä, miksi eliöiden evolutiiviselle synnylle ei ole olemassa empiirisiä todisteita. Kaikki tietomme edellä käsitellyistä evoluutiotehtäjistä viittaavat siihen, että evoluutioprosesseilla on hyvin tiukat rajat. Makroevoluutio näyttää kyseenalaiselta tapahtumalta. Tässä kappaleessa käsittelemme makroevoluutioon liittyviä ongelmia. Pyrimme selittämään tunnettujen evoluutiotehtäjien avulla nykyisten monimutkaisten biologisten rakenteiden syntyä yksinkertaisemmista (kuvitteellisista) alkumuodoista. Hylkäämme nyt empirian (suoraan havaittavan kokemusmaailman) ja suoritamme ajatuskokeita. On syytä muistaa kohdassa I.1.1 mainittu P.-P. Grassen toteamus: "Teorian arvo ja vaikutusalue mää-

räytyy sen mukaan miten se kykenee selittämään kyseessä olevia asiointiloja." Tällaisia "kyseessä olevia asiointiloja" tutkitaan seuraavassa esimerkkien avulla. On kyse elävien olentojen monimutkaisista verkottuneista rakenteista. Tarkkaavaiset luonnon havainnoitsijat voivat löytää kotioven edestä useita seuraavaan pohdintaan liittyviä lisäesimerkkejä.

6.1 Monimutkaiset biologiset rakenteet

Kannukasvi Nepenthesin kannulehti

Noin 70 kannukasvilajin lehden rakenne on poikkeuksellinen. Lehti on rakenteeltaan *kannunmuotoinen*. Kannunmaisessa lehdesä on ruoansulatusnestettä. *Vä rillinen* lehden reunalla oleva kansi tai mesirauhanen houkuttelee hyönteisiä. *Liukas* kannunreuna saa laskeutuneet hyönteiset liukumaan kannun sisälle, jossa ne sulatetaan ja kasvi imee *sisäänsä* sulamistuotteet. Hyönteisestä peräisin olevista yhdisteistä *rakentuu* kasvin valkuaisaineita (kuva 6.1). Tässä ei kuitenkaan vielä ole kaikki: iso joukko hyönteisten toukkia, rapuhämähäkki, punkkeja, lankamatoja ja yksisoluisia leviä viettää suuren osan elämästään tai koko elämänsä näissä kannuissa.

Kasvi ei todennäköisesti tarvitse eläinperäistä ravintoa ja siitä saamiaan mineraaleja vaikka sen juuristo onkin osittain heikko. *Kursiivilla* kirjoitetut ominaisuudet ja kyvyt osoittavat, mitkä rakenne- ja toimintaominaisuudet ovat välttämättömiä tämän ppydyksen toiminnalle.

Millainen saattoi olla ensimmäinen

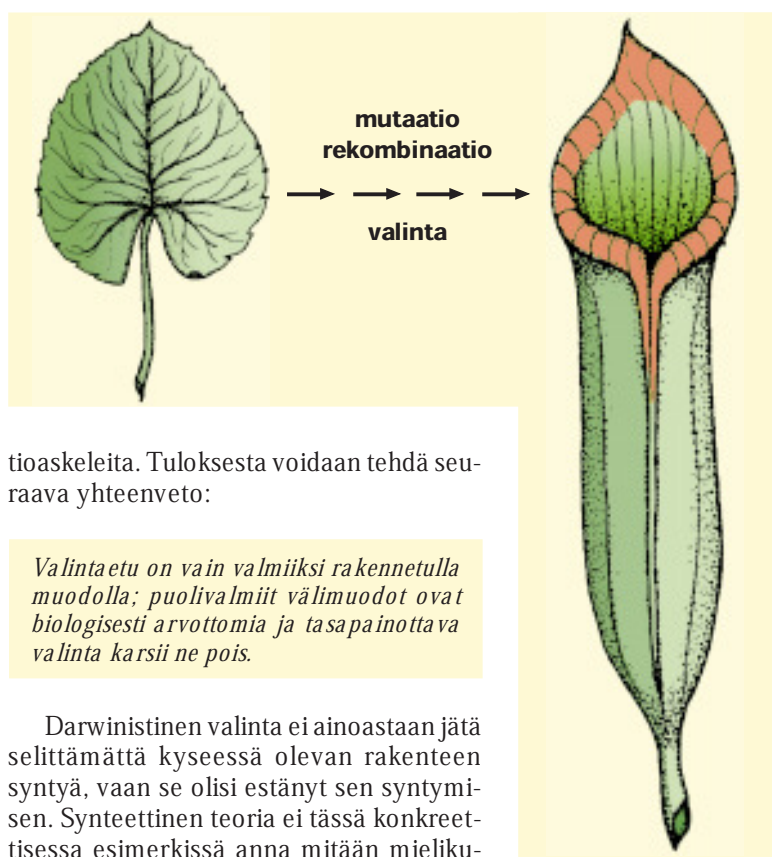
Kuva 6.1 Kannukasvi *Nepenthes alatan* kannulehti.



mutaatioaskel, jolla oli positiivinen valinta-arvo (vrt kuva 6.2)? Vain yhdellä valintaposiitiivisella mutantilla olisi kannukasvin alkumuoto-populaatiossa ollut mahdollisuus levitä. Ennenkuin pohdimme lyhyesti joitakin mahdollisuuksia, on syytä muistuttaa, että mutaatiotapahtuma on täysin ilman suuntaa ja että eri mutaatiot (eri yksilöissä tai geeneissä tai eri aikoina peräkkäin) eivät ole todistettavasti missään yhteydessä toisiinsa. Eri mutaatioiden yhteensopivuus on hyvin harvinainen tapahtuma, joten evoluutiotapahtumassa ei ole mitään todistettavaa päämäärähakuisuutta, ei mitään valmistautumista tiettyihin tuleviin mutaatioihin. On lisäksi muistettava, että valinnan kannalta neutraalit mutaatiot eivät pysy valinnan avulla populaatiossa. Ne voivat tosin levitä sattumanvaraisesti populaatioon (geenien ajautuminen). Koska uuden rakenteen syntyä ei voi ymmärrettävästi selittää neutraalien mutaatioiden avulla, jätämme ne toistaiseksi tarkastelun ulkopuolelle (niistä enemmän kohdassa IV.7). Välimuodot eivät myöskään koskaan saa olla valinnan kannalta negatiivisia eli haitallisia. Sellaiset muodot kuolisivat sukupuuttoon. Tasapainottava tai negatiivinen valinta poistaisi ne.

Oletetaan, että ensimmäinen mutaatio muuttaisi esimerkiksi lehden muotoa kohti kannumaisuutta. Muutos olisi hyödytön, ellei muita toimivan lehtipyydyksen ominaisuuksia ilmaantuisi. Käyttökelvoton lehtimuoto (voisi kuvitella jonkinlaisen koverutumisen) ei valinnan kautta säilyisi ennenkuin tapahtuisi yksi tai kaksi muuta tärkeää välttämätöntä muutosta. Voimme pohdita myös kykyä syntetisoida ruoansulatusnesteitä. Tällainen kyky ei varmasti synny yhden ainoan mutaation seurauksena. Mutta vaikka se syntyisikin, olisi se jälleen hyödytön, ellei olisi mahdollisuutta erittää ruoansulatusnesteitä ulos, ottaa sulatettuja eläinperäisiä yhdisteitä sisään ja rakentaa niistä kasville ominaisia yhdisteitä. Lisäksi yhtään hyönteistä ei houkuteltaisipaikalle ennen signaalivärin synteisiä. Hyönteissaalis olisi siksi niin vähäinen, ettei koko koneiston rakentaminen kannattaisi.

Samalla tavoin voimme käydä läpi muita kuviteltavissa olevia ensimmäisiä mutaa-



tioaskeleita. Tuloksesta voidaan tehdä seuraava yhteenvedo:

Valintaetu on vain valmiiksi rakennetulla muodolla; puolivalmiit välimuodot ovat biologisesti arvottomia ja tasapainottava valinta karsii ne pois.

Darwinistinen valinta ei ainoastaan jätä selittämättä kyseessä olevan rakenteen syntyä, vaan se olisi estänyt sen syntymisen. Synteettinen teoria ei tässä konkreettisesti esimerkiksi anna mitään mielikuvaa siitä, miten evoluutio voisi edetä. Behe (s. 187) toteaa, että “kukaan ...ei pysty antamaan yksityiskohtaista selitystä miten mikään monimutkainen biokemiallinen prosessi olisi saattanut kehittyä darwinistisella tavalla”.

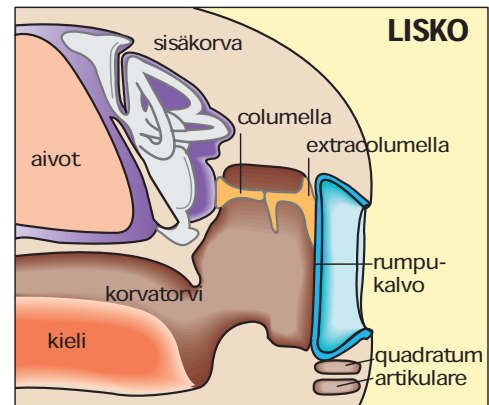
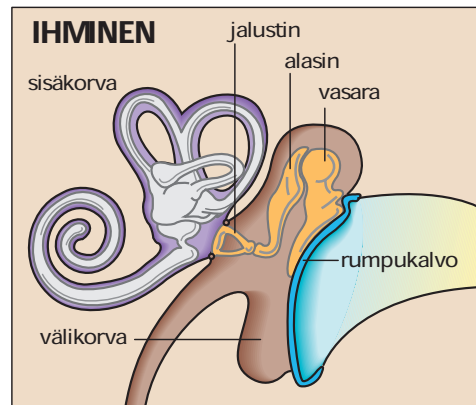
Liskojen kuuloluut

Toinen esimerkki, jota käsittelemme yksityiskohtaisesti, koskee hypoteettista liskojen leukanivelluiden (Quadratum ja Artikulare) muokkaamista nisäkkäiden kuuloluiksi (vasara ja alasin). Kyse ei nyt ole uuden rakenteen synnystä, vaan oletetusta hyvin pitkälle menevästä olemassa olevan rakenteen muutoksesta (kuva 6.3, vrt kuva 10.17).

Alkiokehityksen perusteella voidaan Quadratumia pitää alasinin, Artikularea vasaran ja Columellaa jalustimen kanssa homologisena (vrt V.9.1, V.10.5). Evoluutioteoreettinen ongelma on siinä miten voi tapahtua liskon molempien leukanivelen

Kuva 6.2 Miltä olisi voinut näyttää ensimmäinen, positiivisen valintaedun antanut mutaatioaskel kohti kannulehteä?

Kuva 6.3 Ihmisen ja liskon keskikorvan alue. Liskon keskikorvassa yksi ainoa luu, Columella, vastaa äänen välityksestä. Nisäkkään korvassa on vastaavassa tehtävässä kolme luuta: vasara, alasin ja jalustin. (Romer & Parsons 1991)



luiden evolutiivinen muuttuminen nisäkkään kuuloluiksi. Tässä oletuksessa on seuraavia yksityiskohtaisia vaikeuksia:

- Leukanivelen luiden vaeltaminen primääristä leukanivelestä olisi aiheuttanut tämän nivelen toiminnan häiriytymisen. Valinta olisi siksi estänyt tämän muutoksen. Terapsidien-ryhmässä on tosin nisäkkäitä muistuttavia liskoja, joiden sekä ylä- että alaleukanivelessä on kaksi luuta (kuva 13.23). Voisi kuvitella, että toisen näistä luista olisi voinut uhrata muutokselle. Jos oletamme tällaisia niveliä omaavat eläimet mahdollisiksi välimuodoiksi (mihin edellä olevan argumentin vuoksi olemme pakotettuja), ongelmat vain siirtyvät:

- Millainen valintapaine olisi johtanut siihen, että leukaniveleen olisi tullut kaksi ylimääräistä luuta, jos olemassa olevakin nivel toimi?

- Jos ylimääräiset luut leukanivelessä olivat valintaetu, täytyy näiden luiden siirtymisen nivelen alueelta pois olla epäedullista, joten se olisi estynyt.

- Voidaan myös kysyä millainen valinta- ja vaellusprosessi olisi saanut aikaan sen, että nämä kaksi luuta olisivat vaeltaneet juuri

Kuva 6.4 Vatsassa hautova sammakko *Rheobatrachus silus*. (Michael J. Tyler 1983)



keskikorvaan.

- Lopuksi on syytä pohtia, miten (vähittäisen) luiden vaelluksen aikana äänen siirtyminen välikorvaan on toteutunut. Liskon Columellan yhteyden rumpukalvoon on ilmeisesti täytynyt estyä - ja vielä sukupolvien ajaksi (evoluution vähittäisen etenevän vuoksi). On vaikea kuvitella kuoron liskon tai liskoa muistuttavan nisäkkään säilyvän elossa.

On myös huomioitava, että luut eivät ole ainoa rakenne, joihin tällainen muodonmuutos vaikuttaa. Myös hermojen, lihaksien ja jänteiden kytkennöissä tai järjestyksessä täytyy tapahtua muutoksia. On myös oletettavaa, että kuulo- ja purentaelimien säätely on alistettu aivan eri kehon osille, joiden yhteenkytkennällä ei näyttäisi olevan mitään etua (vrt evoluution systeemi-teoria, III.6.3.7). Tällaisten muutosten molekyylogeneettisistä perusteista ei ole olemassa edes spekulatioita.

Vatsassa hautova sammakko

Australiassa elävä sammakko *Rheobatrachus silus* (kuva 6.4) hautoo vatsassaan noin 25 poikastaan. Tämä on eräs monimutkaisimmista ja erikoisimmista hautomatoista. Vatsa muuttuu tätä tarkoitusta varten ajoittain kohduksi. Naaras syö hedelmöitettyjä munia, jotka kehittyvät sen vatsassa nuoriksi sammakoiksi.

Poikaset poistuvat emosta suun kautta. Hautomisen ajaksi täytyy vatsan normaalin toiminnan keskeytyä. Prostaglandiini E_2 käynnistää muutoksen. Tällaisen poikkeuksellisen hautomamekanismin vähittäinen kehitys on vaikeasti kuviteltavissa. Sen pi-

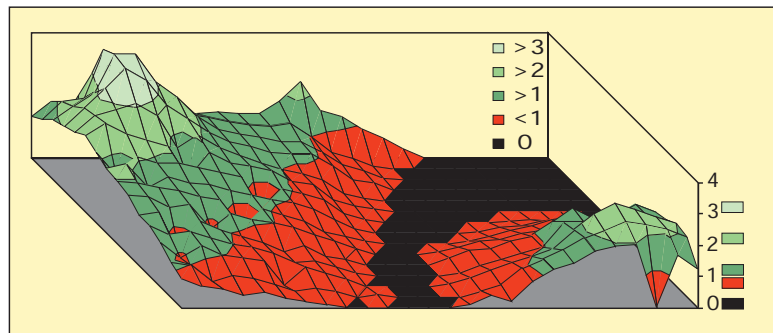
täisi syntyä yhden sukupolven aikana. Tämä pätee, vaikka tiedämmekin joidenkin urossammakoiden hautovan poikasiaan ilmarakossaan. Vatsa voi ja saa olla vain kokonaan vatsa tai kokonaan kohtu voidakseen toteuttaa kulloisenkin tehtävänsä. S.J. Gould on esittänyt spekulatioita miten tämä hautomamekanismi olisi syntynyt antamatta asialle kuitenkaan mitään selitystä.

Elävän olennon jokainen monimutkainen elin paljastaa perusvaikeuden kuvitellessa edes spekulatiivisesti sen syntyä: jokaisen uuden elimen synnyn alkuvaihe on pelkkää tuhlausta. Vasta kun elin on toimintakykyinen, voidaan alkaa puhua sen yksilön valintaedusta, jolla elin on verrattuna niihin, joilla sitä ei ole. Eliöt voivat tuhlaata ravintoaineita vain hyvin rajoitetusti.

Fitness-maasto

Havainnollistaakseen evoluutioprosessia paremmin, Sewall Wright otti käyttöön termin fitness-maasto (kuva 6.5). *Positiivinen valinta* saa aikaan sen, että populaatio kiipeää vuorta ylös. *Negatiivinen valinta* estää sitä vajoamasta kuoppaan. *Ajautuminen* saa populaation vaeltamaan pitkiä matkat tasaisella. Nopeus, jolla populaatio liikkuu fitness-maastossa määräytyy aina sen mutaationopeudesta. Kaikki nämä konseptit ovat luonteeltaan mikroevoluutiivisia.

Fitness-maasto koskettaa makroevoluution teorioita aivan erityisellä tavalla. Syntheettinen teoria väittää, että on olemassa jatkuva ylöspäin johtava tie (Climbing Mount Improbable, Dawkins, 1996), jolla jatkuvasti lisätään uusia ominaisuuksia peräkkäin tai samanaikaisesti. Se sisältää vain vähän tasankoja, haarautuu usein ja johtaa lopulta nykyisiin populaatioihin, jotka istuvat suhteellisen korkealla maaston vuorilla. Neutraaliteoria (III.6.3.5, IV.7.1.3) pitää tasaisia alueita sekä yleisempinä että tärkeämpinä. Punktualismin mukaan matka suhteellisen vakaalta ylängöltä toiselle ylängölle on suhteellisen lyhyt tai se voidaan kulkea niin nopeasti, että matkasta ei jäänyt pysyviä jälkiä. Epäsuorasti kaikki muutkin alkuperää koskevat teoriat esittävät fitness-maastoa koskevia väitteitä. Perusrühmämalli (II.3.4) väittää, että jokai-



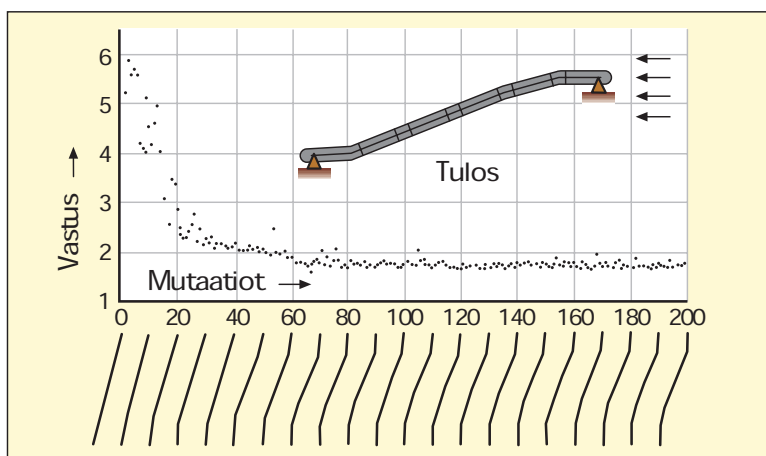
nen perusrühmä on vuori, joka on niin kaukana toisista perusrühmistä, etteivät mikroevoluutiiviset tapahtumat voi viedä yhden perusmuodon populaatiota toiselle. Havainnot viittaavat siihen, että valinta pyrkii pysäyttämään lajin sille sopivaan kohtaan fitness-maastossa (McFallen ja Knowles, 1997).

Fitness-maastoa ei käytetä ainoastaan biologiassa, vaan myös teknisissä järjestelmissä, joita voidaan myös optimoida evoluutioprosessin avulla. Koska tekniset järjestelmät eivät kykene itse lisääntymään, täytyy insinööri antaa kuhunkin tapaukseen sopiva fitness-mitta, jonka avulla insinööri tai tietokone antaa valinnalle läh- tökohdan (III.6.2).

Yhteenveto

1. Valinnalla on merkitystä uusien elimien ja rakenteiden synnyssä vasta, kun rakenne on valmis. Stabiiliva valinta karsii helposti pois keskeneräiset välimuodot.
2. Evoluutiomallissa mainintaa toiminnallisen rakenteen valintaedusta pidetään yleensä täysin riittävänä perusteluna tämän rakenteen sattumanvaraisen synnyn uskottavuudelle. Silloin ei kuitenkaan oteta huomioon tapahtuman todennäköisyyttä. Koska elimen biologinen merkitys syntyy vasta monien eri toimintojen, elimen osien ja geenien yhteistuloksena, tarvittaisiin lukuisia yhdessä vaikuttavia mutaatioita sen synnyn selittämiseksi. Sellaiset mutaatiot ovat tuntemattomia.
3. Kausaalinen evoluutiotutkimus ei toistaiseksi ole onnistunut selittämään min- kään elimen syntyä.

Kuva 6.5 Fitness-maaston havainnollistaminen. Moniulotteinen sekvenssiavaruus on projisoitu yhteen tasoon; y-akseli esittää genotyypin lisääntymisnopeuden aikayksikössä (absoluuttisena sopeutumisas- teikkona) tietyssä ympäristössä. Kun eliöt eivät lisäänty ollenkaan (musta alue), niin ne ovat käytännössä kuolleet sukupuuttoon. Lisääntymisnopeuden ollessa alle 1 (punainen) seuraa sukupuuttoon kuoleminen, koska populaation koko pienenee. Kun absoluuttinen fitness-arvo on yli 1 (vihreä), on eloonjääminen varmistettu.



Kuva 6.6 Nivelillä varustetun levyn ilmanvastuksen optimointi evoluutiostrategian avulla.

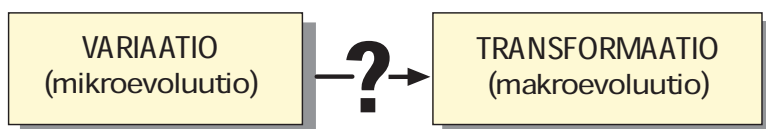
6.2 Teknisten systeemien evoluutio

Kun evoluutiostrategiaa käytetään teknisiin systeemeihin, lähdetään liikkeelle jo olemassa olevasta perusrakenteesta. Hoff & Miram antavat klassisen esimerkin (1979, s 71, kuva 6.6):

“Levy, johon suuntautuu sivuvirtaus, pitää muotoilla niin, että virtausvastus on mahdollisimman pieni. Levyn alempi kiinnityskohta on ylempää kiinnityskohtaa neljänneksen levyn pituutta alempana. Alkutilanteessa levy on suora. Levy on jaettu kuuteen yhtä suureen pintaan, jotka liittyvät nivelillä toisiinsa. Niveliä voi muuttaa 51 eri asentoon. Kokeessa testataan levyn virtausvastusta tuulitunnelissa. Levyjen välisiä kulmia muutetaan sattumanvaraisesti. Positiivisesti vaikuttanut muutos säilytetään, negatiivisesti vaikuttanut hylätään...noin 200 mutaatioaskeleen jälkeen levy on saanut optimaalisen muodon.”

Tämä esimerkki osoittaa hyvin mutaatio - valinta (nivelen asennon muutos - pienimmän ilmanvastuksen valinta) periaatteen. Nämä kokeet tarvitsevat kuitenkin lähtökohdaksi toimintakelpoisen perusrakenteen, jota voidaan tietyissä olosuhteissa optimoida. Ilmiö on täsmällinen vastine erikoistumistapahtumalle (vrt III.5.1.2).

Kuva 6.7 Voiko muuntelulla perustella minkä tahansa muutoksen?



Tällaiset evolutiiviset optimointikokeet onnistuvat vain, kun seuraava valintaposiitiivinen välimuoto voidaan synnyttää käytettävän mutaatiomekanismin avulla kohdullisessa ajassa. Näin ei kuitenkaan aina ole sen paremmin teknisten kuin biologistenkaan systeemien kohdalla. 90-luvulta lähtien on tietokoneen avulla teknisten systeemien evoluutiolla optimoitu elegantilla tavalla lukemattomia teknisiä ongelmia. Samalla on kuitenkin tullut yhä selvemmäksi tämän tyyppisen evoluutio-optimoinnin käsitteelliset rajat. Jos ei etukäteen määritellä sopivaa perusrakennetta, sopivaa mutaatio- ja rekombinaatiomekanismia ja muutosnopeuksia, sopivaa valintakriteeriä ja sopivaa populaation kokoa, ei toivottua optimointia tapahdu. Evoluutioprosessi juuttuu liian helposti ratkaisuehdotuksiin, jotka ovat tosin parempia kuin kaikki vastaavat ratkaisut, mutta kuitenkin kaukana optimaalisesta kokonaisratkaisusta (paikallinen optimi).

Hyvän evoluutio-ohjelman suunnittelemiseksi tarvitaan siis paljon tietotaitoa. Täsmällisen samanlaista tietoa tarvittaisiin myös makroevoluutiivisille tapahtumille. Tälle tiedolle ei kuitenkaan ole näköpiirissä mitään luonnollista lähdettä. Makroevoluutio ei voi edetä tietyn rakenteen optimoinnin kautta.

6.3 Makroevoluution selitysrityksiä

Tässä luvussa esitetyt empiiriset havainnot ja teoreettiset pohdinnat ovat osoittaneet, että makroevoluutiivisen prosessin kulusta (esimerkiksi III.6.1) on vaikea tehdä mitään johtopäätöksiä.

Kausaalisen evoluution tutkijat viittaavat siihen, että kokeellinen tutkimus voi ajallisista rajoituksista johtuen koskea vain mikroevoluutiota. Silti kokeellisen mikroevoluution tutkimuksista tehdään pitkälle ulottuvia makroevoluutiota koskevia johtopäätöksiä (kuva 6.7).

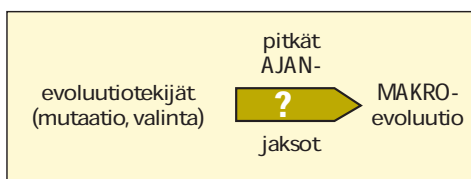
Tässä kappaleessa pohditaan makroevoluution liittyviä evoluutioteoreettisia perustelutapoja. Aluksi käsitellään perustelutapoja, jotka liittyvät synteettisen teorian ajat-

telutapoihin (III.6.3.1-4). Seuraavaksi arvioidaan selityksiä, jotka ovat joko synteettisen teorian laajennuksia tai kokonaan vaihtoehtoisia evoluutioteorioita (III.6.3.5-7).

6.3.1 Aikatekijä

Makroevoluutiivinen prosessi vaatii pitkiä ajanjaksoja. Synteettisen teorian vaikeuksia on usein kierretty sillä perustelulla, että evoluutiota tapahtumaan käytettävissä oleva aika on huomioitava. Ajasta tulee näin oikeastaan ylimääräinen evoluutiotekijä (kuva 6.8). Syntyy vaikutelma, että pitkät ajanjaksot voivat tehdä lähes mahdottomasta mahdollisen ja epätodennäköisestä todennäköisen. Aika ei kuitenkaan selitä, miten tapahtuma, jota ei koskaan ole havaittu - uuden syntyminen pitkään kestäneen mikroevoluutiivisen prosessin tai kokonaan tuntemattoman tapahtuman kautta - olisi mahdollinen. Kausaalisen evoluutiotutkimuksen nykyisten tulosten perusteella ei voi tehdä sitä johtopäätöstä, että mikroevoluutiiviset prosessit selittäisivät uusien ryhmien synnyn ja siten myös makroevoluution. Jos sovellamme luonnontieteissä käytettyä **aktualiteettiperiaatetta** (nykyiset tapahtumat ovat avain menneisyyden tapahtumien ymmärtämiseen), voimme vain tehdä sen johtopäätöksen, että myös aikaisemmin mutaatiotapahtuma rajoittui kapeiden rajojen sisälle (fossiilaineisto tukee tätä näkemystä). Se, että ei ole löydetty mitään makroevoluution mekanismeita, ei riitä perusteeksi sille, että mikroevoluutiiviset tapahtumat vastaisivat makroevoluutiota. Tämä on kehäpäätelyä, koska väitteet perustuvat pelkästään oletukseen evoluutionäkemyksen totuudesta. Siksi niitä ei voi käyttää makroevoluution perusteluna.

Sellaiset termit kuin *paralleelinen evoluutio* eli evoluution samanlainen eteneminen eri kehityslinjoissa, *ortogeneesi* eli evoluutio kohti näennäistä päämäärää; esimerkiksi hevosen kehitys kohti yksikavioisuutta tai *evoluution palautumattomuus* (evoluutio ei voi mennä taaksepäin; Dollon laki) eivät ole mitään selityksiä. On kyse vain evoluutioteoreettisista kuvauksista tai tiettyjen löytöjen tulkinnoista. Evoluutioteo-



Kuva 6.8 Aika evoluutiotekijänä.

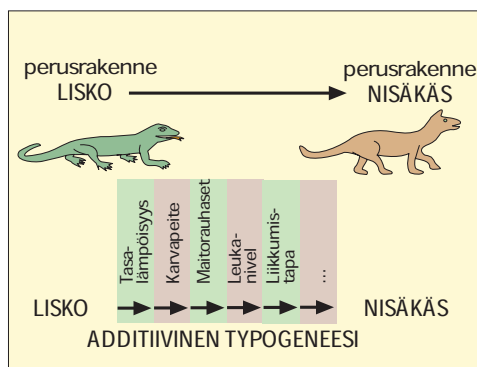
reettisten selitysten täytyy tehdä valintapaineet ja välimuodot ymmärrettäviksi. Ilman niitä eivät äärimmäisen pitkät ajanjaksotkaan auta ongelman selvittämisessä (katso myös IV.7.4).

6.3.2 Additiivisen typogeneesin teoria

Additiivisen typogeneesin teoria on yritys ratkaista makroevoluution ongelma. **Additiivisella typogeneesillä** tarkoitetaan seuraavaa hypoteesiä: uudet organisaatiomuodot eivät synny samanaikaisesti tapahtuvalla kaikkien asiaan liittyvien tuntomerkkien muuttumisella, vaan vähittäin tapahtuvalla yksittäisten tuntomerkkien korvautumisella tai muutoksella. Vasta pitkän ajan kuluttua yksittäisten tuntomerkkien summana syntyy uusi organisaatiotyyppi (kuva 6.9).

Tämän käsityksen mukaan esimerkiksi erilaiset tyypilliset nisäkkään tuntomerkit kuten karvapeite, maitorauhaset, kolme kuuloluuta ja liikkumistapa kehittyivät vaiheittain liskojen muuttuessa nisäkkäiksi. Tällainen tapahtumasarja voidaan hyvin perustella juuri lisko-nisäkäs kehityksessä fossiileilla (vrt kuitenkin VI.13.6). Viitteenä tämän käsityksen oikeellisuudesta pidetään **välimuotojen** (s. 216) olemassaoloa. Sellaisilla muodoilla on yhteisiä piirteitä kahdesta systemaattisesta suurryhmästä (vrt VI.13.5). Tällä tavoin ei kuitenkaan ole todistettu, että olisi kyseessä polveutumistapahtuma eli että nämä välimuodot olisivat geneettisesti yhteydessä toisiinsa. Edelleen jää selittämättä yksityisten organisaatiotuntomerkkien syntyminen vaikka apuna käytettäisiinkin additiivisen typogeneesin teoriaa. Esimerkki nisäkkäiden kuuloluiden synnystä osoittaa tämän (III.6.1). Additiivisen typogeneesin teoria jakaa yksittäisten uusien rakenteiden evoluutiivisen synnyn ongelman lukuisiin ratkaisemattomiin osaongelmiin.

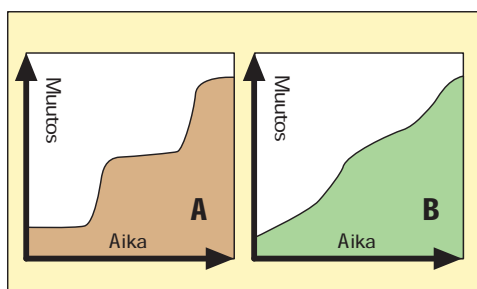
Kuva 6.9 Additiivinen tyopogeneesi. Makroevoluutioteoriassa oletetaan, että eri rakenneosien muutos tapahtui peräkkäin yksi kerrallaan. Esimerkissä liskon muuttuessa nisäkkääksi uusien rakenteiden ilmestymisen järjestys on mielivaltainen. (VI.13.6)



Tämä näkemys on myös elävien olen-
tojen elimien ja rakenteiden keskinäisen
riippuvuuden perusteella kyseenalainen
(vrt III.6.3.7). Eri kehon osien toisistaan
riippumaton evoluutio on biologisten rea-
liteettien valossa useissa tapauksissa mah-
doton ajatus.

Tässä yhteydessä meitä kiinnostaa toi-
nen usein lainattu esimerkki: linssillä va-
rustetun silmän eli linssisilmän kehitys.
Tämän erittäin monimutkaisen elimen evo-
luutio yritetään tehdä ymmärrettäväksi
toimintakykyisten välivaiheiden kautta.
Kehityksen lähtökohdaksi otetaan näköso-
lukimppu, josta kehittyminen etenee niin
sanotun laakasilmän, pikarisilmän ja kuop-
pasilmän kautta linssillä varustettuun sil-
mään eli linssisilmään. Tällaisten organi-
saatiotasojen olemassaolo on tosin välttä-
mätön, mutta ei missään tapauksessa riit-
tävä edellytys asteittaiselle kehitykselle.
Välimuotojen nimeämisellä ei selitetä siir-
tymistä muodosta toiseen, eikä niiden pe-
rustana olevia geneettisiä muutoksia. Lön-
nig (1989) on analysoinut tämän esimer-
kin tarkasti ja osoittanut, ettei ole olemas-
sa mitään jatkuvaa muutosten sarjaa.

Kuva 6.10 Punktualistinen (A)
ja gradualistinen (B) evoluutiio-
malli.



6.3.3 Punktualismi

Moni luonnontieteilijä myöntää, että mak-
roevoluutiolle ei ole olemassa tyydyttävää
selitystä, ja että sitä ei myöskään fossiilien
perusteella voida suoraan havaita. Silti he
eivät ole luopuneet kokonaisvaltaisesta
evoluutiönäkemyksestä ja synteettisen teo-
rian selitysmallista. Muutamit heistä pe-
rustelevat fossiilien välimuotojen ja kehi-
tysarjojen (jotka dokumentoivat aidot
evoluutiiviset muutokset) puuttumista sekä
sitä, että fossiilit esittävät aina täysin val-
miita yksilöitä seuraavalla tavalla:

Uusien systemaattisten ryhmien kehi-
tys (eli evoluutiivisten uutuuskien) tapahtui
usein yhdessä ainoassa paikassa ja pienis-
sä populaatioissa, joissa geneettinen ajau-
tuminen vaikutti erityisen voimakkaasti.
Kehitys saattoi siten tapahtua oleellisesti
nopeammin kuin suuressa populaatiossa.
Välimuotoja esiintyi vain lyhyenä ajanjak-
sona. Siksi oletettuja välimuotoja oli vain
muutamia yksilöitä, jolloin välimuotojen
esiintymisen todennäköisyys fossiileina on
vastaavasti pieni. On siis odotettavaa, että
välimuotoja tuskin löydetäänkään. Uusille
alueille siirtymisen ja yksilöiden määrän
harvalukuisuuden vuoksi olisi valintapai-
ne ollut heikompi. Silloin geenivarastossa
säilyi normaalia enemmän mutaatioita.
Evoluutiolla oli näin käytettävissä enem-
män kehityksen raaka-ainetta.

Tällainen argumentaatio perustuu ole-
tuksiin, ei empiirisiin löytöihin. Tosiasia on,
että evoluutioteorian ennustamia määriä
välimuotoja ei ole olemassa (VI.13). Ha-
vaintomateriaalin perusteella on *lähellä*
johtopäätös, että näitä välimuotoja ei kos-
kaan ollutkaan, vaikka *evoluutioteoria* - ei
tosiasia-aineisto - edellyttääkin niiden ole-
massaoloa. Tämän selitysmallin testaami-
nen on vaikeaa tai mahdotonta (I. 1.1).
Tapahtumat, joita ei voi havainnoida tai
joita ei jollakin tavoin ole dokumentoitu,
mahdollistavat mielivaltaisen spekuloinnin.
On tosin tunnettua, että pienet ryhmät
voivat muuttua hyvin nopeasti, mutta muo-
tos tapahtuu aina mikroevoluution alueel-
la (III.5.1).

Nämä esimerkit eivät siksi kelpaa todis-
teeksi makroevoluution nopealle etenemi-
selle pienissä populaatioissa. Viite voi-

makkaammasta geneettisestä ajautumisesta ei anna mitään selitystä makroevoluutiotahtumille. Sillä voidaan korkeintaan perustella mikroevoluutio. Geneettinen ajautuminen johtaa aina vain alleelifrekvenssien muutokseen - ei uusien geenien syntyyn (vrt III.5.1). Valinnan vaikutuksen puuttuminen tai heikentyminen ei auta meitä ymmärtämään makroevoluutiivisia askeleita. Havainnot osoittavat paremmin sen, että pienissä populaatioissa geneettisten virheiden kasautuminen johtaa sukupuuttoon kuolemiseen.

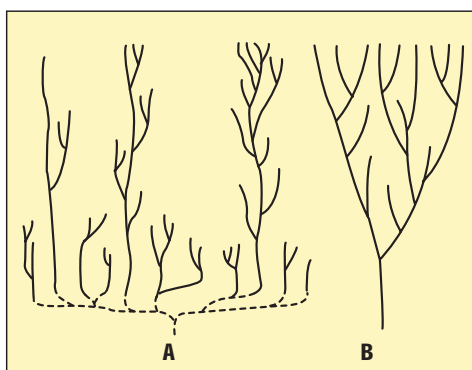
Näkemyksiä räjähdysmäisistä evoluutiivaiheista on esiintynyt jo pitkään. Viime aikoina ajatus on taas noussut esille. On kehitetty **punktualistinen malli** (Gould & Eldredge).

Punktualismin edustajat väittävät: "Evoluutio tapahtui vain lyhyinä jaksoina historiassa. Muutos tapahtui useimmiten niin nopeasti ja maantieteellisesti rajatulla alueella, että meidän pirstaleinen fossiilaineistomme ei sitä havaitse" (Stanley 1983, s 15). Täysin vastakkainen on synteettisen evoluutioteorian perinteinen **gradualistinen** näkemys, jonka mukaan evoluutio eteni suhteellisen tasaista vauhtia pienin askelin. Punktualistisen teorian todisteena pidetään fossiilikertomuksen systemaattisia epäjatkuvuuksia (valmiiden eliöiden äkkinäistä ilmestymistä maapallon historian aikana ja välimuotojen puuttumista, vrt VI.13) ja havaintoja nopeista mikroevoluutiivisista tapahtumista hyvin lyhyenä aikana (kuva 6.10 ja 11).

Punktualistinen tosiasioiden tulkinta sopii paremmin paleontologiseen aineistoon kuin gradualistinen, mutta sekään ei anna mitään selitystä makroevoluutiolle. Tämä voidaan perustella lyhyesti seuraavasti:

1. Havaitut nopeat evoluutiotahtumat selittyvät mikroevoluutiivisina prosesseina (kiinnostunut lukija voi varmistua asiasta Stanleyyn, 1983, kuvaamien esimerkkien avulla).

2. Väitetään, että evoluution ratkaiseville vaiheille ei ole olemassa mitään paleontologisia todisteita. Tapahtumista, joista ei tiedetä mitään, voi vapaasti esittää spekulointeja. Ne eivät kuitenkaan kuulu luonnontieteen piiriin.



Kuva 6.11 Punktualistinen (A) ja gradualistinen (B) malli esitettynä sukupuuna. (Gould 1991)

6.3.4 Esisopeutuminen

Uusien rakenteiden fylogeneettisen synnyn vaikeutta on yritetty selittää siten, että oletetaan niin sanottu *esisopeutuminen* (preadaptation). Näin *Evoluutio - miten elämä kehittyi* (Laihonen, Salo ja Vuorisalo, s 163):

“Radiation katsotaan usein edellyttävän myös ns. preadaptaatioita, toisin sanoen muista syistä aikaisemmin vallinneissa olosuhteissa kehittyneitä rakenteita tai toimintoja, jotka ympäristönmuutoksen jälkeen sattumalta osoittautuivat erityisen edullisiksi.”

Esisopeutumisen asemasta käytetään välillä myös sopivampaa käsitettä esijärjestäytyminen (*pre-disposition*) - sopivampaa siksi, että sopeutuminen tuleviin ympäristöolosuhteisiin ei synteettisen evoluutioteorian mukaan ole mahdollista. Monet esisopeutumiset voi ymmärtää mikroevoluutiivisesti, kuten esimerkiksi riekon ja jääkarhun syntymisen värillisistä kantamuodoista. Näissä tapauksissa esisopeutuminen merkitsee sitä, että aina uudestaan syntyy albiino- tai värimutantteja, jotka valinta tavallisesti karsii, mutta jotka erikoisolosuhteissa ovat edullisia. Tämä on jälleen tyyppillinen esimerkki mutaatioiden arvon ympäristöriippuvuudesta (vrt III.5.2.3).

Monissa tapauksissa asia ei ole aivan yhtä yksinkertainen. Valitsemme tästä esimerkiksi selkärankaisten mullistavan muuton vedestä maalle (vrt. VI.13.3). Esisopeutumisen oletetaan näytelleen tärkeää osaa tässä tapahtumassa. Perustelu etenee seuraavasti:

Kalan maalle siirtymisen edellytyksenä on kokonainen joukko organisaatiomuut-

toksia. Esimerkiksi hengityselinten täytyi muuttua ilmahengitykseen sopiviksi. Rajoitamme yksinkertaisuuden vuoksi tarkastelemme tähän muutokseen. Tapahtuma saattoi edetä vain pieninä mutaatioaskeleina. Todennäköisenä kehityksen lähtökohana pidetään tiettyjä varsieväkalaja (VI.13.3), joiden oletetaan eläneen devonikauden matalissa, happiköyhissä makeissa vesissä (mikä on päätelty eläinten kivettyneistä fossiileista). Näillä kaloilla oli ehkä kidusten lisäksi yksinkertaiset keuhkot, joilla ne saattoivat hengittää ilmaa haukkomalla. Tämän ominaisuuden vuoksi varsieväkalat olivat samanaikaisesti sopeutuneet sen hetkiseen ympäristöönsä sekä esisopeutuneet elämään maalla. Olemassa oleva yksinkertainen keuhko saattoi valintapaineen perusteella vähitellen kehittyä maalla.

Esimerkkimme objektiivinen havainto perustuu varsieväkalan tosiasialliseen sopeutumiseen silloiseen ympäristöönsä. Jälkikäteen on mahdollista tulkita tilanne esisopeutumisena. Tulkinta tekee oletetun kehityksen tämän osavaiheen suhteen uskottavaksi, mutta ei anna vaadittavalle rakennemuutokselle mitään selitystä. Toisin sanoen tällainen esisopeutuminen on välttämätön, mutta ei riittävä edellytys sille, että evolutiivinen, pienin askelin tapahtuva muutos vedestä maalle olisi mahdollinen. Esisopeutumisen osoitus tai oletus, ei anna mitään mekanismeista esisopeutuneen rakenteen makroevolutiiviselle synnylle: miten syntyivät oletetut yksinkertaiset keuhkot ja miten niistä syntyivät monimutkaisemmat? Tarvitaan lukuisa joukko uusia geenifunktioita. Se miten pelkästään kiduksilla hengittävä kala muuttui varsieväkalaksi ja miten varsieväkala muuttui aidoksi maaselkäränkaiseksi jää evoluutio-syiden tutkijoille toistaiseksi vastausta vaille. On myös huomattava, että nykyiset varsieväkalat asuvat meren syvyydessä, eivätkä osoita mitään taipumusta siirtyä maalle.

6.3.5 Neutraali makroevoluutio

Geneettinen ajautuminen on evolutiivinen prosessi, joka sukupolvien aikana muuttaa alleelimääriä ja tapahtuu kaikissa populaa-

tioissa. Teoria olettaa näin ja kokeelliset havainnot vahvistavat sen. Vaikka synteettinen evoluutioteoria ei tätä kielläkään, niin se olettaa, että geenien yleisyys muuttuu pääsääntöisesti valinnan kautta. Tasapainottava valinta olisi silloin tärkein polymorfismin aiheuttaja (vrt sirppisoluanemia, III.5.4.1). Kun työ proteiini- ja DNA-sekvenssien kanssa alkoi, huomasi japanilainen Motoo Kimura, että useimmissa populaatioissa on enemmän polymorfismia, kuin valinnan perusteella voisi olettaa: kun valinta vaikuttaa liian voimakkaasti, niin populaatiot kuolevat nopeasti. Tämä sai Kimuran ajattelemaan, että geneettinen ajautuminen - eikä valinta - muuttaa valinnan kannalta neutraalien alleelien yleisyyttä. Tämä pätee sekä lyhyinä että pitkinä ajanjaksoina. Siksi neutraalissa teoriassa on sekä mikroevolutiivinen (IV.7.1.3) että makroevolutiivinen osa. Neutraalin teorian merkitys on kasvanut nyt, kun meillä on yhä enemmän sekvenssitietoa (s. 98, Internet), josta voi rakentaa sukupuuta. Tomoko Ohta on työstänyt teorian nykyiseen "lähes neutraalin teorian" muotoon. Monissa sukupuissa käytetään molekyylikelloa (V.9.3), jonka olemassaolon neutraali teoria ennustaa. Tämä kello tikittää sitä nopeammin mitä vähemmän sattumanvaraisia mutaatioita poistuu valinnan kautta. Hyvin kiivaana käynyt väittely näistä riippuvaisuussuhteista ei ole vielä päättynyt, vaikka selektionistien ja neutralistien näkökannat ovatkin oleellisesti lähentyneet.

Neutraalissa teoriassa positiivisia mutaatioita pidetään jonkin verran harvinaisempina kuin synteettisessä teoriassa. Siksi neutraalissa teoriassa päävastuu makroevolutiivisesta rakennustyöstä on ilmeisesti neutraaleissa esisopeuttavissa mutaatioissa, jotka joskus ilmentävät (oletettavasti) positiivisen vaikutuksensa. Siksi populaatiot ajelehtivat pirstaleisessa, monien kukkoloiden täyttämässä fitness-maaston (kuva 6.5) neutraalissa verkostossa sattumanvaraisesti kaikkiin mahdollisiin suuntiin. Tässä prosessissa, jossa monet (lähes) neutraalit mutaatiot jäävät pysyviksi, oletetaan vuorovaikutteisten systeemien kehittyneen eli siis makroevoluution tapahtuneen.

Ajatuksen ydinongelma on siinä, että

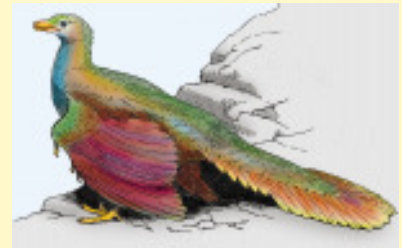
Kaksoisfunktio

Uusien monimutkaisten rakenteiden synnyn ongelma on siinä, että ensimmäinen epätäydellinen askel kohti uutta on haitallinen tai turha. Valinta karsii sen tuhlauskasena pois. Uusi tukehtuu jo idussaan. Tämän ongelman välttämiseksi Vollmer (1986) ehdottaa makroevoluutiota kaksoistoiminnan kautta. Kaksoistoiminnan oletetaan sulkevan makroevoluution selitysaikon. Tällä tarkoitetaan havaintoa, että elimillä on usein enemmän kuin yksi funktio. Esimerkiksi varsieväkalan keuhkopussin oletetaan syntyneen evolutiivisesti, kun ruokatorvi on pullistunut. Ruokatorven vielä säilyttäessä alkuperäisenkin toimintansa, saattoi uusi toiminta syntyä: ruokatorven seinämää alettiin käyttää hapen ottoon. Näin sille tuli kaksoistoiminta. Toinen esimerkki: evoluutioteoreettisesti ajatellen linnun siipien on täytynyt ennen nykyistä merkitystään suorittaa jotain toista tehtävää, jonka se kykeni suorittamaan puolivalmiissa tilassa kuten esimerkiksi hidas putoaminen tai liitolento. Vasta myöhemmin oletetaan lentokyvyn ilmestyneen lisätoimintona (kaksoisfunktio). Linnun sulkioiden voidaan ajatella toimineen ensin suojana kylmää vastaan tai pyydysverkona ja niiden toiminta kantopintana ilmestyi vasta myöhemmin.

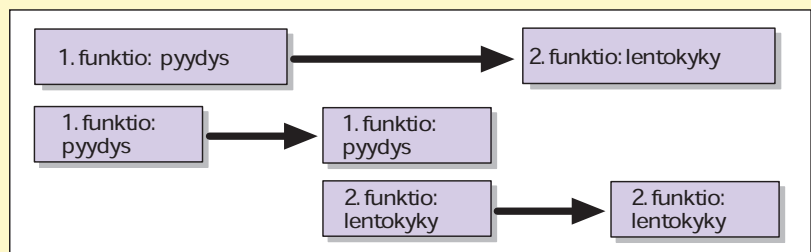
Konsepti kaksoisfunktioista (tai useammasta) on välttämätön askel sen makroevoluutiota vastaan suunnatun argumentin torjumiseksi, että valinta estää uuden rakenteen syntyminen tai entisen muuttamisen, koska sellainen

tapahtuma edellyttää epäedullisia välivaiheita. Näin ei kuitenkaan uuden syntyminen ongelmaa ratkaista vaan ainoastaan pienennetään. Kaksoisfunktion osoittamisen tai sellaisen teoreettisen rakentamisen pitäisi lyhentää välimatkaa seuraavalle monimutkaisuuden tasolle mahdollisimman pieneksi. Palataan esimerkkiimme: askel keuhkoon jaetaan osa-askeleiksi. Meidän on silti kyettävä selittämään ruokatorven seinämän hapen läpäisykyky. Miten uudet geenitoiminnot ovat syntyneet? Mitä ratkaisevia valintaetuja on ollut ensimmäisillä pienillä ruokatorven pullistumilla? Myös askel liskon suomista sulkaan on edelleen valtava, vaikka sulkaa aluksi olisikin käytetty lämmittämiseen. Siihen olisi lisäksi riittänyt yksinkertainen karva, kuten nisäkkäillä. Parhaatkaan sulat eivät auta lentämisessä, jos niitä ei järjestetä sopivaan muotoon. Sulkaiteitäkään ei auttaisi ilman sopivia muutoksia ja järjestelyjä lihaksissa, jänteissä, hermoissa ja verisuonissa sekä sopivaa muutosta aivoissa. Mikä valintapaine saisi aikaan nämä

muutokset eli yksinkertaisten lämpöhöyhenien muuttumisen lentokyvyksi? Tämä esimerkki osoittaa selvästi, että termillä kaksoisfunktio voidaan makroevoluution selitysaikoa yksittäisissä tapauksissa pienentää. Siitä huolimatta oleelliset kysymykset jäävät edelleen vaille vastausta. Ilman yksityiskohtaista elinten rakenteiden tarkastelua ei makroevoluution postulaatteja uusien rakenteiden synnystä voida arvioida järkevästi. Kohdassa IV.7.4 käsitellään eräs esimerkki molekyylitasolla kvantitatiivisesti. Siinä huomioidaan myös kaksoisfunktion mahdollisuus



Niin sanotulla liskolinnulla (*Archaeopteryx*) oli täydelliset höyhenet (Portmann 1976)



Etenikö uusien tuntomerkkien syntyminen kaksoisfunktion kautta? Tarkempi selitys tekstissä.

suurimmalla osalla lähes neutraaleista mutaatioista on mieluimminkin pieni negatiivinen vaikutus eikä siksi ole selvää, mistä monet tarvittavat neutraalit esisopeuttavat mutaatiot oikein tulisivat. Vaikka monien proteiinien neutraalia evoluutiota tutkitaankin perusteellisesti, ei yksityiskohtaisia analyysejä oletetuista esisopeuttavien mutaatioiden molekyyliemekanistisista perusteista ole toistaiseksi olemassa. Toisaalta kuitenkin genomi sietää haitallisiakin muutoksia, mikä periaatteessa antaa mahdollisuuksia etsiä proteiinille

uusia toimintoja. Juuri sellaisia analyysejä (IV.7.4) tarvittaisiin neutraalin teorian makroevoluutiivisen osan varmistamiseksi. Tätä huolimatta neutraaliteoria on onnistunut selittämään mikroevoluutiivisiä tapahutumia.

6.3.6 Kriittinen evoluutioteoria

70-luvun alusta lähtien frankfurtilainen fylogeniaa tutkiva työryhmä on vastustanut klassista darwinistista käsitystä evoluutios-

ta organismien sopeutumisena ympäristöönsä.

Kritiikki kohdistuu siihen käsitykseen, että ympäristö valinnan kautta olisi evoluutiivisen muutoksen moottori. Klassinen teoria ympäristön vaikuttamasta valinnasta ei esimerkiksi selitä, miksi eliöt voimakkaastikin muuttuneessa ympäristössä säilyvät samoina tai päinvastoin miksi samoisakin olosuhteissa eliöt voivat muuttua tuntuvasti. Darwinismin tai synteettisen teorian näkökulma, jonka mukaan eliöt muotoutuvat ympäristöön sopeutumalla, on esteenä eliöiden oikealle ymmärtämiselle. Darwinismin tilalle tulee kehittää aivan uusia oppilauseita. Tämä ryhmä erottaa oman teoriansa perinteisestä darwinistisesta käsityksestä nimeämällä sen *kriittiseksi evoluutioteoriaksi*. Sitä ei määritellä - kuten systeemiteoriassa - synteettisen teorian laajennuksena vaan radikaalina evoluutiorymmärryksen uudelleen muotoiluna.

Mikä on kriittisen teorian uusi näkökulma? Ratkaisevaa siinä on makroevoluution ohjautuminen elävien olentojen sisäisten rakenteellisten vaatimusten kautta. Eliön rakenne määrää, mitkä mutaatiot ovat hyväksyttäviä ja mikä evoluutiivinen muutos on mahdollista. Evoluutiota ei siis voi ymmärtää ympäristökeskeisesti vaan organismikeskeisesti: eliöiden organisaation mekanistiset periaatteet määräävät evoluutiivisen tapahtuman mahdollisen suunnan, koska rakenteet ovat toisistaan riippuvaisia. Tästä seuraa evoluutiivisen muutoksen suunta. Lyhyesti sanottuna: ympäristö ei ohjaa evoluutiivista muutosta vaan kulloinenkin saavutettu rakenne.

Ympäristöllä on kriittisessä evoluutioteoriassa vain negatiivinen, monia muunnelmia estävä ja tukahduttava vaikutus. Se ei pääasiassa määrää elinkelpoisuutta vaan sen tekee eliön rakenne sisäisen valintamekanismin kautta. Elävien olentojen sisäinen rakenne mahdollistaa tunkeutumisen vanhoihin ja uusiin ympäristöihin. Ympäristön rooli on siis passiivinen. Elävät olennot kykenevät hyödyntämään luontoa aktiivisesti ja joustavasti. Elävien organisaatioiden perusmekanismeja ei voi ymmärtää ympäristöön sopeutumisen kautta. Evoluutio ei tapahdu muuttuvien ympäristöolosuhteiden ohjaamana vaan taloudellisuus-

tapahtumana jälkeläisten ylituotannon seurauksena. Se aiheuttaa taloudellisen kilpailutilanteen. Ympäristöllä on merkitystä vain pienempien systemaattisten yksiköiden erottumisessa (vrt perusryhmämuuttelu, II.3.6, VII.17.3).

Evoluution systeemiteoreetikkojen (vrt III.6.3.7) kannattama organismien hierarkianäkemykseen torjutaan ja tilalla on käsitys energiamuutoksen tasoista.

Myös synteettisen teorian käsitystä geneettisen rakenteen ja molekulaaristen prosessien roolista kritisoidaan. Kriittinenkin teoria pitää toki mutaatioita uusien muunnelmien lähteenä. Organisaatio ja toteutuneet morfologiset rakenteet kuitenkin määräävät, mitkä muutokset ovat mahdollisia. Rakenteellinen organisaatio ohjaa siis evoluutioprosessia, ei geenitaso. Geenit voivat toimia vain ennalta määrätyn rakenteen puitteissa. Konkreettista merkitystä kriittisellä evoluutioteorialla on esimerkiksi arvioitaessa yksinkertaisen ja monimutkaisen evoluutiivista yhteyttä. Yksinkertaisia eliöitä ei voi yleisesti pitää alkuperäisinä, vaan ne tulee ymmärtää alkuperäisten monimutkaisempien esimuotojen yksinkertaisempina ja taloudellisempina muotoina. Selkälänteiset (joihin myös selkärangaiset kuuluvat) eivät voineet syntyä madoista, joilla on yhtenäinen ontelo vaan muodoista, joilla on paksu väliseinä tukena kuten nivelmadoilla. Toisena esimerkkinä mainitaan muutos yksisoluisesta monisoluiseseen. Monisoluisuutta ei ymmärretä Haeckelin mallin mukaisesti solujen yhteenliittymisenä vaan se seurasi toisena vaiheena kun yksisoluisille oli ensin muodostunut sisäinen jäykistynyt rakenne.

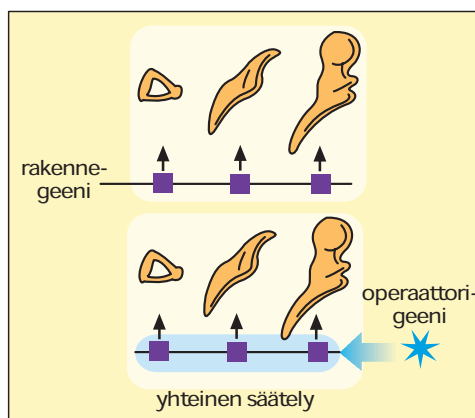
Kriittisiä huomioita: Kriittinen evoluutioteoria kiinnittää huomion synteettisen teorian puutteisiin ja toistaiseksi huomaamatta jääneisiin, mutta välttämättömiin evoluutiivisen muutoksen edellytyksiin. Teoria perustelee miten evoluutio ei toimi ja huomii, että organismien rakenne tulee ensi sijaisesti ottaa huomioon, jos halutaan muotoilla kestävä kausaalinen evoluutioteoria. Malleja ja argumentteja, joiden mukaan eliöiden rakennemuutokset olisivat lajihistorian aikana tapahtuneet mekanistisesti uskottavasti, on esitetty vain hyvin yleisellä tasolla. Kriittisen teorian mu-

kaan taloudellisuuspaine synnytti monimutkaisuuden. Miten se tapahtui, jää epäselväksi. Evoluutiolle mainitaan vain välttämättömät perusedellytykset ja hylätään riittämättömät selitykset - erityisesti väite, että ympäristönmuutokset ovat muutosten moottori. "Edellytys kaikkien oleellisten rakennesuunnitelmien synnylle oli se, että edeltäjissä toteutuivat rakenteen vaatimat ennakkoehdot" (Gutmann 1989, s 136). Mistä elävien olentojen suurenmoiset rakenteet tulevat? Kriittinen evoluutioteoria on enemmän teoria evoluution ennakkoehdoista kuin varsinainen evoluutioteoria. Gutmann (1989, s 43) huomaa, että rakenteellisten perusyksiköiden säilyttäminen on määräävä kaikille evolutiivisille tapahtumille. Evoluutioteorian ensimmäinen tehtävä ei ole fylogeneettisen muutoksen, vaan elävien olentojen mekaanisen perusrakenteen säilymisen selittäminen. Samana pysyminen on prosessi, ei tila. Näin ei kuitenkaan selity uutuuksien evolutiivinen synty.

6.3.7 Evoluution systeemiteoria

Synteettisen teorian vaikeudet saivat jotkut biologit 70- ja 80-luvulla tekemään työtä teorian laajentamiseksi. Näiden tiedemiesten mielestä kysymykset, joihin synteettinen teoria ei anna vastauksia, ovat merkittäviä. Se ei esimerkiksi kykene selittämään ilmiötä nimeltä synorganisaatio. Sillä tarkoitetaan samanaikaista ja yhteistä useiden rakenteiden muuttumista. Esimerkkinä pohdimme jo kohdassa III.6.1 nisäkkäiden kuuloluiden syntyä. Kuten jo aikaisemmin osoitettiin, täytyisi synteettisen teorian mallissa jokaisen rakenteen, joka osallistuu yhden elimen rakentamiseen, aina odottaa kunnes muut osat mutatoituvat oikein. Tällaista ajallista kytkentää ei toistaiseksi ole havaittu.

Tämä erityinen ongelma viittaa yleisempäänkin vaikeuteen, johon wieniläinen eläintieteilijä Rupert Riedl on kiinnittänyt huomiota: hänen mielestään ympäristön ohjaama valinta ei riitä selittämään elävien olentojen oleellisia rakennepiirteitä (kriittisen teorian kannattajat eivät pidä ympäristöä ollenkaan merkittävänä; III.6.3.6).



Kuva 6.12 Evoluution systeemiteorian ydinajatus on se, että yksittäiset rakenegeenit yhä uudestaan kytketään yhden operaattorigeenin alle. Näin yhteinen säätely ja harmoninen muutos (evoluutio) tulee mahdolliseksi. Kuvassa tämä esitetään kuuloluiden vasara, alasin ja jalustin avulla. (Kaspar 1978)

Määritelmä ja pääväittämät

Evoluution systeemiteoriassa tarkastellaan genotyyppiä, fenotyyppiä ja ympäristöä systeeminä, jonka osat ovat keskenään vuorovaikutuksessa ja kehittyvät keskinäisessä riippuvuussuhteessa. Evoluutio tapahtuu monimutkaisena systeemitapahtumana. Synteettisessä teoriassa kuvattua evoluutiomekanismia laajennetaan tekijällä *sisäinen* valinta: myös elävien olentojen säätely-, takaisinkytkentä- ja ohjausmekanismit vaikuttavat tähän itsevalintaan.

Elävien järjestelmien oleellinen ominaisuus on niiden itsesäätelykyky. Synteettisen teorian kuvaama evoluutiomekanismi toimii vain jo annettujen rakenteiden ja säätelysysteemien puitteissa. Se olettaa näiden rakenteiden ja itsesäätelyn olevan jo olemassa, mutta ei selitä niiden syntyä. Evoluution systeemiteoria pitää itsesäätelyä valinnan tärkeänä aspektina ja tarkastelee sitä eliöiden sisällä toimivana valintana (sisäinen valinta).

Evoluution systeemiteoria tarkastelee eliöitä hierarkisesti rakennettuina ohjaus- ja säätösystemeinä. Myös genomi on sen mukaan hierarkisesti järjestynyt. Nykyään on alettu ymmärtää tämän ohjauksen joitakin puolia molekyyllitasolla (regulaatio-proteiinit, homeoboksigeenit, vrt IV.7).

Systeemiteorian mukaan genomien hierarkia syntyy vähitellen asteittaisen geenien kytkemisen kautta. Tällainen kytkentä on aina silloin järkevää (valintaposiitiivinen), kun se vastaa fenotyypin kytkentää. Myös sattumanvaraiset geenien kytkennät

saattavat mahdollisesti kytkeä fenotyypin tuntomerkkejä järkevällä tavalla. Valinta säilyttää nämä sattumanvaraisesti syntyneet kytkennät, jotka ankkuroivat fenotyypin muutokset genomiin.

Oletetaan, että esimerkiksi nivelen evolutiivisessa muutoksessa täytyy viisi geeniä muuttua samanaikaisesti ja samaan suuntaan, jotta muutoksella olisi valintaetu (fenotyypinen kytkentä). Silloin on huomattavan edullista, jos sattumanvaraisen mutaatiomekanismin kautta nämä viisi geeniä ovat yhden säätelygeenin alla, joka estää niiden toisistaan riippumattoman muutoksen (genotyypin kytkentä, kuva 6.12). Silloin yksi ainoa mutaatio säätelygeenissä voi vaikuttaa muutoksen kaikkien sen alle alistettujen geenien yhteistoinnassa. Yhden ainoan mutaation osumatarkkuus kasvaa näin merkittävästi. Kuvaannollisesti sanottuna mahdollisten mutaatioaskeleiden arpaonni kasvaa geenien kytkennän kautta. Mutaatiot alistetuissa geneeissä voivat vain siinä tapauksessa jäädä pysyviksi, jos ne eivät häiritse kokonaisu-järjestelmää, jossa asiaan liittyvät geenit ovat. Systeemin genomien osasten riippumaton muuttuminen on näin estynyt.

Systeemiteorian kannattajien käsityksen mukaan ajan kuluessa syntyy geenivuorovaikutussysteemi, **epigeneettinen systeemi**, geeniverkko, joka portaittain kopioi fenotyypin toimintariippuvuudet. Koon kasvaessa tämä geeniverkko saavuttaa tietyn vakauden. Kaikki yritykset tämän verkon purkamiseen johtavat vakaviin seurauksiin. Sisäinen valinta astuu tässä kuvaan mukaan. Se estää geenien keskinäisen riippuvuuden purkautumisen (**geneettinen koheesio**) ja vaikuttaa eliön itsesääntelyä.

Otamme tästä esimerkin. Oletetaan, että selkärankaisen silmän geenit ovat kytkettyinä hierarkiseen järjestelmään siten, että ne voivat muuttua vain yhdessä ja samassa merkityksessä (sisäisen valinnan vaikutuksesta). Silloin tarvitaan paljon vähemmän yrityksiä nykyisen kaltaisen silmän synnyttämiseksi yksinkertaisemmista kantamuodoista kuin jos tällaista kytkentää ei olisi. Synorganisaatio-ilmiö on morfologinen ilmaus geenien kehittyvälle kyt-

kennälle, joka johtaa geenien hierarkiaa vastaavaan tuntomerkkien hierarkiaan.

Geenien asteittaisen kytkennän seurauksena mahdollisten tulevien muutosten rajat tulevat yhä ahtaammiksi, niin että evoluutioprosessi johtaa tiettyihin ominaisuuksiin (ortogeneesi, rinnakkaisevoluutio). Lisäseuraus tästä on se, että vakiinnuttuaan monet eliön rakenteen perusominaisuudet eivät voi enää muuttua. Siten syntyy myös elävien olentojen maailmassa hierarkinen systeemi.

Kriittisiä huomioita ja vasta väitteitä

Arvioimme kohdassa III.6.1 perusteellisesti käsitellyn esimerkkitapauksen pohjalta synteettisen teorian selitysvoimaa. Osoitimme, että synteettinen teoria ei kykene selittämään kannulehden tai nisäkkäiden kuuloluiden syntyä. Evoluution systeemi-teoria ei auta meitä oleellisesti pidemmälle. Ei systeemiteoriakaan kykene antamaan vastausta kysymykseen millainen valintapaine voisi aiheuttaa kannulehden pyydyksen osien syntymisen. Se ei myöskään kykene perustelevaan miksi erilaiset valmiin pyydyksen toiminnalle tärkeä geenit olisivat joskus kehityksen aikana kytkeytyneet yhteen. Mikä merkitys olisi ollut esimerkiksi ruuansulatusnesteiden valmistuksesta vastaavien geenien ja lehden muotoa koodaavien geenien yhteenkytkennästä niin kauan kuin pyydyksen muut tuntomerkit ja toiminnat eivät vielä olleet olemassa? Geenien kytkentä olisi ollut mielekäästä vasta sitten, kun kaikki pyydyksen osat olisivat geneettisesti jo olemassa. Tällaisella tapauksella ei kuitenkaan olisi enää mitään tekemistä evoluution kanssa.

Nisäkkään korvan kuuloluiden synnyn vaikeudet ovat samankaltaisia. Kohdassa III.6.1 esitetyt kysymykset valintapaineista, joiden olisi pitänyt synnyttää yksittäiset muutokset (mm. kuuloluiden vaeltaminen keskikorvaan), jäävät myös systeemi-teoriassa vastausta vaille, vaikka olettaisimme, että kaikki kuuloluut olisivat saman säätelygeenin kontrollin alla (miten todennäköistä sellainen tapahtuma olisi ylipää-tään?). Joka tapauksessa on ainakin peri-

aatteessa mahdollista testata onko sellaista geenää olemassa. Myöskään sisäiset valintavaikutukset eivät voisi vaikuttaa sellaista kehitystä. Jos leukanivelen luut muuttuisivat täysin toisenlaisen funktion omaaviksi luiksi, on oletettava, että parentakaluston säätösystemin on ajoittain ja osittain täytynyt pudota pois päältä. Tätä ei kuitenkaan sisäinen valinta olisi sallinut.

Sisäisen valintavaikutuksen mukaantottaminen on tosin teoreettinen välttämättömyys, mutta tämäkin teoria uusien rakenteiden synnystä tuo mukanaan paljon uusia ongelmia, jotka synteettisessä teoriassa katsotaan jo ratkaistuksi. Myös evoluution systeemitheoria epäonnistuu makroevoluution ongelmassa.

Miten voisi systeemitheorian vaatima geenikytkentä syntyä? On oletettava, että seuraavat asiat tapahtuivat samanaikaisesti: 1) promoottorialue (IV.7.2) kahdentuu (duplikaatio) ja 2) se liittyy tuhansien geenien joukossa juuri sen geenisekvenssin eteen, johon sen tulisi liittyä. Tällaisen satumanvaraisen osuman tarkkuus on hyvin heikko. Kuitenkin vain tällä tavoin aikaisemmin erikseen säädellyt geenit voisivat joutua saman säätelyn alaiseksi. On myös 3) oletettava, että näin kytkeytyneet geenit olivat aikaisemmin jonkun toisen säätelyn alla, jota ei aivan ongelmitta voi korvata. Siksi täytyy irtikytketyn promoottori-rakennegeni-yksikön myös samanaikaisesti kahdentua, että alkuperäinen säätely säilyisi. Lopuksi on myös huomioitava, että geenifunktio on yleensä pleiotrooppinen eli sillä on kokonaisuutena monimutkainen vaikutusrakenne. On oletettavaa, että kuvattu tapahtuma saisi geenin kokonaisvaikutuksen romahtamaan. Tämä olisi tasapainotettava samanaikaisesti sopivilla lisämutaatioilla. Koko kuviteltu tapahtumasarja on sen perustana olevien molekulaaristen ja geneettisten rakenteiden tarkastelun jälkeen tuskin hyväksyttävä evoluutiomekanismi.

Erityisesti kriittisen evoluutioteorian (III.6.3.7) edustajat kritisoivat systeemitheoriaa siitä, että tarkastelun keskipisteessä ovat geenit ja epigeneettinen systeemi eikä eliö kokonaisrakenteena. Genomista käsin ei eliöiden muuttumista voi heidän mukaansa ymmärtää.

6.4 Yhteenveto

1. Jotkut esitellyistä makroevoluution mekanismeista koskevista perusteluista eivät pääsääntöisesti lähde liikkeelle havainnoista vaan makroevoluutioteoriasta, joka oletetaan todistetuksi. Havaittujen tosiasioiden ja makroevoluutioteorian väliset ristiriidat korjataan lisäoletuksilla (pitkien ajanjaksojen vaikutus, nopeat makroevoluutiovaiheet). Nämä lisäoletukset ovat kuitenkin pääsääntöisesti tai kokonaan sellaisia, joita ei voida tutkia.

2. Makroevoluution selitysyrietykset esisopeutumisen, additiivisen typogeneesin ja kaksoistoiminnan avulla onnistuvat vain pienentämään ongelmaa tarjoamatta siihen mitään ratkaisua.

3. Evoluution systeemitheorian ja kriittisen evoluutioteorian kannattajat ovat samaa mieltä tästä makroevoluution kritiikistä. He pitävät selitysongelman poistamiseksi välttämättömänä teorian laajennusta tai jopa synteettisen teorian täydellistä korvaamista. Nämä ehdotukset jäävät kuitenkin hyvin yleiselle tasolle. Ne lähinnä paljastavat makroevoluution harvoin huomioituja lähtökohtaoletuksia, kykenemättä kuitenkaan antamaan sille uskottavaa mekanismia.

4. Geenitason tarkastelu osoittaa, että uusien anatomisten ja fysiologisten kokonaisuuksien synty lukuisin hyvin pienin askelein on hyvin epätodennäköinen prosessi, jota on äärimmäisen vaikea kokeellisesti tutkia.