

Evoluutioteorian kehitys Darwinista nykypäivään

■ Petter Portin

Charles Darwin (1809–82) on oikeutetusti evoluutioteorian isä. Silti hän ei ole ensimmäinen, joka esitti ajatuksen eliökunnan vähittäisestä kehityksestä, mutta hän on ensimmäinen, joka pystyi esittämään evoluutiolle uskottavan kausaalisen syyn, luonnonvalinnan, sekä tuomaan esiin valtavan todistusaineiston evoluutio puolesta teoksessaan *Lajien synty* vuodelta 1859 (Darwin, C. 2000). Myöhemmin vuonna 1871 Darwin täydensi valintateoriaansa sukupuolivalinnalla (Darwin, C. 1871).

Evoluutioajatus esiintyy länsimaisessa tieteessä ensimmäisen kerran jo antiikin Kreikassa (Lucrētius 1965), ja nykyaikaiseen tieteeseen tämän ajatuksen toi ranskalainen Jean Baptiste Lamarck (1744–1829) vuonna 1809 (Lamarck 1809), siis samana vuonna kuin Charles Darwin syntyi. Jo ennen Lamarckia oli Charles Darwinin isoisä Erasmus Darwin (1731–1802) esittänyt eräässä runoelman muotoon puetussa teoksessaan (Darwin, E. 1794–96) käsityksen eliöiden vähittäisestä kehityksestä. Myöskään Carl von Linnén (1707–78) merkitystä maaperän muokkaajana evoluutioteorialle ei pidä väheksyä, vaikka Linné itse ajattelikin lajeja olevan niin paljon kuin Luoja niitä alussa loi. Linnén taksonomia, jossa eliöt on järjestetty hierarkkisesti laajeneviin ryhmiin, lajeihin, sukuihin, heimoihin, lahkoihin ja luokkiin, viittaa nimittäin suoraan niiden sukulaisuuteen polveutumisen kautta.

Lamarckismin ja darwinismin erot

Lamarckin ja Darwinin evoluutioteorioita erottaa kolme periaatteellista seikkaa. Ensinnäkin Lamarckin teoria perustuu hankittujen ominaisuuksien periytymiseen. Hän ajatteli eliöiden hankkivan elämänsä aikana yhä parem-

man sopeutumisen elinolosuhteisiinsa, ja tämän sopeutuneisuuden hän uskoi periytyvän jälkeläisille. Näin eliöiden sopeutuneisuus paransi jatkuvasti. Darwinin teoria puolestaan perustuu luonnossa havaittavaan muunteluun. Parhaiten sopeutuneiden muunnosten hän oivalsi säilyvän parhaiten elossa, ja näin ne saavat eniten jälkeläisiä. Tästä on seurauksena eliöiden vähittäinen kehitys yhä sopeutuneemmiksi. Toiseksi Lamarck ajatteli eliöillä olevan erityyseen tarpeen kehittyä, ja hänen teoriansa on siis vitalistinen, tiettyyn vain elolliselle aineelle ominaiseen ominaisuuteen perustuva. Darwinin teoria sen sijaan on täysin materialistinen eikä sisällä ajatusta eliöille kuuluvasta taipumuksesta kehittyä yhä paremmin ympäristöön sopeutuneiksi. Sopeutuminen kasvaa Darwinin teorian mukaan siksi, että parhaiten sopeutuneet muunnokset saavat eniten jälkeläisiä, sopeutuneisuus on ainakin osaksi periytyvää ja näin lajin sopeutuneisuus kasvaa ajan kuluessa pelkästään sen vuoksi, että parhaat muunnokset valikoituvat jatkamaan sukua. Olosuhteiden muuttuessa valinta alkaa kohdistua eri muunnoksiin kuin aikaisemmin, ja lajin kehitys vastaa uusien olosuhteiden synnyttämiä sopeutumistarpeita.

Darwin siis oivalsi valinnan ratkaisevan tärkeän merkityksen, mikä on hänen suurin ansionsa. Lamarckia sen sijaan on kiittäminen siitä, että hän ensimmäisenä toi mukaan sopeutumisen eli adaptaation käsitteen biologiaan. Kolmanneksi – ja mikä on tärkeää – Lamarckin teoriassa evoluution yksikkö on yksilö, kun se Darwinin teoriassa on populaatio. Darwin siis hylkäsi essentialismiksi kutsutun, kategorioihin perustuvan olemusajattelun ja nosti sen sijaan esiin muunteluun perustuvan populaatioajattelun.

Luonnonvalinnan teorian kehityksen varhaisvaiheet

Teorian luonnonvalinnasta esitti samanaikaisesti Darwinin kanssa hänen maanmiehensä, siihen aikaan Indonesiassa työskennellyt Alfred Russell Wallace (1823–1913) kirjeessään Darwinille 18. kesäkuuta vuonna 1858. Darwinin ystävät geologi Charles Lyell ja kasvitieteilijä Joseph Hooker järjestivät kuitenkin niin, että Wallacen kirje ja Darwinin lyhyt yhteenveto teoriastaan esitettiin samassa Lontoon Linnean Society'n kokouksessa heinäkuun 1. päivänä 1858, mistä lähtien heitä molempia pidetään luonnonvalinnan teorian keksijöinä. Päinvastoin kuin Wallace, Darwin kuitenkin pystyi esittämään luonnonvalinnan teorian ohella myös laajan todistusaineiston sen puolesta, ja Wallace antoi aina Darwinille kunnian teoriasta. Itse hän on tullut tunnetuksi ennen kaikkea eläinmaantieteen tärkeimpänä perustajana. Wallacen mukaan on nimetty orientaalisen ja australialaisen eläinmaantieteellisen suuralueen erottava vaihettumisvyöhyke, Wallacea, sekä sitä lännessä rajoittava Wallacen linja.

Kirjassaan *Lajien synty* (Darwin, C. 2000), jonka ensimmäinen painos ilmestyi 24. marraskuuta vuonna 1859, Darwin esitti itse asiassa kaksi teoriaa, teorian eliöiden vähittäisestä kehityksestä sekä luonnonvalinnan teorian kehityksen selittämiseksi. Nämä teoriat yhdessä muodostavat myös darwinismin nimellä tunnetun evoluutioteorian. Evoluutioteoria tuli jo Darwinin elinaikana sikäli yleisesti hyväksytyksi, että kaikki biologit omaksuivat ajatuksen eliöiden vähittäisestä kehityksestä. Sen sijaan Darwinin hypoteesi kehityksen syystä ei tullut heti hyväksytyksi – kaiketi sen vuoksi, että Darwin ei oikeastaan vielä pystynyt esittämään suoria todisteita luonnonvalinnan toiminnasta luonnossa, vaikkakin hän toi kirjassaan (Darwin, C. 2000) esiin useita tekijöitä, jotka saattavat olla luonnonvalinnan syynä. Niinpä esimerkiksi ensimmäinen suomalainen geneetikko Harry Federley (1879–1951) oli sitä mieltä, että kehityksen syynä olisi lajien välinen risteytyminen.

Todisteita luonnonvalinnan toiminnasta luonnossa alettiin saada vasta 1900-luvun aikana, ja nykyisin niitä on jo tavattoman paljon aina molekulaarista, geenien tasolla tapahtuvaa valintaa myöten. Darwinilla sen sijaan oli hyvinkin runsaasti todisteita siitä, että biologinen evoluutio, eliöiden vähittäinen kehitys, on tosiasia.

Mendelismen ja darwinismin näennäinen ristiriita

Kun Gregor Mendelin (1822–84) vuonna 1865 esittämien perinnöllisyyslakien (Mendel 1982) merkitys oivallettiin 35 vuotta niiden keksimisen jälkeen vuonna 1900, syntyi aluksi ristiriitaa darwinismin ja mendelismen välille. Syynä tähän oli se, että kun darwinismi korosti muutosta ja kehitystä, puhui mendelismi perintötekijöiden pysyvyyden puolesta.

Yksi merkittävimmistä perinnöllisyystieteen uranuurtajista, tanskalainen Wilhelm Johannsen (1857–1927), teki pavuilla valintakokeita, jotka näyttivät osoittavan, että valinnan voima oli rajallinen (Johannsen 1920, 1926). Valittaessa pavun suuremman tai pienemmän koon hyväksyi päädyttiin aina lopulta valintarajaan, minkä jälkeen valinnalla ei enää ollut vaikutusta. Tämä näytti todistavan luonnonvalinnan teoriaa vastaan. Valinnan rajallisuus tässä kokeessa johtui kuitenkin siitä, että papu on itsepölytteinen kasvi, ja itsepölytys johtaa nopeasti geneettisen muuntelun häviämiseen kokonaan populaatiosta. Kun myöhemmin on tehty vastaavia valintakokeita ristipölytteisillä kasveilla, kuten maisilla valintaa jyvän suuremman ja pienemmän öljypitoisuuden hyväksi, ei mitään valintarajaa ole tullut vastaan nyt jo yli sata vuotta ja sukupolvea jatkuneissa kokeissa (Crow 1986).

Darwinin jälkeen evoluutioteorian merkittävin kehittäjä 1800-luvun loppupuolella ja 1900-luvun alussa oli saksalainen August Weismann (1834–1914). Hän muun muassa osoitti, että hankitut ominaisuudet eivät periydy ja lisäksi hän loi tärkeä ituratateorian (Weismann 1902). Iturata on solulinja, joka johtaa edellisen sukupolven sukupuolisoluista seuraavan sukupolven sukupuolisoluihin. Muut solut ovat somaattisia soluja. Ituratateorian mukaan on

olemassa sukupolvesta toiseen jatkuva ”siemenen” eli nykyaikaisesti sanottuna geneettisen materiaalin jatkuvuus, ja yksilöt ovat vain katoavia haaroja tässä ituradan rungossa. Vain ituradan solujen geneettisessä materiaalissa tapahtuvat muutokset ovat periytyviä, ja ne muodostavat näin perustan evoluutiolle.

Neodarwinismin synty

Ratkaisuksi darwinismin ja mendelisin näennäiseen ristiriitaan kehittyi ensin ns. mutaatiodarwinismi, joka selitti perintötekijöiden muutoksista, mutaatioista, syntyvän uutta muuntelua valinnassa häviävän muuntelun korvaamiseksi. Tämä ei kuitenkaan ollut kestävä ja pysyvä ratkaisu, vaan oikea ratkaisu syntyi vasta, kun mendelisin ja darwinismin periaatteet yhdistettiin hedelmällisesti ns. neodarwinismissa eli synteettisessä evoluutioteoriassa. Tässä populaatiogenetiikalla eli Mendelin lakien seurauksia populaatioissa tutkivalla perinnöllisyystieteen haaralla oli ratkaiseva merkitys. Populaatiogenetiikka puolestaan jakautuu teoreettiseen ja kokeelliseen populaatiogenetiikkaan. Teoreettisen populaatiogenetiikan uranuurtajia ja neodarwinismin luoja olivat englantilaiset Ronald A. Fisher (1890–1962) ja John B. S. Haldane (1892–1964) sekä yhdysvaltalainen Sewall G. Wright (1889–1988). Kokeellisen populaatiogenetiikan merkittävin uranuurtaja puolestaan oli ukrainalaissyntyinen, Yhdysvalloissa vaikuttanut Theodosius Dobzhansky (1900–75).

Teoreettisen populaatiogenetiikan edustajat, Fisher, Haldane ja Wright, loivat vuoteen 1940 mennessä matemaattisesti muotoillun teoreettisen perustan geenitaajuuksille sekä niiden muutoksille populaatioissa. He pystyivät osoittamaan, että muutoksia geenitaajuuksissa, siis evoluutiota, aiheuttavat valinnan ohella mutaatiot, muuttoliike eli migraatio sekä geneettiseksi ajautumiseksi sanottu sattuman vaikutus. Dobzhansky puolestaan osoitti vuonna 1936 ensimmäisen kerran ilmestyneessä kirjassaan *Genetics and the Origin of Species* (Dobzhansky 1951) lukuisin luonnonpopulaatioista otetuin esimerkein näiden eri tekijöiden todellisen vaikutuksen luonnossa. Tätä teosta täydensi myö-

hemmin toinen teos *Genetics of the Evolutionary Process* vuodelta 1970 (Dobzhansky 1970), johon on jo otettu mukaan myös molekyyli-tasolla havaittavissa oleva evoluutio. Valinnan vaikutuksesta tapahtuvaa geenitaajuuksien muutosta populaatioissa sanotaan evoluution perusaskeleeksi.

Kelpoisuuden käsite

Charles Darwin ajatteli luonnonvalinnan perustuvan ennen kaikkea yksilöiden välisiin kuolleisuuden eroihin. Tämä on aiheuttanut väärinkäsityksiä. Esimerkiksi erittäin merkittävä suomalainen filosofi Eino Kaila (1890–1958), joka pyrki ajattelussaan kaikkia tieteitä koskevaan synteesiin (Lagerspetz 1997, Schildt 2000), ymmärsi kyllä valinnan voivan karsia haitallisia muunnoksia, mutta ei ymmärtänyt, miten tämän kautta edulliset muunnokset voisivat yleistyä. Kuitenkin se, mikä on negatiivista valintaa yhden muunnoksen kannalta, on positiivista valintaa jonkin toisen muunnoksen kannalta edellyttäen, että populaation koko pysyy vakiona tai kasvaa.

Neodarwinismissa kuitenkin eliöiden kelpoisuus, siis niiden se ominaisuus, johon valinta pohjautuu, määritellään seuraavasti: Kelpoisuus on yksilön suhteellinen kyky tuottaa lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä. Kelpoisuus on siis selkeästi suhteellinen käsite. Yksilön kykyä tuottaa lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä verrataan populaation muihin yksilöihin tai niiden keskiarvoon. Näin ollen yksilön kelpoisuus riippuu sen populaation geenitaajuuksista ja elinolosuhteista, jonka jäsen yksilö on. Lisäksi on huomattava, että kelpoisuuteen kuuluu paitsi kyky säilyä elossa lisääntymiskykyiseen ikään saakka myös kyky tuottaa lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä. Kelpoisuus jakautuu siis kolmeen osatekijään, jotka ovat: 1. elossa säilymisen komponentti, 2. lisääntymiskomponentti ja 3. hoivaamiskomponentti. Näistä kaksi ensin mainittua tulevat kysymykseen kaikilla eliöillä, mutta kolmas lähinnä vain linnuilla ja nisäkkäillä; niiden on hoivattava jälkeläisiään yleensä siihen saakka, kunnes nämä saavuttavat lisääntymiskykyisen iän.

Kun kelpoisuus käsitetään tällä tavalla laajasti, on helppo ymmärtää, että negatiivisen valinnan ohella tapahtuu myös positiivista valintaa. Tietyillä muunnoksilla on muita parempi elossa säilymisen tai lisääntymisen kyky, mistä seuraa, että näiden muunnosten geenit runsastuvat populaatiossa.

Luonnonvalinnan perusteoreema

Fisher formuloi ja todisti ensimmäisen kerran vuonna 1930 ilmestyneessä kirjassaan *The Genetical Theory of Natural Selection* (Fisher 1958) tavattoman keskeisen luonnonvalinnan perusteoreeman. Sen mukaan populaation kelpoisuuden kasvun vauhti kunakin hetkenä on sama kuin kelpoisuuden yhteenlaskettavissa oleva (additiivinen) geneettinen muuntelu tuona hetkenä. Perusteoreemasta seuraa, että populaation keskimääräinen kelpoisuus kasvaa koko ajan niin kauan kuin populaatiossa on kelpoisuuden additiivista geneettistä muuntelua.

Biologisen evoluution keskeinen piirre on siis se, että luonnonvalinnan seurauksena populaation keskimääräinen kelpoisuus kasvaa. Kelpoisuus on itse asiassa sama asia kuin sopeutuneisuus. Evoluutio johtaa siis koko ajan populaatioiden sopeutuneisuuden kasvuun. Eliöt sopeutuvat luonnonvalinnan ansiosta yhä paremmin ja paremmin niihin olosuhteisiin, joissa ne elävät.

Evoluution yksikkö on siis populaatio. Valinnan yksikkö taas on yksilö, ja valinta perustuu yksilöiden välisiin geneettisiin eroihin.

Miten kelpoisuuden kasvusta sitten johdetaan uusien lajien synty? Tässä otetaan apuun isolaation käsite. Kun kaksi populaatiota, joiden välillä geenien vaihto on rajoittunutta, elävät eri olosuhteissa, kohdistuu niihin erilainen valinta ja niiden geenitaajuudet kehittyvät eri suuntiin. Kun tämä kehitys jatkuu riittävän kauan, tulevat geenitaajuudet vähitellen niin erilaisiksi, että näiden kahden populaation jäsenet eivät enää kykenekään risteytymään keskenään. On syntynyt kaksi uutta lajia. Määritelmän mukaan lajit ovat keskenään tosiasiallisessa tai potentiaalisessa lisääntymissuhteessa olevien yksilöiden tai populaatioiden ryhmiä, jotka ovat lisääntymis-

isolaation eristämiä muista vastaavista ryhmittä. Saman lajin yksilöt voivat siis tuottaa lisääntymiskykyisiä jälkeläisiä keskenään, mutta eri lajeihin kuuluvat eivät. Lajit eivät siis risteidy.

Mitä on synteettinen evoluutioteoria?

Synteettinen evoluutioteoria voidaan käsittää suppeasti tai laajasti. Suppeasti käsitettynä se on Darwinin luonnonvalinnan teorian ja geneetiikan synteesi. Laajasti käsitettynä synteettinen evoluutioteoria tarkoittaa kaikkien biologian osa-alueiden yhdistämistä evoluutioajatuksen sateenvarjon alle. Theodosius Dobzhanskyyn kuuluisan ja usein siteeratun lauseen mukaan biologiassa mikään ei käy järkeen muuta kuin evoluution valossa. (*In biology nothing makes sense except in the light of evolution.*)

Edellä mainittujen populaatiogeneetikkojen ohella synteettisen evoluutioteorian tärkeimpiä uranuurtajia ovat geenetikko Thomas H. Morgan (1866–1945), embryologi Walter Garstang (1868–1949), eläinsystemaattikot Ernst Mayr (1904–2005) ja Julian S. Huxley (1887–1975), eläinmaantieteilijä Bernhard Rensch (1900–90), kasvisystemaattikko G. Ledyard Stebbins (1906–2000) ja paleontologi George G. Simpson (1902–84). Termin synteettinen evoluutioteoria, josta käytetään myös ilmaisua moderni synteesi, loi Julian Huxley ensimmäisen kerran vuonna 1942 ilmestyneessä kirjassaan *Evolution: The Modern Synthesis* (Huxley 1963).

Proteiinien monimuotoisuus

Seuraava merkittävä kehitysvaihe evoluutioteoriassa ajoittuu 1960-luvun lopulle, jolloin alettiin tutkia geielektroforeesin avulla geenien tuottamien proteiinien monimuotoisuutta eli polymorfismia. Näin evoluution tutkimus siirtyi molekyyli tasolle.

Samana geenin eri vaihtoehtoisten muotojen eli alleelien tuottamat proteiinit, allotsyymit, kulkevat eri nopeuksilla sähkökentässä geielektroforeesissa riippuen proteiinimolekyylien omasta sähkövarauksesta. Näin saadaan selville, onko yksilö tietyn geenipaikan (lokuksen) suhteen homo- vai heterotsygoottinen.

Osoittautui, että proteiinitasolla luonnon monimuotoisuus oli paljon aikaisemmin uskotua laajempaa; muuntelun määrä proteiinitasolla on uskomattoman suuri. Esimerkiksi eräässä hedelmäkärpäslajissa (*Drosophila pseudobscura*) havaittiin, että entsyymiproteiineja koodaavista geneeistä keskimäärin 38 prosenttia oli monimuotoisia vaihteluvälin ollessa eri populaatioissa 25–45 prosenttia (Prakash ym. 1969). Muilla hedelmäkärpäslajeilla saatiin samansuuruisia arvoja. Ihmisellä vastaava keskiarvo oli 24 prosenttia (Harris 1966, 1967). Kun näissä tutkimuksissa lisäksi voitiin samalla mitata geenitaajuudet eri lokuksissa, saatiin arvio siitä, kuinka suuri on eri yksilöiden keskimääräinen heterotsygoottisten geenilokusten suhteellinen määrä.

Selkärangattomilla eläimillä heterotsygotian aste proteiinitasolla on noin 10–15 prosenttia, selkärangattomilla eläimillä 4–8 prosenttia, itsepölytteisillä kasveilla noin 3 prosenttia ja ristipölytteisillä kasveilla noin 8 prosenttia (Ayala 1978, Ayala & Kiger 1980). Muuntelun tavattoman suuri määrä luonnon populaatioissa osoittaa ennen kaikkea sen, että luonnonvalinnalle on tarjolla paljon raaka-ainetta, johon se voi perustua. Toisin sanoen tämä on uusi osoitus siitä, että ristisiitteisissä luonnonpopulaatioissa valinnan mahdollisuudet ovat käytännössä rajattomat.

Evolutiivinen ekologia

1960-luvulta alkaen myös evolutiivinen ekologia, joka tutkii eliöiden sopeutumista ympäristöönsä (sekä abiottiseen että bioottiseen), ympäristön aiheuttamia valintapaineita eliöille ja eliöiden evolutiivisia vasteita niihin (Pianka 2000), alkoi kehittyä voimakkaasti. Evolutiivisen ekologian tarkoituksena on selittää luonnossa havaittavaa geneettistä ja ympäristön aiheuttamaa muuntelua evolutiivisesta näkökulmasta. Eliöiden elinkiertojen tutkimus on siinä keskeisessä asemassa samoin kuin populaatioiden ikärakenteen ja muunlaisen rakenteen tutkimus. Moderni evolutiivinen ekologia käyttää tutkimuksissaan kaikkia biologisen hierrakian tasoja biologisista makromolekyyleistä ekosysteemiin. Evolutiivisen ekologian tutkimus Suomessa on erittäin vahvaa.

Nykyisin genomikka, kokonaisten genomien tutkimus, vaikuttaa kaikkeen biologiaan. (Genomilla tarkoitetaan lajin yksinkertaista, sukupuolisoluissa esiintyvää kromosomistoa, joita kehon soluissa esiintyy kaksi annosta, toinen perittyinä isältä ja toinen emolta). Eräs tämän vallankumouksen kiehtovista seurauksista on mahdollisuus tunnistaa ja tutkia kelpoisuuteen vaikuttavien ominaisuuksien geneettistä perustaa luonnossa. Viimeaikaiset tutkimukset, joissa on sovellettu genomikkaa monipuolisesti, ovat paljastaneet tällaisia genotyyppin ja fenotyyppin välisiä suhteita luonnossa, mikä avaa uusia näkymiä kelpoisuuden määrällisen muuntelun geneettiseen perustaan. Tämän kautta aletaan vähitellen ymmärtää kelpoisuuden kvantitatiivista genetiikkaa luonnonolosuhteissa, ja samalla se näyttää tietä molekulaarisen ja ekologisen lähestymistavan synteisille evoluutiobiologiassa (Ellegren & Sheldon 2008).

DNA:n monimuotoisuus

Kun 1970-luvun lopussa oli keksitty tehokkaat menetelmät DNA:n sekvensoimiseksi, eli nukleotidien järjestyksen määrittämiseksi (Maxam & Gilbert 1977, Sanger ym. 1977), ja ne oli automatisoitu, alettiin ahkerasti tutkia DNA:n monimuotoisuutta eri lajeissa. Se osoittautui tavattoman laajaksi. Esimerkiksi ihmisen genomissa havaittiin kaikkiaan yli 10 miljoonaa yhden nukleotidin polymorfismia, kun tutkittiin neljää eri puolilla maapalloa elävää ihmispopulaatiota (The International HapMap Consortium 2005). Tämä merkitsee sitä, että keskimäärin noin joka 300. nukleotidipari ihmisen genomissa on polymorfinen. Silti ihmisen polymorfismi DNA-tasolla on vähäisempää kuin muiden eläinten, joilla yleensä noin joka sadas nukleotidipari on polymorfinen. (Poikkeuksen tekevät ihmisen ohella vain eräät suuret uhanalaiset nisäkäslajit, kuten gepardi, joiden populaatiot ovat pieniä.)

Geneeissä on siis aivan uskomattoman suuri määrä muuntelua, mikä merkitsee sitä, että luonnonvalinnan mahdollisuudet ovat lähes rajattomat.

Sekä proteiinien että DNA:n rakennetta tutkimalla voidaan laatia molekulaariseen dataan perustuvia sukupuita, jotka ovat siinä mielessä esimerkiksi morfologiaan tai fossiiliaineistoon perustuvia sukupuita varmempia ja tarkempia, että ne pohjautuvat puhtaasti kvantitatiiviseen tietoon, kun taas aikaisemmillä menetelmillä kootut sukupuut nojaavat ainakin osaksi kvalitatiiviseen tietoon. Molekyyli evoluutiiossa voidaan esimerkiksi laskea, montako mutaatioaskelta erottaa eri lajeja tai muita taksonomisia ryhmiä. Yleensä, mutta ei aina, molekyyli evoluution tutkimustulokset varmentavat klassisilla menetelmillä saatuja sukupuita. Jos ristiriitaa esiintyy, ratkaistaan asia molekyylitutkimuksen hyväksi, koska esimerkiksi geenien vertailu kertoo suoraan eliöiden väliset todelliset sukulaisuus- ja polveutumissuhteet.

Lukuisten molekyyligenetiikkaan perustuvien eliöiden evoluutiohistoriaa koskevien tutkimusten tulokset ovat osoittaneet, että luonto ei olekaan järjestynyt hierarkkisesti niin kuin klassisessa systematiikassa oletetaan. Luonnollisia, monofyleettisiä, eli yhdestä kantamuodosta polveutuvia ryhmiä ei useinkaan voida pakottaa ja nimetä sukuiksi, heimoiksi, lahkoiksi ja luokiksi jne. On siis olemassa ristiriita klassisen nimistöjärjestelmän ja eliöiden todellisten sukulaisuussuhteiden välillä. Ratkaisuksi tähän on esitetty täysin uutta nimistöjärjestelmää, jolle on annettu nimi PhyloCode. Tässä nimistössä mille tahansa monofyleettiselle, yhdestä kantamuodosta polveutuvalla ryhmällä voidaan antaa nimi, mutta ryhmää ei tarvitse kategorisoida esimerkiksi heimoksi tai lahkoksi. Ero vanhaan järjestelmään on siinä, että linnellaiset nimet perustuvat kategoriaan, kun taas PhyloCode-nimet perustuvat evolutiiviseen kehityslinjaan (Cantino ym. 2007, Enroth 2007).

Samansyntyiset geenit eri lajeissa

DNA-sekvenssien vertailu eri lajeissa on avannut evoluutiotutkimukselle aivan uusia mahdollisuuksia. Vertailemalla suoraan genejä voidaan tehdä tarkkoja ja varmoja johtopäätöksiä eliöiden välisistä sukulaisuussuhteista ja niiden polveutumisesta. Eliöiden evoluutiohistoria on ikään kuin kirjoitettuna niiden DNA:ssa.

Ihmisen geneistä samansyntyisiä esimerkiksi simpanssin kanssa on noin 99 prosenttia, hiiren kanssa noin 80 prosenttia, banaanikarpäsen kanssa noin 60 prosenttia ja kasvienkin kanssa vielä noin 30 prosenttia. Vain yksi prosentti geneistämme on vain omalle lajillemme ominaisia; kaikki muut jaamme muiden eliöiden kanssa. Proteiineistamme on samansyntyisiä pelkästään selkärankaisten eläinten kanssa 22 prosenttia, muiden eläinten kanssa lisäksi 24 prosenttia, tumallisten eliöiden yleensä kanssa 32 prosenttia, kaikkien eliöiden – tumallisten ja tumattomien – yleensä kanssa 21 prosenttia. Vajaan prosentin proteiineistamme jaamme vain tumattomien eliöiden kanssa, ja niitä tuottavat geenit ovat siis näiltä peräisin. Loput proteiineistamme, noin yksi prosentti, on sellaisia, joilla ei ole vastinetta muissa eliöissä (International Human Genome Sequencing Consortium 2001). Voiko enää paremmin kuvata yhteenkuuluvuuttamme muun luonnon kanssa ja voiko enää vakuuttavampaa todistetta evoluutioteorian puolesta toivoa!

Valintateoria ja neutraaligeeniteoria

Viime vuosina evoluutioteoriassa on alkanut saada yhä enemmän jalansijaa alun perin Sewall G. Wrightin monissa julkaisuissa jo 1920- ja 1930-luvulla esittämä ajatus ns. geneettisen ajautumisen merkityksestä populaatioiden geenitaajuuksien kehityksessä. Geneettinen ajautuminen tarkoittaa sitä, että pienissä populaatioissa sattuma vaikuttaa voimakkaasti geenitaajuuksien kehitykseen. Wrightin hypoteesi huipentuu ajatusrakennelmaan, jota kutsutaan muuttuvan tasapainon teoriaksi. Sen mukaan populaatioiden geenitaajuuksien evoluutiiossa vuorottelevat sattumaan perustuvat stokastiset voimat ja valintaan perustuvat suuntaavat (deterministiset) voimat (Wright 1948). Muuttuvan tasapainon teorialla on suuri merkitys nimenomaan paikallispopulaatioiden verkostoissa eli metapopulaatioissa, ja todellisuudessa monet lajit esiintyvät luonnossa juuri metapopulaatioina (Hanski 2008).

Wrightin teoriaa hyvin paljon muistuttava sekä siihen likeisesti kytkeytyvä on japanilaisen

Motoo Kimuran (1924–94) neutraaligeeniteoria (Kimura 1983a, 1983b). Sen mukaan suurimmalla osalla DNA:n nukleotidivaihdoksista, joita havaitaan sekä lajien sisällä että lajien välillä, ei ole mitään vaikutusta yksilöiden ilmiösuun eli fenotyyppiin, ja ne ovat siis valinnan kannalta neutraaleja. Neutraaligeeniteorian alkuperäisen muodon mukaan suurin osa nukleotideista voidaan jakaa kahteen ryhmään: ne ovat joko voimakkaan negatiivisen valinnan kohteena, eikä niissä näin ollen havaita juurikaan muuntelua, tai sitten ne ovat valinnan kannalta neutraaleja, jolloin niiden taajuuksien muutoksia ohjaa geneettinen ajautuminen.

Niin ikään japanilainen Tomoko Ohta (s. 1933) laajensi evoluution neutraaligeeniteoriaa siten, että sen piiriin luetaan paitsi neutraalit ja voimakkaasti haitalliset mutaatiot myös lähes neutraalit, vain jonkin verran haitalliset mutaatiot (Ohta 1973, 2002). Tällaisilla mutaatioilla on hyvin pieni vaikutus valinnan kannalta, ja siksi niiden taajuudet kehittyvät pienissä populaatioissa sattumanvaraisesti geneettisen ajautumisen takia. Suurissa populaatioissa niihin sen sijaan vaikuttaa negatiivinen valinta (Kimura & Ohta 1971).

Darwiniin verrattuna ajatukset sattumanvaraisten voimien merkityksestä lajien evoluutiosta ovat uutta, ja ilmiötä onkin kutsuttu epädarwinistiseksi evoluutioksi. Esimerkiksi yksi viime vuosikymmenien merkittävimmistä evoluutio-teoreetikoista, Ernst Mayr, ei pitänyt neutraaligeeniteorian mukaista geenitaajuuksien kehitystä evoluutiona lainkaan, koska se ei johda suurempaan sopeutuneisuuteen (Mayr 2001), ja ns. neutralistien ja selektionistien välillä oli 1970–80-luvuilla voimakkaita kiistoja. (Nämä koulukunnat kannattavat neutraaligeeniteoriaa ja valintateoriaa vastaavasti). Nykyisin neutraaligeeniteoria ja sen laajennettu versio lähes neutraaleista mutaatioista on kuitenkin laajalti hyväksytty erittäin käyttökelpoisena nollahypoteesina, kun tutkitaan evoluutiota DNA-tasolla. Neutraaligeeniteoria tarjoaa hyvän teoreettisen lähtökohdan, kun testataan, onko positiivinen valinta tai jokin muu voima kuin negatiivinen valinta vaikuttanut tietyn lajin viimeaikaisessa evoluutiosta.

Evoluutiohistorian tutkiminen ja luonnonvalinnan mittaaminen geenitasolla

Eri eliöiden evoluutiohistoriasta voidaan saada molekyyligeneettistä tietoa tutkimalla asianomaisen kehityslinjan nykyisin elävien lajien perimää tai myös tutkimalla fossiilien DNA:ta. Lajin kehityshistoria on ikään kuin tallennettuna sen DNA:han esimerkiksi siten, että valinnan kannalta neutraaleja mutaatioita kertyy perimään tasaisella vauhdilla. Näin saadaan veraten tarkasti selville muun muassa se, milloin ihmisen ja simpanssin kehityslinjat erkanivat toisistaan vertaamalla näiden lajien nykyisten populaatioiden edustajien DNA:n sisältämien neutraalien mutaatioiden määrää ja laatua. Neutraaleja mutaatioita ovat esimerkiksi sellaiset, joissa geenin jotakin aminohappoa koodaava koodisana muteeraa synonyymiseksi samaa aminohappoa koodaavaksi koodisanaksi.

Yksittäisten mutaatioiden ikää voidaan myös mitata yhtäältä vertaamalla mutanttigeenin sisältävän kromosomialueen (haplotyyppin) monimuotoisuutta vastinkromosomin vastaavan alueen monimuotoisuuteen ja toisaalta siihen kertyneiden neutraalien mutaatioiden määrän perusteella. Jos alueet ovat hyvin erilaisia, ovat ne alkaneet kehittyä eri suuntiin vasta äskettäin. Geneettinen rekombinaatio tasoittaa erot ajan kuluessa, ja lopulta alueista tulee teoriassa samanlaisia.

Fossiileissa DNA voi suotuisissa olosuhteissa säilyä jopa kymmeniä miljoonia vuosia. Näin on tapahtunut esimerkiksi meripihkaan hautautuneiden hyönteisten osalta. Yleensäkin DNA saattaa säilyä tutkimuskelpoisena vähähappisissa oloissa. Niinpä esimerkiksi neandertalinihmisen yli 30 000 vuotta vanhaa DNA:ta on tietyissä tapauksissa saatu tutkittua.

Yleisesti ilmaistuna valinnan vaikutusta lajin evoluutiohistoriassa voidaan tutkia sen perimään kertyneiden adaptiivisten ja neutraalien mutaatioiden määrien suhteen avulla. Jos adaptiivisen mutantin ja neutraalin mutantin esiintymistaajuuksien suhde on alle yhden, on adaptiiviseen mutantiin kohdistunut negatiivista valintaa; jos taas suhdeluku on yli yhden, on

adaptiiviseen mutantiin kohdistunut positiivista valintaa.

Tarkemmin sanottuna, kun tutkitaan sitä, mihin geeneihin on kohdistunut negatiivinen ja mihin positiivinen valinta, verrataan polymorfismin määrää (P) yhtäältä synonyymisissä (S) kohdissa ja toisaalta ei-synonyymisissä (N) kohdissa näiden kohtien divergenssiin (D). Jos suhdeluku $(P_S / D_S) : (P_N / D_N)$ on pienempi kuin yksi, on geeniin kohdistunut negatiivinen valinta. Jos taas suhdeluku on suurempi kuin yksi, on geeniin kohdistunut positiivinen valinta. Jos sen sijaan suhdeluku on yksi, on geeni valinnan kannalta neutraali.

Sosiaalisuuden evoluution ratkaisu

Sosiaalisuuden evoluutio oli Darwinille vaikea pulmakysymys. Miten on evoluutioteorian valossa selitettävissä, että sosiaalinen käyttäytyminen on eläinkunnassa niin yleistä vaikka teoria yleensä sisältää ajatuksen, että evoluutio toimii vain yksittäisten yksilöiden hyväksi? Miten on mahdollista, että aitososiaaliset eläimet, kuten esimerkiksi mehiläiset ja muurahaiset, luopuvat kokonaan omasta lisääntymisestään ja auttavat pesän kuningatarta lisääntymään, niin kuin tekevät näiden lajiryhmien työläiskastien jäsenet? Darwinin oma ratkaisu tähän kysymykseen oli, että hän ajatteli aitososiaalisten pistiäisyhdyskuntien olevan eräänlaisia superyksilöitä, joihin valinta kohdistuisi.

Aitososiaalisuuden evoluution ratkaisun oivalsi englantilainen William D. Hamilton (1936–2000) vuonna 1964 (Hamilton 1964). Hän selitti, että aitososiaalisten pistiäisten sukupuolen määräytymisestä johtuen (naaraat syntyvät hedelmöityneistä, koiraat hedelmöitymättömistä munasoluista) työläisnaaraiden, edistääkseen omien geeniensä runsastumista populaatiossa, kannattaa enemmän auttaa kuningatarta lisääntymään kuin lisääntyä itse. Niiden geneettinen korrelaatio sisariinsa (3/4) on nimittäin suurempi kuin korrelaatio (1/2) omiin mahdollisiin jälkeläisiinsä.

Tämän ajatuksen laajennus on Hamiltonin sääntö, joka selittää sosiaalisuuden evoluutiota yleensä. Sen mukaan sosiaalisuus, eli tässä

tapauksessa toisen auttaminen lisääntymään, kannattaa evolutiivisessa mielessä, jos sosiaalisesta käyttäytymisestä auttajan kelpoisuudelle koituvat kustannukset ovat pienemmät kuin siitä autettavan kelpoisuudelle koituva hyöty. Kelpoisuutta mitataan tässä tapauksessa auttavan yksilön geenien ja niiden kanssa identtisten autettavan yksilön geenien runsastumisena. Matemaattisen kaavan muodossa tämä ilmaistaan seuraavasti: sosiaalinen käyttäytyminen kannattaa, jos $rb > c$, missä b on auttamisesta kelpoisuudelle koituvat hyödyt, c on auttamisesta kelpoisuudelle koituvat kustannukset ja r on auttajan ja autettavan geneettinen korrelaatio. (Kaavan muistamista helpottaa, kun ajattelee, että $b = benefit$, hyöty, ja $c = cost$, kustannus.) Siis käytännössä yleensä mitä läheisempää sukua auttaja ja autettava ovat, sitä paremmin auttaminen kannattaa. Esimerkiksi diploideilla lajeilla sisarusten välinen geneettinen korrelaatio on $\frac{1}{2}$ ja puolisisarusten $\frac{1}{4}$. Niinpä yksilön kannattaa uhrautua, so. luopua kokonaan omasta lisääntymisestään kahden sisaruksen tai neljän puolisisaruksen hyväksi. Näissä tapauksissahan $b = 2$ ja 4 vastaavasti, ja siis $rb = 1$, joten uhrautuva yksilö ikään kuin korvaa näin itsensä geneettisessä mielessä, jolloin $c = 1$. (Itse asiassa siis, jotta lajissa kehittyisi tällainen uhrautuva käyttäytyminen, tulisi yksilöiden uhrautua keskimäärin hieman useamman kuin kahden sisaruksen tai neljän puolisisaruksen hyväksi.)

Hamiltonin selitys sosiaalisuuden evoluutiosta on siis teoria sukulaivalinnasta ja siihen liittyvästä kokonaiskelpoisuudesta. Sukulaivalinta tarkoittaa sitä, että epäitsekkäällä käyttäytymisellä yksilö edistää sukulaisyksilöidensä lisääntymismenestystä ja siten varmistaa ainakin osittain myös omien geeniensä säilymisen seuraaviin sukupolviin. Kokonaiskelpoisuudella puolestaan tarkoitetaan, että yksilön kelpoisuuteen luetaan myös niiden yksilöiden kelpoisuus, joilla on sen kanssa identtisiä geenejä. Kokonaiskelpoisuus koostuu suorasta kelpoisuudesta eli kelpoisuuden klassisesta komponentista ja epäsuorasta kelpoisuudesta eli kelpoisuuden sukulaiskomponentista. Edellinen muodostuu yksilön omasta jälkeläistuotannosta ja jälkim-

mäinen sen sukulaisyksilöiden jälkeläistuo-
tannosta. Käyttäytymällä epäitsekästä yksilö
edistää kokonaiskelpoisuuttaan, ja Hamiltonin
teorian mukaan yksilön odotetaan käyttäytyvän
niin, että se maksimoi kokonaiskelpoisuuttaan.

Toisaalta kuitenkin auttamista esiintyy myös
sellaisten lajien kesken, jotka eivät ole lainkaan
sukua keskenään, kuten esimerkiksi symbi-
oosissa ja vaikkapa mehiläisen pölyttäessä kas-
vin. Tällaisten sosiaalisten suhteiden evoluution
selittämisessä näyttävät pätevän erilaiset peliteo-
reettiset mallit (Maynard Smith 2000).

Evoluutiivinen kehitysbiologia eli evo- devo-tutkimus

Aivan uusi suunta evoluutiotutkimuksessa on
ala, jonka nimi on evoluutiivinen kehitysbiolo-
gia, ja jota lyhyiden vuoksi kutsutaan evo-devo-
tutkimukseksi (evo = *evolution*, devo = *develop-
ment*, yksilönkehitys). Se on moderni biologian
haara, joka pyrkii yhdistämään lajinkehityk-
sen ja yksilönkehityksen tutkimukset ja teorit.
Evo-devo-tutkimus pyrkii selvittämään yksilön-
kehityksen tapahtumien ja evoluution kules-
sa havaittavien fenotyypin muutosten suhteen
mekanismiin.

Evo-devo-tutkimuksen katsotaan yleisesti
mullistaneen käsityksemme siitä, miten yksilön-
kehityksen mekanismit ovat evoluutiiossa kehit-
tyneet. Sen katsotaan jopa laajentavan evoluu-
tioteorian perspektiiviä ohi neodarwinismin
viitekehityksen (Müller 2007). Evo-devo-tutki-
mus hyödyntää tehokkaasti modernia genomi-
tietoa ja pyrkii pääsemään perille yhtäältä gen-
omien rakenteen ja toiminnan sekä toisaalta
yksilönkehityksen ja lajinkehityksen monimut-
kaisesta suhteesta (Canñestro ym. 2007).

Kysymys valinnan yksiköstä

Nykyaikaisessa evoluutiotutkimuksessa ken-
ties tärkein teoreettinen kysymys on kysymys
valinnan yksiköstä. Evoluution yksikkö on
populaatio, mutta mikä on valinnan yksikkö?
Populaatiot, kuten mm. lajit, kehittyvät, mutta
kohdistuu ko kehityksen aiheuttava valinta myös
populaatioihin, yksilöihin vai kenties geeneihin?

Darwin itse oli selkeästi sillä kannalla, että

valinta kohdistuu yksilöihin, mutta hänen jäl-
keensä esiintyi ajatuksia siitä, että valinta koh-
distuisi erilaisiin ryhmiin, kuten populaatioihin,
ja että evoluutio toimisi lajin eduksi. Kenties
merkittävin henkilö tällä kannalla oli kuuluisa,
lääketieteen ja fysiologian Nobelin palkinnolla
palkittu eläinten käyttäytymisen tutkija, itäval-
talainen Konrad Lorenz (1903–89).

Tänä päivänä puolestaan elää voimakkaana
ajatus geeneistä valinnan yksikköinä. Tätä kan-
taa edustaa ja ajaa ennen kaikkea englantilai-
nen Richard Dawkins (s. 1941) (Dawkins 1993).
Geenivalinnan teoria on lyhyesti sanoen se, että
geeni on elämän perusyksikkö ja sen yksinomai-
sena tarkoituksena on tuottaa itsestään kopioi-
ta, mistä seuraa, että yksilöt olisivat vain geenien
lisääntymiskoneita ja alistaisia geeneille. Gee-
nin pitäminen valinnan yksikkönä näyttää ole-
van seurausta klassisesta populaatiogenetiikasta,
jossa tarkasteltiin yksittäisten geenien taajuuksi-
en muutoksia populaatiossa.

Geenivalinta kyllä selittää erinomaises-
ti muuten vaikean sosiaalisuuden evoluution
ongelman, mutta toisaalta sen valossa on vaikea
ymmärtää sellaisia universaaleja elämänilmiöi-
tä kuin suvullinen lisääntyminen ja vanhenemi-
nen. Nämä taas – samoin kuin sosiaalisuuskin
– voidaan selittää yksilövalinnan avulla. Tämän
kirjoittaja onkin samaa mieltä Ernst Mayrin
kanssa (Mayr 2003) siitä, että valinta kohdistuu
yksilöihin, mutta se perustuu geeneihin ja nii-
den eroihin.

Toisaalta olen taipuvainen ajattelemaan
yhdenmukaisesti nousemassa olevan hierark-
kisten ja sisäkkäisten valinnan tasojen teorian
kanssa (Okasha 2006). Tämän teorian mukaan
luonnonvalinta toimii monilla biologisen hier-
rarkian tasoilla: geenien, yksilöiden ja populaa-
tioiden tasolla.

Geenivalinta on sopusoinnussa biologiassa
pitkään vallinneen reduktionistisen ajatteluta-
van kanssa, jonka mukaan kokonaisuus pyritään
ymmärtämään osiensa kautta. Reduktionistinen
lähestymistapa saattaa kuitenkin olla väistymäs-
sä biologiasta ja korvautuvan uudella lähesty-
mistavalla, jota voidaan kutsua kyberneettiseksi
lähestymistavaksi. Siinä osat ja kokonaisuus ote-

taan yhtä aikaa huomioon. Esimerkiksi keskeinen geenin käsite näyttää olevan pakko ymmärtää kyberneettisesti (Rolston 2006, Portin 2009), koska on ilmennyt, että geenit eivät suinkaan ole selvärajaisia yksiköitä, DNA-jaksoja, vaan geenit saattavat olla kromosomissa sisäkkäin, limittäin ja lomittain ja kromosomit puolestaan näyttävät olevan eräänlaisia geneettisen transkription jatkumoa (Gingeras 2007, Portin 2009). Kokonaisuutta ei voi ymmärtää ymmärtämättä sen osia, mutta toisaalta osia ei voi ymmärtää ymmärtämättä kokonaisuutta.

Tarvitaanko uutta synteesiä?

Biologisessa luonnossa ei ole havaittu yhtään tosiasiaa, joka olisi evoluutioteorian vastainen, ja teorian rakenne on sisäisesti ristiriidaton. Kuitenkin biologisessa luonnossa on viime vuosina havaittu seikkoja, joita ei vielä ole sisällytetty nykyiseen evoluutioteoriaan, ns. moderniin synteisiin. Tämä ei merkitse sitä, että evoluutioteoria olisi virheellinen, vaan sitä, että se kenties kaippaa laajennusta.

Niistä havainnoista, jotka eivät vielä suoraan sisälly evoluutioteorian piiriin, ehkä tärkein on periytyvät geenitoiminnan säätelyn muodot eli ns. epigeneettinen periytyminen (Gerhard & Kirschner 2007). Epigeneettinen periytyminen saattaa jopa pakottaa punnitsemaan uudelleen yhtä evoluutioteorian kulmakiveä, nimittäin sitä opinkappaletta, että hankitut ominaisuudet eivät periödy. Epigeneettistä periytymistä välittävät DNA:n modifikaatiot, ns. epigeneettiset merkit, nimittäin siirtyvät sukupolvelta toiselle. Modifikaatiot yleensä eivät tee näin. Kuitenkaan epigeneettisten merkkien siirtyminen ei jatku rajattoman monen sukupolven ajan, kun sen sijaan varsinaisten DNA:n mutaatioiden siirtyminen jatkuu periaatteessa kuinka kauan tahansa.

Tämän ja eräiden muiden havaintojen vuoksi on aivan viime aikoina alkanut esiintyä puheenvuoroja, joissa ehdotetaan evoluutioteorian uutta synteisiä. Tälle uudelle, tulossa olevalle synteisille on jo annettu nimikin: sitä kutsutaan laajennetuksi evoluutiiviseksi synteisiksi (Pigliucci 2007). Vielä tällaisen synteisin tarpeelli-

suudesta ei kuitenkaan olla yksimielisiä.

Edellä mainittuja havaintoja vielä merkityksellisempi evoluutioteorian kehityksen kannalta on aivan uusi havainto, joka selvästi viittaa adaptiivisten, siis suuntautuneiden mutaatioiden mahdollisuuteen. Riisillä nimittäin havaittiin, että erilaiset ympäristöärsykkeet, kuten vaikkapa kylmäkäsittely, saavat aikaan transposonien eli ns. hyppivien geenien mobilisoinnin. Liikkeelle lähteneet transposonit voivat sitten kiinnittyä toisten geenien läheisyyteen ja alkaa säädellä niiden toimintaa. Tämä puolestaan voi aiheuttaa viimeainituissa geneeissä pysyvän toiminnan tason muutoksen, joka auttaa kasvia tulemaan toimeen juuri asianomaisen mutaation aiheuttaneissa ympäristöolosuhteissa, esimerkiksi siis kylmässä ilmanalassa (Naito ym. 2009).

Kirjallisuus

- Ayala, F.J. & Kiger, J.A. Jr. 1980. *Modern Genetics*. Menlo Parks: Benjamin Cummings.
- Ayala, F.J. 1978. The Mechanism of Evolution. *Scientific American* 239: (3), 56–59.
- Cantino, P.D., Doyle, J.A., Graham, S.W. ja muut 2007. Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta. *Taxon* 56, 822–846.
- Canñestro, C., Yokoi, H. & Postlethwait, J.H. 2007. Evolutionary developmental biology and genomics. *Nature Reviews Genetics* 8, 932–942.
- Crow, J.F. 1986. *Basic Concepts in Population, Quantitative and Evolutionary Genetics*. New York, Oxford: Freeman.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Lontoo: John Murray.
- Darwin, C. 2000. *Lajien synty*. Suomentanut A.R. Koskimies. Hämeenlinna: Karisto.
- Darwin, E. 1794–96. *Zoonomia, or The Laws of organic life*. Lontoo.
- Dawkins, R. 1993. *Geenin itsekkyyden*. Toinen laajennettu laitos. Suomentanut Kimmo Pietiläinen. Helsinki: Art House.
- Dobzhansky, Th. 1951. *Genetics and the Origin of Species*. Kolmas uudistettu laitos. New York, Lontoo: Columbia University Press.
- Dobzhansky, Th. 1970. *Genetics of the Evolutionary Process*. New York, Lontoo: Columbia University Press.
- Ellegren, H. & Sheldon, B.C. 2008. Genetic basis of fitness differences in natural populations. *Nature* 452, 169–175.
- Enroth, J. 2007. Systematiikka ja tieteellinen nimitys Linnén ajasta nykypäivään. *Luonnon Tutkija* 111, 195–201.
- Fisher, R.A. 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Toinen uudistettu laitos. New York: Dover Publications.

- Gerhard J. & Kirschner, M. 2007. The theory of facilitated variation. *Proceedings of The National Academy of Sciences USA* 104, 8582–8589.
- Gingeras, T.R. 2007. Origin of phenotypes: genes and transcripts. *Genome Research* 17, 682–690.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I, II. *Journal of Theoretical Biology* 7, 1–52.
- Hanski, I. 2008. Evoluutio metapopulaatioissa, ss. 195–208 kirjassa: *Evoluutio nyt! Charles Darwinin juhlaa*. Toimitaneet Petter Portin ja Timo Vuorisalo. Turku: Kirja-Aurora.
- Harris, H. 1966. Enzyme polymorphism in man. *Proceedings of the Royal Society, B* 164, 298–316.
- Harris, H. 1967. Enzyme variation in man: some general aspects, ss. 207–214 kirjassa: *Proceedings of the 3rd International Congress of Human Genetics*. Toimitaneet J. F. Crow ja J. V. Neel. Baltimore: John Hopkins University Press.
- Huxley, J. 1963. *Evolution: The Modern Synthesis*. Toinen laitos. Lontoo: Georg Allen & Unwin.
- International Human Genome Sequencing Consortium 2001. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature* 409, 861–921.
- Johannsen, W. 1920. *Perinnöllisyys kokeiden valossa*. Suomentanut Kaarlo Teräsvuori. Porvoo: WSOY.
- Johannsen, W. 1926. *Elemente der Exakten Erblichkeitslehre*. Kolmas uudistettu painos. Jena: Gustav Fisher.
- Kimura, M. & Ohta, T. 1971. *Theoretical Aspects of Population Genetics*. Princeton: Princeton University Press.
- Kimura, M. 1983a. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217, 624–626.
- Kimura, M. 1983b. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. New York: Cambridge University Press.
- Lagerspetz, K. 1997. Eino Kaila – ”Kahden kulttuurin” silanrakentaja. *Tieteessä tapahtuu* 7/1997, 20–22.
- Lamarck, J.B. de 1809. *Philosophie zoologique*. Pariisi.
- Lucretius Carus, T. 1965. *Maailmankaikkeudesta*. Suomentanut Paavo Numminen. Porvoo, Helsinki: WSOY.
- Maxam, A.M. & Gilbert, W. 1977. A new method for sequencing DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 74, 560–564.
- Maynard Smith, J. 2000. *Evolutionary Genetics*. Toinen laitos. Oxford: Oxford University Press.
- Mayr, E. 2001. *What Evolution Is*. New York: Basic Books.
- Mayr, E. 2003. *Evoluutio*. Suomentanut Jani Kaaro. Helsinki: WSOY.
- Mendel, G. 1982. Kokeita kasviyhrideillä. Suomentanut Petter Portin. *Luonnon Tutkija* 86 (lisäniide), 1–21.
- Müller, G.B. 2007. Evo-devo extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics* 8, 943–949.
- Naito, K., Zhang, F., Tsukiyama, T. ja muut 2009. Unexpected consequences of a sudden and massive transposon amplification on rice gene expression. *Nature* 461, 1130–1135.
- Ohta, T. 1973. Slightly deleterious mutant substitutions in evolution. *Nature* 246, 96–98.
- Ohta, T. 2002. Near-neutrality in evolution of genes and gene function. *Proceedings of The National Academy of Sciences USA* 99, 16134–16137.
- Okasha, S. 2006. *Evolution and the Levels of Selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Pianka, E.R. 2000. *Evolutionary Ecology*. Kuudes laitos. San Francisco: Benjamin Cummings.
- Pigliucci, M. 2007. Do we need an Extended Evolutionary Synthesis? *Evolution* 61, 2743–2749.
- Portin, P. 2009. The elusive concept of the gene. *Hereditas* 146, 112–117.
- Prakash, S., Lewontin, R.C. & Hubby, J.L. 1969. A molecular approach to the study of genetic heterozygosity in natural populations. IV. Patterns of genetic variation in central, marginal and isolated populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 61, 841–858.
- Rolston, H. III. 2006. What is a gene? From molecules to metaphysics. *Theoretical Medicine and Bioethics* 27, 471–497.
- Sanger, F., Nicklen, S. & Coulson, A.R. 1977. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 74, 5463–5467.
- Schildt, G. 2000. Luku: Eino Kaila ja evoluutio-oppi, ss. 57–64 kirjassa: *Epäilyn lahja*. Suomentanut Raija Mattila. Keuruu, Helsinki: Otava.
- The International HapMap Consortium 2005. A haplotype map of the human genome. *Nature* 437, 1299–1320.
- Weismann, A. 1902. *Vorträge über Descendenztheorie*. Jena: Gustav Fisher.
- Wright, S. 1948. On the roles of directed and random changes in gene frequency in the genetics of natural populations. *Evolution* 2, 279–294.

Kirjoittaja on Turun yliopiston perinnöllisyystieteen professori (emeritus).