

Gregor Mendelin työn juuret ja hedelmät: 150 vuotta perinnöllisyden peruslakien keksimisestä

■ Petter Portin

Perinnöllisyystieteen isä, Sleesian saksalainen augustinolaismunkki Johan Gregor Mendel (1822–84), esitti silloisen Itävalta-Unkarin Brünnin (nykyisin Brno Tšekin tasavallassa) luonnontieteellisen yhdistyksen helmikuun ja maaliskuun 8:n päivän kokouksissa vuonna 1865 tuloksensa tarhaherneellä (*Pisum sativum*) tekemistään risteytyskokeista. Tulokset julkaistiin saman yhdistyksen julkaisusarjassa seuraavana vuonna (Mendel 1866). Kuten tunnettua, nämä tulokset, joihin sisältyvät perinnöllisyystieteen peruslait, jäivät vaille vaikutusta 35 vuoden ajaksi, kunnes niiden merkitys oivallettiin vuonna 1900. Tällöin kolme kasvitieteilijää julkaisi samanlaisia tuloksia tarhaherneellä ja muilla kasveilla tekemistään kokeista, minkä jälkeen perinnöllisyystiede alkoi voimakkaasti kehittyä ja on nyttemmin muodostunut yhdeksi aikamme johtavaksi tieteenalaksi, jonka vaikutukset ulottuvat kaikkiin yliopistollisiin tiedekuntiin ja yhteiskunnan kaikille aloille.

Kasvitieteilijät, jotka toivat Mendelin tutkimukset kaikkien biologien tietoon vuonna 1900, olivat saksalainen Carl Correns (1864–1933), hollantilainen Hugo de Vries (1848–1935) ja itävaltalainen Erich von Tschermak (1871–1962) ja he kaikki viittasivat Mendelin vuoden 1866 julkaisuun, de Vries kuitenkin vain alaviitteessä (Correns 1900a; De Vries 1900; Tschermak 1900). He myös antoivat Mendelille kunnian löydettyjen lainalaisuuksien löytämisestä, de Vries kuitenkin jälleen vasta Corrensin huomautettua häntä tästä (Correns 1900a). Puheena olevat lainalaisuudet, joita Corrensin ehdotuksesta alettiin kutsua Mendelin periytymislakeiksi tai -säännöiksi (Correns 1900a) muodostavat perinnöllisyystieteen eli genetiikan perustan.

On paljon keskusteltu siitä, miten itsenäisesti nämä kolme tutkijaa, Correns, De Vries ja von

Tschermak, löysivät perinnöllisyyslait ja miten hyvin he tunsivat etukäteen Mendelin työn; onhan tässä yhteydessä usein puhuttu Mendelin lakien ”uudelleen löytämisestä” (ks. esim. Corcos & Monaghan 1990, 1993). Correns ei tiennyt Mendelin kokeista ennen kuin ryhtyi tekemään omia kokeitaan. Mutta hän oli lukenut Mendelin artikkelin ennen kuin kirjoitti omansa, ja hänhän mainitsee Mendelin nimeltä jo työnsä otsikossa (Correns 1900a). De Vries puolestaan tutustui Mendelin työhön jo 1890-luvun lopulla ja jopa muokkasi omassa julkaisussaan käyttämänsä terminologiaa yhdenmukaiseksi tämän kanssa. Correns ja De Vries siis selvästi myös ymmärsivät täysin, mistä oli kysymys (Correns 1900b; Corcos & Monaghan 1985, 1987a, 1987b, 1987c). Tschermak sen sijaan kenties ei ymmärtänyt mendelismia lainkaan, ja hänen ansionsa perinnöllisyyslakien itsenäisenä löytäjänä on asetettu kyseenalaiseksi (Monaghan & Corcos 1986, 1987b).

Meillä vähemmän tunnettua on, että yhdysvaltalaiset tutkijat pitävät maanmiestään William J. Spillmania (1863–1931) neljäntenä perinnöllisyyslakien löytäjänä Mendelin jälkeen (Johnson 1948). Hän julkaisi periytymisen mekanismia koskevat, vehnällä tekemiensä risteytyskokeiden tulokset vuonna 1902 (Spillman 1902). Spillman on tämän lisäksi erityisesti ansioitunut maatalousekonomian perustajana sekä perinnöllisyystieteen soveltajana kasvinjalostuksessa.

Mihin Mendelin onnistuminen perustui, ja miksi hänet unohdettiin?

Koska periytymisen problematiikka on kiehtonut ihmisiä aina, ja kokeita sen selvittämiseksi tekivät mm. 1700-luvun lopussa saksalainen kasvitieteilijä Josef G. Kölreuter (1733–1806) ja 1800-luvun alussa niin ikään saksalaiset, bota-

nisti Karl F. von Gärtner (1772–1850) ja lakimies ja botanisti Max E. Wichura (1817–66), ranskalainen kasvitieteilijä Henri Lecoq (1802–1871) sekä englantilainen botanisti William Herbert (1778–1847), voidaan kysyä yhtäältä, miksi vasta Mendel onnistui ongelman ratkaisemisessa, ja toisaalta, miksi Mendelin tulokset jäivät vaille todellista merkitystä miespolven ajaksi.

Mendel (kuva 1) viittaa näihin kaikkiin, ja heistä ainakin Gärtnerillä oli huomattava vaikutus Mendeliin, koska hän mainitsee Gärtnerin 19 kertaa vuoden 1866 julkaisussa. Mendelin edeltäjistä kuitenkin Kölreuter oli merkittävin. Hänen moniosainen työnsä (Kölreuter 1761–66) oli aikanaan uusia uria aukova (Corcos & Monaghan 1993).

Tärkein syy siihen, että Mendel onnistui selvittämään perinnöllisyyden peruslait, oli se että Mendel oivalsi pelkistää periytymisen ongelman lajin sisäistä, vaihtoehtoista muuntelua koskevaksi. Aikaisemmat tutkijat olivat tehneet lajien välisiä risteytyksiä ja täten siis tutkineet liukuvaa muuntelua. Tällöin ominaisuuksien jakautuma jälkeläispolvissa muodostuu syistä, jotka Mendel selitti, niin kirjavaksi ja monimutkaiseksi, ettei mistään yleisistä, yksinkertaisista säännöistä voida päästä perille (Portin 2000).

Toinen syy Mendelin onnistumiseen oli se, että hän käsitteli aineistonsa matemaattisesti ja päätyi täsmällisiin ominaisuuksien jakautumissuhteisiin toisessa jälkeläispolvessa. Tämä oli tuohon aikaan täysin uutta biologiassa. Tilastomaattisia menetelmiä ei tuolloin vielä ollut, eikä Mendel siis voinut testata tilastollisesti, pitivätkö hänen olettamuksensa perintötekijöiden jakautumisesta ja uudelleen kombinaatiosta paikkansa. Sen sijaan hän teki olettamustensa testaamiseksi erityisiä testiristeytyksiä. Näissä samoin kuin tavallisissa risteytyksissä hän havaitsi jälkeläisten jakautumisessa niin lähellä teoreettisia odotusarvoja olevat lukusuhteet, ettei mitään epäilyksen sijaa jäänyt (Portin 2000).

Miksi sitten Mendelin tulokset ja ajatukset jäivät ilman todellista vaikutusta sukupolven ajaksi? Syitä on varmasti monia. Yksi syy on se, että Mendel julkaisi pienessä paikallisen yhdistyksen julkaisusarjassa, joka tosin levisi hyvin –

myös Helsinkiin. Niinpä tämä ei voi olla kovin painava syy, sillä ilmestyyppä tutkimus missä hyvänsä, se huomataan jos sen merkitys ymmärretään. Tosiasiassa Mendeliä siteerattiinkin vuosien 1866–1900 välisenä aikana kaikkiaan noin 20 kertaa, joista 11 koski herneitä (Monaghan & Corcos 1987a; Olby & Gautrey 1968). Siteeraukset käsittelivät kuitenkin risteyttämistä eikä lainkaan perinnöllisyyttä. Vain venäläinen Ivan Fedorovits Schmalhausen (1849–94) näyttää olleen ainoa, joka oli edes jotenkin jyvällä ja kommentoi pätevästi Mendelin työtä pro gradu -tutkielmassaan vuonna 1874 (Monaghan & Corcos 1987a). Sitten Mendelin tutkimus on käännetty ainakin kymmenelle eri kielelle – myös suomeksi (Portin 1982).

Mendel lähetti julkaisunsa tuon ajan merkittävimmälle kasvitieteilijälle, sveitsiläiselle Karl von Nägelille (1817–91). Tämä ei ymmärtänyt Mendelin työn käänteentekevyyttä, vaan kehotti häntä tekemään risteytyskokeita keltanoilla (*Hierarcium*), koska tämä kompleksinen kasvisuku kiinnosti kaikkia sen ajan botanisteja. Tähän Mendel ryhtyikin, mutta varmaan hänen pettymyksekseen tulokset eivät vastanneet herneillä saatuja (Mendel 1870). Syy tähän paljastui vasta paljon myöhemmin, kun keltanoiden todettiin lisääntyvän apomiktisesti ilman hedelmöitystä. Saattaa olla, että herne- ja keltanotöiden yhteensopimattomuus, jota Mendel ei siis itsekään pystynyt selittämään, oli yhtenä aiheena siihen, että hänen työnsä jäi vaille todellista merkitystä kokonaisen tutkijapolven ajaksi.

Sitkeästi elävä huhupuhe, jonka jatkamiseen valitettavasti olen itsekin syyllistynyt (Portin 2000) ja jonka mukaan Mendel olisi lähettänyt julkaisunsa myös Darwinille, eikä tämäkään olisi työn merkitystä ymmärtänyt, ei pidä lainkaan paikkaansa. Darwin-spesialistien käsitys on, että hän ei ollut edes saanut kopiota Mendelin julkaisusta, eikä kukaan näytä tietävän, mistä mainittu kuulopuhe on saanut alkunsa (<http://members.shaw.ca/mcfetridge/darwin.html>).

Toinen syy siihen, että Mendel jäi vaille oikeaa ymmärtämistä, oli ehkä se, että biologisen maailman mielenkiinto oli tuolloin keskittynyt evoluutioteoriaan Charles Darwinin julkaistua vuon-

na 1859 kirjansa lajien synnystä (Darwin 1859; Moore 2001). Brünnin luonnonhistoriallisen yhdistyksen sihteeri, professori Gustav von Niessl (1839–1919) vastustikin laatimissaan yhdistyksen vuosikertomuksissa kahdesti, nimittäin vuosina 1902 ja 1905 ilmaisua ”uudelleen löytäminen”. Hän kirjoitti:

Mendelin suorittamien pitkäaikaisten kokeiden tärkeät tulokset... eivät siihen aikaan olleet mitenkään tuntemattomia tai kätkössä. ...Hänen työnsä tunnettiin hyvin, mutta siihen aikaan vallinneiden muiden näkemysten vuoksi se pantiin sivuun. ...Mendel ei odottanut mitään parempaa, mutta kuulin hänen lausuvan puutarhassaan *Hierarcium*- ja *Circium*-viljelmien keskellä profeetalliset sanat 'aikani on tuleva'.

Niesslin lausunnon vahvistaa Määrin puutarhanviljely-yhdistyksen julkaisun muistokirjoitus vuonna 1884: ”Hänen kokeensa kasvihybrideillä ovat tosiasiaa aloittaneet uuden aikakauden, eikä se, mitä hän on tehnyt, koskaan tule unohtumaan.” (Gustafsson 1969).

Kolmas syy siihen, että Mendelin työtä ei ymmärretty, oli se, että monet biologit luultavasti katsoivat, ettei periytymisen mekanismia voitaisi ratkaista tuntematta perinnöllisen aineksen vaikutustapaa – ja tästähän Mendel ei mitään kirjoittanut. Neljäs ja tärkein syy ymmärtämättömyyteen oli se, että Mendel kerta kaikkiaan oli aikaansa edellä. Hänen keksimänsä perintötekijät, joita nyt kutsumme geneiksi, jäivät täysin abstraktisiksi. Mendelin käyttämän kirjainsymboliin perustuvan esitystavan ja tilastomatematiikan otteen on täytynyt olla 1800-luvun biologeille täysin outoa. Vaikka hänen matematiikkansa ei ole lainkaan vaikeaa, piti moni aikalaisista Mendelin metodia varmaan biologiaan kokonaan soveltumattomana (Portin 2000; Moore 2001). Kuitenkin juuri Mendelin tavoin on meneteltävä luotaessa periytymisteoriaa. Vuonna 1900 tunnettiin jo kromosomit, joista saatiin konkreettinen aineellinen perusta perintötekijöille ja perinnöllisyystiede alkoikin kehittyä ripeästi. Tähän mennessä biologit olivat myös jo oppineet soveltamaan matematiikkaa tutkimuksissaan.

Perinnöllisyystieteen synty autonomisena tieteenalana

Mendelin mukaan yksilön perintötekijät esiintyvät pareina, jotka muodostuvat isän ja emon puolelta peritystä tekijästä. Mendelin periytymissäätöjä, joita hän ei itse varsinaisesti formuloinut, on kaksi: Mendelin ensimmäinen sääntö eli segregaatiosääntö tai lohkeamissääntö ja Mendelin toinen sääntö eli vapaan kombinaation sääntö. Segregaatiosääntö mukaan isän ja emon puoleiset perintötekijät lohkeavat hybridin muodostaessa sukupuolisoluja puhtaina erilleen ja siirtyvät sellaisina hybridin sukupuolisoluihin. Toisin sanoen isän ja emon puoleiset perintötekijät eivät sekoitu keskenään. Hybridin jokaiseen sukupuolisoluun tulee siis yksi kappaale, joko isän tai emon puoleinen, kutakin perintötekijää. Vapaan kombinaation sääntö puolestaan sanoo, että lohkeamisen tapahtuessa kukin perintötekijäpari käyttäytyy toisista pareista riippumattomasti. Tämä tarkoittaa sitä, että hybridin muodostaessa sukupuolisoluja, perintötekijät menevät niihin yhtä hyvin niinä kombinaatioina kuin tulivatkin sekä uusina kombinaatioina. Vanhoja ja uusia kombinaatioita muodostuu siis hybridin sukupuolisoluihin yhtä paljon.

Ajatus perintötekijöiden lohkeamisesta puhtaina erilleen toisistaan poikkeaa ratkaisevasti aikaisemmasta niin sanotusta sekoittumisteoriasta, jonka mukaan perinnöllinen materiaali olisi nestemäistä ja isän ja emon puoleinen aines sekoittuisivat hybridissä. Sekoittumisteoria on peräisin Hippokrateelta (n. 460 – n. 377 eaa.) ja Aristoteleelta (384–322 eaa.) antiikin Kreikasta. He itse asiassa ajattelivat, että perintöaines on verta, mikä ajattelutapa ilmenee kielessämme edelleen sellaisissa ilmaisuissa kuin ”veren perintö”, ”lämmilverinen”, ”aateliveri” ja ”hurriveri” tai ”se on minulla verissä”. Aristoteleen mukaan siemenneste on aivoissa ”kiehunutta” verta ja se antaa muodon sikiölle, joka alkaa kehittyä verestä, joka muutoin olisi poistunut kohdusta kuukautisvuotona (Nordenskiöld 1927; Zirkle 1951; Portin 1967).

Sekoittumisteoria säilyi vallitsevana ajattelutapana Klaudius Galenoksen (n. 130–201) auk-

toriteetin turvin hyvin pitkään, niin että vielä nykyaikaisen evoluutioteorian luoja Charles Darwinin (1809–82) ajatteli sen mukaisesti (Darwin 1868). Teoria on kuitenkin kohtalokas evoluutioteorialle, koska sen mukaan perinnöllisen muuntelun määrä pienenee aina puoleen joka sukupolvessa, ja lopulta muuntelu häviää kokonaan. Erityisen kohtalokas sekoittumisteoria on Darwinin valintaopin kannalta; jos nimittäin jokin perinnöllinen piirre pyrkisi valinnan ansiosta runsastumaan, se kuitenkin saman tien vähenisi perintöaineksen sekoittumisen johdosta. Kun Darwinin aikalaiskritikko, englantilainen insinööritaidon professori Fleming Jenkin (1833–85), huomautti hänelle tästä pulmasta, Darwin oli pakotettu ajattelemaan, että jokaisessa sukupolvessa syntyy täysin uutta muuntelua yhtä paljon kuin sitä sekoittumisen takia häviää.

Mendelin luoma periytymisteoria, teoria erillisistä kappalemaisista perintötekijöistä, jotka eivät sekoitu toisiinsa, on nimeltään korpuskulaarinen periytymisteoria (lat. *corpusculum* = hiukkanen, pieni kappale). Vaikka Mendel puhuikin tässä yhteydessä *elementeistä*, on selvää, että hän ajatteli perinnöllisen materiaalin koostuvan itsenäisistä ja jakamattomista, siis atomaarisista tekijöistä tai faktoreista, joita nykyisin kutsutaan geeneiksi. Tämä käy ilmi ennen kaikkea siitä, että hän kautta koko julkaisunsa käyttää perintötekijöistä abstrakteja kirjainsymboleja – muuten tapa, joka on edelleen käytössä.

Korpuskulaarinen periytymisteoria, oppi atomaarisista perintötekijöistä, pohjautuu sekini antiikin Kreikasta peräisin olevaan yleiseen atomioppiin. Sen kehitti filosofi Demokritos (n. 460 – n. 377 eaa.) yhdessä toisen filosofin, Leukipoksen (400-luku eaa.) kanssa. Opin mukaan kaikki aine koostuu katoamattomista, jakamattomista ja ikuisesti muuttumattomista hiukkasista, joita Demokritos kutsui nimellä *atomos*, ”jakamaton”.

Evoluutioteorian kannalta korpuskulaarinen periytymisteoria on tärkeä. Päinvastoin kuin sekoittumisteorian mukaisessa perinnöllisyydessä, korpuskulaarisessa periytymisessä geneettisen muuntelun määrä säilyy samana sukupolvesta toiseen, ellei mikään muu voima



Kuva 1. Gregor Mendel (1822–84) 40-vuotiaana. Muotokuva tunnetaan nimellä ”Komea Mendel”.

kuin sattumanvarainen pariutumisen vaikutta (kuva 2). Tämä on Hardy ja Weinbergin tasapainolain nimellä tunnettu säännönmukaisuus, jonka englantilainen matemaatikko Godfrey H. Hardy (1877–1947) ja saksalainen lääkäri Wilhelm Weinberg (1862–1937) löysivät toisistaan riippumatta vuonna 1908, ja joka muodostaa populaatiogenetiikan perustan (Hardy 1908; Weinberg 1908).

Periytymissääntöjen jäsentyminen osaksi biologiaa merkitsi perinnöllisyystieteen itsenäistymistä autonomisena tieteenä. Jo ennen vuotta 1900 oli pitkältä ajalta kertynyt paljon yksittäistä fakta-aineistoa perinnöllisyydestä, mutta sitä ei ollut koskaan aikaisemmin järjestetty yhtenäiseksi ja johdonmukaiseksi systeemiksi. Nyt Mendelin säännöt tarjosivat periaatteen, jonka pohjalta systematisointi saattoi onnistua ja voitiin suunnitella kokeita teorian testaamiseksi.

Perinnöllisyystieteen kehitystä Mendelin jälkeen voidaan pitää malliesimerkkinä tieteen johdonmukaisesta kehityksestä, joka kulkee ongelmasta sen ratkaisuun, siitä seuraavaan ongelmaan ja sen ratkaisuun ja niin edelleen.

Genetiikka on vuorovaikutuksessa kaikkien muiden biologisten tieteiden ja biokemian kanssa sekä sillä on biotieteiden joukossa suunnilleen sama asema kuin teoreettisella fysiikalla eksaktien luonnontieteiden joukossa.

Perinnöllisyyden aineellisen perustan selvittäminen

Hyvä esimerkki genetiikan johdonmukaisesta kehittämisestä on perinnöllisyyden aineellisen perustan löytyminen. Ensimmäisinä vuosina 1902–04 syntyi periytyminen kromosomiteoria, jonka mukaan geenit sijaitsevat solun tumassa kromosomissa aivan spesifisissä paikoissa ja joka teoria varmennettiin 1900-luvun alkukymmeninä.

Kromosomiteorian kanssa osaksi rinnakkain syntyi myös periytyminen DNA-teoria, jonka mukaan geenit ovat kemialliselta luonteeltaan deoksiribonukleinihappoa eli DNA:ta. Tämän teorian eräänlaisena huipentumana voidaan pitää DNA:n rakenteen selvittämistä vuonna 1953. Olen aikaisemmin kirjoittanut tässä lehdessä sekä kromosomiteorian että DNA-teorian kehityksestä (Portin 2004; 2013), joten tässä keskityn näiden teorioiden tarkasteluun mendelisin kannalta.

Periytyminen kromosomiteoria

Samana vuonna 1866 jolloin Mendel julkaisi käänteentekevänsä tutkimuksensa, ilmestyi myös saksalaisen biologin, lääkärin ja filosofin Ernst Haeckelin (1834–1919) suurteos *Generelle Morphologie*. Siinä hän esitti johtopäätöksen, jonka mukaan tuma on se solun osa, joka vastaa periytymisestä (Haeckel 1866). Vuosina 1866–1900, jolloin Mendelin työ oli käytännöllisesti katsoen unohduksissa, soluoppi kehittyi suuresti. Useiden, lähinnä eurooppalaisten, tutkijoiden työn tuloksena löydettiin kromosomit ja niiden käyttäytyminen tumanjakautumisen, mitoosin ja meioosin aikana kuvattiin samoin kuin niiden merkitys hedelmöityksessä (Sturtevant 1951). Kromosomien havaittiin esiintyvän pareina ja niiden lukumäärän oivallettiin olevan lajikohtainen ominaisuus. Niiden merkitys periytymisessä alkoi hahmottua. Vuonna 1900, jolloin Mendelin tutkimus pääsi unohduksista päivän-

valoon, ilmestyi amerikkalaisen eläintieteilijän ja geneetikon Edmund B. Wilsonin (1856–1939) kuuluisan oppikirjan *The Cell* toinen laitos, joka osoitti, että tiedot mitoosista ja hedelmöityksestä olivat niin kehittyneitä, että niihin voitiin perustaa genetiikan soluopillinen tulkinta. Sen sijaan tärkeä tietämys meioosista eli sukupuolisolujen kypsymsjakautumisesta oli vielä puutteellista (Sturtevant 1951).

Tämä aukko soluoppia koskevissa tiedoissa alkoi pian täyttyä kun yhdysvaltalaiset T. H. Montgomery Jr. ja William A. Cannon osoittivat emon ja isän puoleisten kromosomien liittyvän yhteen meioosin kuluessa ja muodostavan nykyisin bivalenteiksi kutsuttuja rakenteita (Montgomery 1901; Cannon 1902).

Periytyminen kromosomiteorian loivat tämän jälkeen vuosina 1902–04 saksalainen biologi Theodor H. Boveri (1862–1915) ja yhdysvaltalainen geneetikko ja lääkäri Walter S. Sutton (1877–1916) (Boveri 1902, 1903, 1904; Sutton 1902, 1903).

Boveri (1902) havaitsi, että *Paracentrotus lividus* -nimisen merisiilin eri kromosomit ovat laadultaan erilaisia, ja että yksilönkehityksen kannalta olennaista on tietty kromosomien valikoima eikä pelkkä lukumäärä. Lisäksi hän onnistui osoittamaan *Ascaris megalocephala* -nimisellä suolinkaisella, että kromosomeilla on jatkuvuus, toisin sanoen ne säilyvät samanlaisina solusukupolvesta toiseen (Boveri 1903). Nämä Boverin havaitsemat kromosomien ominaisuudet, jotka hän kokosi yhteen vuonna 1904 ilmestyneessä teoksessaan (Boveri 1904), ovat perinnöllisen materiaalin välttämättömiä ominaisuuksia.

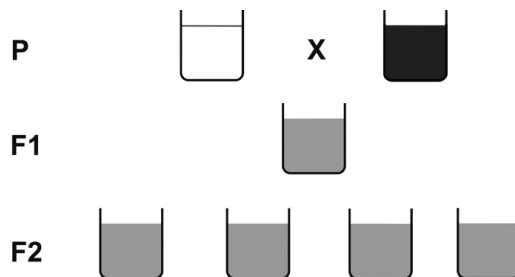
Sutton (1902, 1903) puolestaan osoitti tutkimuksissaan, jotka koskivat *Brachystola magna* -nimisen heinäsiirran spermatogeneesiä, että kromosomien käyttäytyminen meioosin aikana selittää jännöksettömästi Mendelin säännöt, segregaatiosäännön ja vapaan kombinaation säännön.

Ensimmäinen tutkija, joka osoitti tietyn periytyvän ominaisuuden ja tietyn kromosomin yhteyden, oli yhdysvaltalainen biologi Clarence E. McClung (1870–1946), joka ehdotti, että X-kromosomi liittyy sukupuolen määräyty-

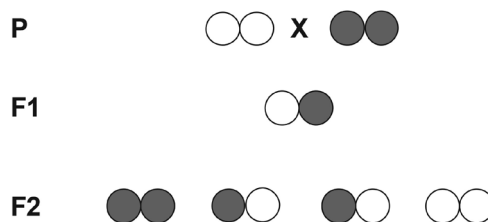
miseen (McClung 1901, 1902). Voimakkaan tuen kromosomiteoria sai, kun yhdysvaltalainen eläintieteilijä, geneetikko ja sytologi Eleanor Carothers (1882–1957) osoitti varmuudella eräällä heinäsiirkkalajilla kromosomien vapaan kombinoitumisen meioosissa (Carothers 1913).

Periytyminen kromosomiteorian todisti lopullisesti oikeaksi yhdysvaltalainen geneetikko ja embryologi Thomas Hunt Morgan (1866–1945) työryhmineen 1910-luvun kuluessa (Morgan 1919, 1926; Morgan ym. 1915). Hän otti perinnöllisyystieteen tutkimuskohteeksi banaanikärpäsen (*Drosophila melanogaster*), ja hänen kanssaan Columbia yliopiston kuuluisassa kärpäshuoneessa (*fly room*) New Yorkissa työskentelivät Calvin Blackman Bridges (1889–1938), Theodosius Dobzhansky (1900–75), Hermann Joseph Muller (1890–1967), Theophilus S. Painter (1889–1969) ja Alfred Henry Sturtevant (1891–1970).

Aluksi Morgan itse selitti banaanikärpäsen valkoisen silmänvärin sukupuoleen kytkeytyneen periytyminen olettamalla, että vastaava geeni sijaitsee X-kromosomissa (Morgan 1910, 1911). Pian sen jälkeen Sturtevant laati ensimmäisen relatiivisen geenikartan, joka esittää geenien geneettiset kytkentäetäisyydet kromosomissa. Hän pystyi kartoittamaan kuusi banaanikärpäsen X-kromosomissa sijaitsevaa geeniä lineaariseen järjestykseen (Sturtevant 1913). Relatiivisen geenikartan lineaarisuus oli voimakas todiste – joskin epäsuora – kromosomiteorian puolesta, koska myös kromosomin varsinainen fysikaalinen rakenne on lineaarinen. Ensimmäinen suora todiste saatiin kun Bridges osoitti, että tiettyä banaanikärpäsen X-kromosomin geenien poikkeuksellista käyttäytymistä meioosissa, nimittäin niiden nondisjunktioita, vastasi X-kromosomien nondisjunktio (Bridges 1914, 1916). Nondisjunktio on poikkeus Mendelin segregaatiosäännöstä. Bridgesin työ itse asiassa todisti kromosomiteorian oikeaksi; näin siis poikkeus vahvistaa säännön. Lisää suoria todisteita periytyminen kromosomiteorian puolesta saatiin kun Morganin oppilaat pystyivät osoittamaan monien banaanikärpäsen geenien tarkat sijainnit kromosomeissa. Tulosten



KORPUSKULAARINEN PERIITYMISTEORIA



Kuva 2. Periytyminen sekoittumisteorian ja korpuskulaarisen teorian mallit. Sekoittumisteorian mukaisesti muuntelu puolittuisi jokaisessa sukupolvessa. Korpuskulaarisen teorian mukaan taas muuntelun määrä säilyy samana sukupolvesta toiseen.

yhteenveto esitettiin kahdessa laajassa kirjassa (Morgan 1926; Morgan ym. 1915), joissa osoitettiin, että kromosomiteoria selittää Mendelin säännöt jäännöksettömästi.

Periytyminen DNA-teoria

DNA:n kemiallisena aineena sinänsä löysi sveitsiläinen biokemisti Friedrich Miescher (1844–95) vuonna 1869, siis samoihin aikoihin kuin Mendel julkaisi perinnöllisyysääntönsä. Ensiksi DNA, jota Miescher vielä kutsui *nukleiiniksi*, löytyi ihmisen valkosolujen tumista (Miescher 1871) ja sitten aikaisempaa puhtaampana Reinin lohen maidista (Miescher 1874). Kirjeessään sedälleen vuonna 1892 Miescher esitti jopa ajatuksen, että DNA voisi liittyä perinnöllisyyteen (Judson 1996, s. 12).

Vähän Miescherin havaintojen jälkeen, vuosina 1885–1901, saksalainen biokemisti Albrecht

Kossel (1853–1927) havaitsi, että nukleiini – siis DNA – on osa kromatiinia, materiaalia, josta kromosomit muodostuvat. Lisäksi hän havaitsi, että nukleiinien ohella kromosomit koostuvat erilaisista proteiineista (Olby 1994; Portugal & Cohen 1977).

Ensimmäiset viitteet siitä, että kromosomien DNA-komponentti pikemmin kuin proteiini-komponentti muodosti geneettisen materiaalin, saatiin useilla eri eliöillä tehdyistä mutaatiotutkimuksista. Niissä havaittiin, että ultraviolettisäteily aiheuttaa eniten mutaatioita aallonpituudella, joka vastaa DNA:n absorptiomaksimia (Portin 2013).

Varsinaiset todisteet periytymisen DNA-teorian puolesta saatiin bakteerien transformatioilmioista, jonka englantilainen bakteriologi Frederick Griffith (1877–1941) löysi pneumokokkibakteereilla vuonna 1928 (Griffith 1928). Transformaatiossa tietyn bakteerikannan solut muuttuvat perinnöllisesti tietyn toisen kannan solujen kaltaisiksi. Tekijää, joka tämän aiheuttaa, Griffith kutsui transformoivaksi tekijäksi (engl. *transforming principle*).

Kun ensin oli pystytty eri tutkijoiden toimesta osoittamaan, että soluton uute voi aiheuttaa transformaaion, onnistuivat yhdysvaltalaiset tutkijat Oswald T. Averyn (1877–1955) johdolla vuonna 1944 eristämään soluttomasta uutteesta Griffithin transformoivan tekijän, aineen joka riitti aiheuttamaan transformaaion. Tämä aine oli DNA (Avery ym. 1944), ja havainnon täytyi merkitä sitä, että geenit ovat DNA:ta.

Averyn ryhmän havainto ei kuitenkaan vielä vakuuttanut koko tiedeyhteisöä, vaan monet uskoivat ryhmän preparaateissa olleen proteiineja epäpuhtautena, ja he ajattelivat vain proteiineilla voivan olla sellainen spesifisyys, joka geneettiseltä materiaalilta edellytetään. Vasta vuonna 1952 yhdysvaltalaisen geneetikkojen Alfred D. Hershey (1908–97) ja Martha Chasen (1927–2003) tekemät kokeet vakuuttivat koko tiedeyhteisön siitä, että geenit ovat DNA:ta. He osoittivat T2-viruksella, että tämän bakteriofagin lisääntymisestä vastaa sen DNA- eikä proteiini-komponentti (Hershey & Chase 1952).

Erittäin tärkeitä periytymisen DNA-teorian

kehityksen kannalta olivat itävaltalaisen biokemistin Erwin Chargaffin (1905–2002) ja hänen työryhmänsä tutkimukset 1940- ja 1950-luvun taitteessa. He pystyivät osoittamaan DNA:n spesifisyyden ja sen, että DNA:n emäsosien pituisuudet olivat erilaiset eri lajeissa, mutta samat saman lajin eri kudoksissa (Chargaff 1950, 1951; Chargaff ym. 1949). Kaikkein tärkein löytö oli nytemmin Chargaffin säännöksi kutsuttu lainalaisuus, joka koskee DNA:n emäsosien runsaussuhteita ja pätee kaikissa lajeissa (Chargaff ym. 1949). Säännön mukaan DNA:ssa on aina yhtäältä yhtä monta prosenttia adeniinia (A) ja tymiiniä (T) ja toisaalta yhtä monta prosenttia sytosiinia (C) ja guaniinia (G).

Vihdoin vuonna 1953 amerikkalainen geneetikko James D. Watson (s. 1928) ja englantilainen molekyylibiologi ja fyysikko Francis H. C. Crick (1916–2004) ratkaisivat DNA:n rakenteen (Watson & Crick 1953a) ja selittivät rakenteen geneettiset implikaatiot (Watson & Crick 1953b). Heidän kuuluisa kaksoiskierremallinsa perustuu yhtäältä Chargaffin biokemiallisiin tutkimuksiin ja toisaalta englantilaisten biofysiikkojen Maurice H. F. Wilkinsin (1916–2004) työryhmineen sekä Rosalind E. Franklinin (1920–58) ja Raymond G. Goslingin (s. 1926) tekemiin röntgenkristallografiisiin töihin (Wilkins ym. 1953; Franklin & Gosling 1953).

Watsonin ja Crickin malli selittää geneettiseltä materiaalilta vaadittavat ominaisuudet. Ensinnäkin malli selittää niin sanotun emäsparisäännön avulla geneettisen materiaalin kyvyn kahdentua ja samalla emäsparisääntö selittää Chargaffin säännön. Toiseksi malli selittää geneettisen materiaalin spesifisyyden, siis geenien laadun. Kolmanneksi malli selittää geneettisen materiaalin kyvyn sisältää informaatiota. Ja vielä neljänneksi malli selittää geenien kyvyn muuttua eli kokea mutaatioita. Näin olivat Gregor Mendelin vuonna 1865 postuloimat faktorit, perintötekijät, joita hän kutsui *elementeiksi* ja jotka silloin jäivät abstrakteiksi, saaneet lopullisen aineellisen vahvistuksen. Lisäksi tästä keksinnöstä alkoi molekyyli-genetiikan voimakas ja yhä jatkuva kehitys.

Mendelin työn uusimmat hedelmät

Mendelin vuonna 1865 löytämien perinnöllisyyslakien merkityksen oivaltamisesta vuonna 1900 alkanut genetiikan voimakas ja johdonmukainen kehitys jatkuu edelleen. Yhtenäsen tähänastisena kulminaationa voidaan pitää ihmisen perimän eli genomien koko molekyläärisen rakenteen julkaisemista ensinnä luonnoksena helmikuussa 2001 (International Human Genome Sequencing Consortium 2001; Venter ym. 2001) ja lopullisessa muodossaan lokakuun 24. päivänä 2004 (International Human Genome Sequencing Consortium 2004). Tämän jälkeen on johdonmukaisesti ryhdytty selvittämään genomimme eri osien biologisia tehtäviä. Tätä tutkimushanketta toteuttamaan perustettiin syyskuussa 2003 erityinen ENCODE-konsortio (**Encyclopedia Of DNA Elements**) (<https://www.genome.gov/encode/>), jonka tarkoituksena on identifioida ihmisen perimän kaikki toiminnalliset elementit. Aluksi analysoitiin pilotti-hankeena vain pieni osa, 1 prosentti, genomista (The ENCODE Project Consortium 2007), mutta jo vuonna 2012 päästiin varsin kattavaan genomien kuvaukseen (The ENCODE Project Consortium 2012). Mielenkiintoisin tulos ENCODE-projektissa on tähän mennessä ollut se, että, päinvastoin kuin oli aikaisemmin ajateltu, valtaosa genomista on toiminnallista. Se osa genomista, jota ennen sanottiin tilke- tai roska-DNA:ksi (engl. *junk DNA*), vastaakin erilaisista säätelytehtävistä, eikä perimässämme todennäköisesti ole lainkaan mitään ylimääräistä tarpeetonta materiaalia (Pennisi 2012).

Aivan äskettäin on myös julkaistu ensimmäinen luonnos ihmisen proteomista eli eri geenien tuottamista proteiineista eri kudoksissa (Kim ym. 2014; Wilhelm ym. 2014). Viimeisin virsantapylvä perimämme tutkimuksessa on ihmisen, banaanikärpösen ja *Caenorhabditis elegans*-nimisen sukkulamadon geneettisen transkription tuotteiden sekä transkription säätelyn laajamittainen vertailu (Muerdter & Stark 2014 ja siinä olevat viitteet). (*Caenorhabditis elegans* on banaanikärpösen ohella genetiikan perustutkimuksen tärkein koe-eläin).

Mendel, joka löysi genetiikan perusteet

150 vuotta sitten, on yksi ihmiskunnan suurista neroista ja 1800-luvulla esiin murtautuneen rationaalisen ajattelutavan luoja. Häntä meidän on kiittäminen perinnöllisyystieteestä, jonka sovelluksista saamme tänä päivänä niin runsain mitoin nauttia, puhumattakaan tämän tieteen suurenmoisen kauniista rakenteesta, jossa luonnon ilmiöiden yleinen viehättävyys yhtyy suureen täsmällisyyteen.

Kirjallisuus

- Avery, O. T., MacLeod, C. M. & McCarty, M. 1944. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of Pneumococcal types. Induction of transformation by a deoxyribonucleic acid fraction isolated from Pneumococcus type III. *Journal of Experimental Medicine* 79: 137–159.
- Boveri, T. 1902. Über mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns. *Verhandlungen der Physikalisch-Medizinische Gesellschaft zu Würzburg N.F.* 35: 60–90.
- Boveri, T. 1903. Über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft zu Würzburg* 13: 10–33.
- Boveri, T. H. 1904. *Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns.* Gustav Fischer, Jena.
- Bridges, C. B. 1914. Direct proof though non-disjunction that the sex-linked genes of *Drosophila* are born by the X-chromosome. *Science* 40: 107–109.
- Bridges, C. B. 1916. Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. *Genetics* 1: 1–52 ja 107–163.
- Cannon, W. A. 1902. A cytological basis for the Mendelian laws. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 29: 657–661.
- Carothers, E. 1913. The Mendelian ratio in relation to certain Orthopteran chromosomes. *Journal of Morphology* 24: 487–511.
- Chargaff, E. 1950. Chemical specificity of nucleic acids and mechanism of their enzymatic degradation. *Experientia* 6: 201–209.
- Chargaff, E. 1951. Structure and function of nucleic acid as cell constituent. *Federation Proceedings* 10: 654–659.
- Chargaff, E., Vischer, E., Doniger, R., Green, C. & Misani, F. 1949. The composition of the desoxyribose nucleic acid of thymus and spleen. *Journal of Biological Chemistry* 177: 405–416.
- Corcos, A. F. & Monaghan, F. V. 1990. Mendel's work and its rediscovery: A new perspective. *Critical Reviews in Plant Sciences* 9: 197–212.
- Corcos, A. F. & Monaghan, F. V. 1985. Role of de Vries in the rediscovery of Mendel's paper. I. Was de Vries really an independent discoverer of Mendel? *Journal of Heredity* 76: 187–190.
- Corcos, A. F. & Monaghan, F. V. 1987a. Role of de Vries in the rediscovery of Mendel's paper. II. Did de Vries really understand Mendel's paper? *Journal of Heredity* 78: 275–276.
- Corcos, A. F. & Monaghan, F. V. 1987b. Correns, an independent discoverer of Mendelism? I. An historical note. *Journal of Heredity* 78: 330.
- Corcos, A. F. & Monaghan, F. V. 1987c. Correns, an independent discoverer of Mendelism? II. Was Correns a

- real interpreter of Mendel's paper? *Journal of Heredity* 78:404–405.
- Corcos, A. F. & Monaghan, F. V. 1993. *Gregor Mendel's Experiments on Plant Hybrids: A Guided Study By Gregor Mendel*. Rutgers University Press, New Brunswick.
- Correns, C. 1900a. G. Mendels Regel Über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 18: 158–168.
- Correns, C. 1900b. Gregor Mendel's Versuche über Pflanzen-Hybriden und die Bestätigung ihrer Ergebnisse durch die neuesten Untersuchungen. *Botanische Zeitung* 58: 229–235.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by means of Natural Selection or the Preservation of favoured races in the Struggle for Life*. John Murray, Lontoo.
- Darwin, C. 1868. *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. John Murray, Lontoo.
- de Vries, H. 1900. Sur la loi de disjonction des hybrides. *Comptes Rendus de l' Academie des Sciences Paris* 130: 845–847.
- Franklin, R. E. & Gosling, R. G. 1953. Molecular structure of nucleic acids. Molecular configuration in sodium thymonucleate. *Nature* 171: 740–741.
- Griffith, F. 1928. Significance of pneumococcal types. *Journal of Hygiene* 27: 113–159.
- Gustafsson, Å. 1969. The life of Gregor Johann Mendel – tragic or not? *Hereditas* 62: 239–258.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen: allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von C. Darwin reformirte Decendenz-Theorie*. Georg Reimer, Berliini.
- Hardy, G. H. 1908. Mendelian proportions in a mixed population. *Science* 28: 49–50.
- Hershey, A. D. & Chase, M. 1952. Independent functions of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage. *Journal of General Physiology* 36: 39–56.
- International Human Genome Sequencing Consortium. 2001. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature* 409: 860–921.
- International Human Genome Sequencing Consortium. 2004. Finishing the euchromatic sequence of the human genome. *Nature* 431: 931–945.
- Johnson, L. P. V. 1948. Dr. W. J. Spillman's discoveries in genetics. An evaluation of his pre-Mendelian experiments with wheat. *Journal of Heredity* 39: 247–252.
- Judson, H. F. 1996. *The Eighth Day of Creation. Markers of the Revolution in Biology*. Expanded Edition. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor.
- Kim, M.-S, Pinto, S. M., Getnet, D., Nirujogi, R. S. ym. 2014. A draft map of the human proteome. *Nature* 509: 575–581.
- Kölreuter, J. G. 1761–1766. *Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen, nebst Fortsetzungen 1–3*. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- McClung, C. E. 1901. Notes on the accessory chromosomes. *Anatomischer Anzeiger* 20: 220–226.
- McClung, C. E. 1902. The accessory chromosome – sex determinant? *Biological Bulletin* 3: 43–84.
- Mendel, G. 1866. Versuche über Pflanzenhybriden. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn* 4: 3–47.
- Mendel, G. 1870. Über einige aus künstlichen Befruchtung gewonnen Hieracium-Bastarde. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn* 8: 26–31.
- Miescher, F. 1871. Über die chemische Zusammensetzung der Eiterzellen. *Hoppe-Seyler's medizinisch-chemische Untersuchungen* 4: 441–460.
- Miescher, F. 1874. Das Protamin, eine neue organische Basis aus den Samenfäden des Rheinlachs. *Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft* 7: 376–179.
- Monaghan, F. V. & Corcos, A. F. 1986. Tschermak: a nondiscoverer of Mendelism. I. An historical note. *Journal of Heredity* 77: 468.
- Monaghan, F. V. & Corcos, A. F. 1987a. Reexamination of the fate of Mendel's paper. *Journal of Heredity* 78: 116–118.
- Monaghan, F. V. & Corcos, A. F. 1987b. Tschermak: a nondiscoverer of Mendelism. II. A critique. *Journal of Heredity* 78: 208–210.
- Montgomery, T. H., Jr. 1901. A study of the chromosomes of the germ-cells of Metazoa. *Transactions of the American Philosophical Society* 20: 154–238.
- Moore, R. 2001. The "rediscovery" of Mendel's work. *Bio-scene* 27: 13–24.
- Morgan, T. H. 1910. Sex limited inheritance in *Drosophila*. *Science* 32: 120–122.
- Morgan, T. H. 1911. The application of the conception of pure lines to sex-limited inheritance and to sexual dimorphism. *American Naturalist* 45: 65–78.
- Morgan, T. H. 1919. *The physical basis of heredity*. Yale University Press, New Haven, USA.
- Morgan, T. H. 1926. *The Theory of the Gene*. Yale University Press, New Haven, USA.
- Morgan, T. H., Sturtevant, A. H., Muller, H. J. & Bridges, C. B. 1915. *The Mechanism of Mendelian Hredity*. Henry Holt, New York.
- Muerdter, F. & Stark, A. 2014. Hiding in plain sight. *Nature* 512: 374–375.
- Nordenskiöld, E. 1927. *Biologian historia yleiskatsauksellisesti esitettyinä. I. Vanhimmista ajoista 1700-luvun alkuun*. Suom. T. J. Hintikka. WSOY, Porvoo.
- Olby, R. & Gautrey, P. 1968. Eleven references to Mendel before 1900. *Annals of Science* 24: 7–20.
- Olby, R. C. 1994. *The Path to Double Helix: The Discovery of DNA*. Dover Publications, Mineola.
- Pennisi, E. 2012. ENCODE project writes eulogy for junk DNA. *Science* 337: 1159–1161.
- Portin, P. 1967. Antiikin filosofien käsityksiä perinnöllisyydestä. *Turun Ylioppilas XIV*: 34–41.
- Portin, P. 1982. Kokeita kasvihybrideillä. Suomenmies Gregor Mendelin klassillisesta julkaisusta Versuche über Pflanzenhybriden – Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn IV, 1865: 3–47 (1866). *Luonnon Tutkija*, lisäände.
- Portin, P. 2000. Mihin perustui Mendelin onnistuminen – ja miksi hänet unohdettiin perinnöllisyytlakien löytäjänä? *Tieteessä tapahtuu* 19, (8): 24–26.
- Portin, P. 2004. Periytymissen kromosomiteoria satavuotias. *Tieteessä tapahtuu* 22, (2): 39–41.
- Portin, P. 2013. Biologian käännekohta: DNA:n rakenteen keksimisestä 60 vuotta. *Tieteessä tapahtuu* 31, (3): 3–10.
- Portugal, E. H. & Cohen, J. S. 1977. *A Century of DNA*. MIT Press, Cambridge Ma.
- Spillman, W. J. 1902. Quantitative studies on the transmission of parental characters to hybrid offspring. *USDA Experimental Station Bulletin* 115: 88–98.
- Sturtevant, A. H. 1913. The linear arrangement of six sex-linked factors in *Drosophila*, as shown by their mode of association. *Journal of Experimental Zoology* 14: 43–59.
- Sturtevant, A. H. 1951. The relation of genes and chromo-

- somes. Teoksessa *Genetics in the 20th Century*, s. 101–110. Toimittanut L. C. Dunn. MacMillan, New York.
- Sutton, W. S. 1902. On the morphology of the chromosome group in *Brachystola magna*. *Biological Bulletin* 4: 24–39.
- Sutton, W. S. 1903. The chromosomes in heredity. *Biological Bulletin* 4: 231–251.
- The ENCODE Project Consortium. 2007. Identification and analysis of functional elements in 1 % of the human genome by the ENCODE pilot project. *Nature* 447: 799–816.
- The ENCODE Project Consortium. 2012. An integrated encyclopedia of DNA elements in the human genome. *Nature* 489: 57–74.
- Tschermak, E. 1900. Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. *Zeitschrift für das Landwirtschaftliche Versuchswesen Oesterreich* 3: 465–555.
- Venter J. C. ja 275 muuta tekijää. 2001. The sequence of the human genome. *Science* 291: 1304–1351.
- Watson, J. D. & Crick, F. H. C. 1953a. Molecular structure of nucleic acids. A structure for deoxyribose nucleic acid. *Nature* 171: 737–738.
- Watson, J. D. & Crick, F. H. C. 1953b. Genetic implications of the structure of deoxyribonucleic acid. *Nature* 171: 964–967.
- Weinberg, W. 1908. Über den Nachweis der Vererbung beim Menschen. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg* 64: 368–382.
- Wilhelm, M., Schlegl, J., Hahne, H., Gholami, A. M., Lieberenz, M. ym. 2014. Mass-spectrometry-based draft of the human proteome. *Nature* 509: 582–587.
- Wilkins, M. H. F., Stokes, A. R. & Wilson, H. R. 1953. Molecular structure of nucleic acids. Molecular structure of deoxyribose nucleic acids. *Nature* 171: 738–740.
- Wilson, E. B. 1900. *The Cell in Development and Inheritance*. Toinen laitos. MacMillan, New York.
- Zirkle, C. 1951. The knowledge of heredity before 1900. Teoksessa *Genetics in the 20th Century*, 35–57. Toimittanut L. C. Dunn. MacMillan, New York.

Kirjoittaja on Turun yliopiston perinnöllisyystieteen professori (emeritus).

TAMPEREEN YLIOPISTO 90 VUOTTA

Tampereen yliopiston historia alkaa vuodesta 1925, jolloin Helsingissä perustettiin Kansalaiskorkeakoulu. Yhteiskunnalliseksi korkeakouluksi (YKK) muuttunut oppilaitos siirtyi Tampereelle vuonna 1960, ja siitä tuli Tampereen yliopisto vuonna 1966. Juhlavuotensa kunniaksi yliopisto järjestää riemupromootion, johon on kutsuttu 50 vuotta sitten promovoituja maistereita ja tohtoreita. Riemupromootio järjestetään yliopiston perustamispäivänä 29.4.2015. Juhlasa kuullaan Jean Sibeliuksen sävellys *Vapautettu kuningatar*, joka esitettiin myös vuoden 1965 promootiossa.

Tampereen yliopiston 90 vuotta -hyväntekäisyyskonsertti järjestettiin 7.3. Konsertissa esiintyi Tampere Filharmonia. Merkkivuotta juhlistetaan myös yliopiston lukuvuoden avajaisissa syyskuun alussa ja valmistuneiden juhlissa kesäkuussa ja joulukuussa. Yliopiston historiaa on verkossa osoitteessa www.uta.fi/esittely/historia.html.