

Paikallinen sopeutuminen mosaiikkisessa ympäristössä

Veijo Jormalainen

Paikallinen sopeutuminen lienee keskeinen geneettistä vaihtelua ylläpitävä mekanismi. Eri genotyypit menestyvät eri osapopulaatioissaan, ja metapopulaation tasolla säilyy suuri määrä geneettistä vaihtelua. Paikallinen sopeutuminen on mikroevoluutiivinen prosessi, joka hyvin todennäköisesti toimii lajiutumisen esiasteena. Mikäli tuleva tutkimus osoittaa tämän yleiseksi samalla alueella elävän metapopulaation sisällä tapahtuva lajiutuminen voi osoittautua paljon aiemmin luultua yleisemmäksi.

Elinympäristöjä luonnehtii ajallinen ja paikallinen heterogeenisuus. Tätä aiheuttavat fyysikaalis-kemialliset tekijät, kuten ilmaston ja eliöille tärkeiden resurssien, esimerkiksi veden, valon ja ravinteiden saatavuuden vaihtelu. Eliön ympäristöä ovat myös muut saman ja muiden lajien eliöt, joten bioottiset tekijät ovat usein keskeisiä ympäristön vaihtelun tuottajia.

Eliöyhteisöjen koostumus voi vaihdella, jolloin vuorovaikutukset, kuten kilpailun voimakkuus tai saaliiksijoutumisriski vaihtelee eliöyhteisöittäin. Muut eliöt voivat myös muovata ympäristöä kohdelajille joko paremmin tai huonommin soveltuvaksi. Eliöiden levittäytymisen kannalta olennainen elinympäristön ominaisuus on sen eristyisyys muista sopivista elinympäristöistä ja sopivia ympäristöjä erottavien leviämisesteiden laatu.

Ympäristöjen vaihtelusta seuraa, että myös valintaympäristö vaihtelee – luonnonvalinta on ainakin joltain osin erilaista eri paikoilla. Erilaisen valinnan seurauksena ilmiänsuultaan erilaiset muodot ovat valinnan suosimia ja ne yleistyvät omassa osapopulaatioissaan eli deemeissä. Tällöin sanotaan deemeille kehittyneen paikallinen sopeuma, piirre, joka on edullinen juuri kyseisessä ympäristössä, ei välttämättä saman lajin muiden deemien ympäristöissä.

Miten paikallinen sopeutuminen sitten voidaan tunnistaa? Apuna toimii paikallisen sopeuman käytännöllinen määritelmä: populaatio on paikallisesti sopeutunut silloin kun sen keskimääräinen kelpoisuus, vaikkapa elinikäisenä jälkeläistuottona mitattuna, omassa paikallisessa ympäristössä on suurempi kuin muiden deemien kelpoisuus samassa ympäristössä. Paikalliseen sopeutumiseen viittaa myös se, että deemin kelpoisuus on suurempi omassa ympäristössä kuin muiden deemien ympäristöissä.

Paikallisen sopeutumisen evoluutiomekanismi on luonnonvalinta, ainut tunnettu eliöitä ympäristöönsä perinnöllisesti sopeuttava mekanismi. Paikallinen sopeutuminen edellyttää, että valinta on luonteeltaan hajoittavaa – eri genotyypit ovat valinnan suosimia eri deemeissä. Tällainen valinta eriyttää deemejä toisistaan.

Valinnalle on kuitenkin olemassa voimallinen vastamekanismi, geenivirta. Paikallinen sopeutuminen tapahtuu lajin ja sen deemien sisällä, mutta osapopulaatiot ovat aina avoimia saman lajin muiden deemien yksilöiden immigraatiolle. Näiden tulokkaiden mukana deemiin leviää geenejä muista deemeistä ja voidaan osoittaa, että hyvinkin pieni geenivirta pystyy tehokkaasti tasapainottamaan deemien välisiä geneettisiä eroja, mikäli samanaikaisesti ei tapahdu valintaa.

Paikallisessa sopeutumisessa on siten aina kysymys luonnonvalinnan ja geenivirran voimakkuuden välisestä tasapainotuksesta: liian suuri geenivirta estää paikallisen sopeutumisen. Myös kolmas evoluutiomekanismi, satunnaisajautuminen, voi nakertaa maata paikallisen sopeutumisen alta. Satunnaisajautumisella tarkoitetaan sattumanvaraisia muutoksia geenifrekvensseissä, ja erityisen alttiita tällaisille ovat pienet populaatiot. Pelkästään sattuman oikusta jokin paikallisesti hyödyllinen geeni-

muunnelma voi hävitä pienestä populaatiosta. Tosin geenivirta vastustaa myös satunnaisajautumisen vaikutuksia.

Myös luonnonvalinnan muut ilmenemis- muodot, esimerkiksi ajalliset vaihtelut valinnassa, voivat vaikeuttaa tai ainakin hidastaa paikallista sopeutumista. Ajalliset valinnan vaihtelut suosivat generalisteja, jotka pystyvät hyödyntämään erilaisia ajassa vaihtelevia resursseja. Resurssien ajalliset vaihtelut myös aiheuttavat eliöiden levittäytymistä ja siten voimistavat geenivirtaa.

Näiden evoluutiomekanismien lisäksi evoluutiivinen muutos luonnonvalinnan kautta edellyttää riittävän geneettisen vaihtelun olemassaoloa. Eliön ilmiäsuun perustuva valinta ei voi johtaa geenifrekvenssien muuttumiseen ellei piirteen vaihtelu ole ainakin osin vanhemmilta jälkeläisille periytyvää. Myös eliön geneettinen arkkitehtuuri, esimerkiksi se miten eri piirteet ovat keskenään geneettisellä tasolla korreloituneet ja miten moninaisia ilmiäsuja kukin genotyyppi pystyy tuottamaan, vaikuttavat paikalliseen sopeutumiseen.

Heterogeenisessä ympäristössä genotyyppi, joka on plastinen ja pystyy tuottamaan erilaisia ilmiäsuja voi levitä kaikkiin deemeihin ja siten estää paikallisen, genotyyppiseen eriyty- miseen perustuvan sopeutumisen. Tämmöinen, ns. adaptiivinen plastisuus voi kehittyä, mikäli sille ei ole geneettisiä rajoitteita ja mikäli plasti- suudesta ei ole kustannuksia.

Bioottinen ympäristö ja koevoluutio

Bioottinen ympäristö on keskeinen paikallista sopeutumista tuottava valintatekijä. Vuorovaikutukset toisten eliöiden kanssa generoivat luonnonvalintaa – pedot saaliiseen, kasvit kasvinsyöjiin, loiset isäntiin ja päinvastoin, ja nämä vuorovaikutukset vaihtelevat paikallisesti sillä yhteisöt ovat harvoin keskenään identtisiä. Bioottisen ympäristön erityspiirre on, ettei se säily vakioisena vaan sekin kehittyy. Vuorovaikutteiset lajit siis kehittyvät vasteena toisen- sa synnyttämiin valintatekijöihin. Tämmöistä vuorovaikutteista evoluutiota nimitetään koevoluutioksi.

Esimerkkejä vuorovaikutuksista, joissa tapahtuu koevoluutiota, ovat vaikkapa mutualismi, jossa molemmat vuorovaikutteiset lajit vaikuttavat toisiinsa positiivisesti, tai peto–saalisuhde, jossa pedon vaikutus saaliiseen on negatiivinen ja saaliin vaikutus petoon positiivinen.

Mutualismi medenkerääjäpistiäisten ja met- tä tuottavien kukkien kukkarakenteen välillä oli Darwinin oma esimerkki koevoluutiosta; meden saanti ja pölytys vaativat tietynlaista kukkarakennetta ja yhteensopivaa imukärsää. Kukan rakenne ja hyönteisten suosat siis kehittyvät keskinäisessä vuorovaikutuksessa. Pedon muodostama riski elossasäilyvyydelle valiko- i saaliissa piirteitä, jotka pienentävät saaliik- sijoutumisriskiä. Nämä puolustuskeinot puolestaan valikoivat yhä tehokkaampia saalistus- strategioita saalistajissa.

Kasvien ja niitä syövien eläinten vuorovai- kutuksessa kehittyvät laiduntajan ravinnon- käyttötehokkuus ja kasvien puolustautumiskei- not, kuten piikit, karvat tai puolustuskemikaalit. Kahden lajin välisellä koevoluutiolla siis tarkoitetaan vastavuoroista perinnöllistä muutosta molemmissa vuorovaikutteisissa lajeissa. Se aiheutuu luonnonvalinnasta, jossa lajit toimivat valintatekijöinä toisilleen.

Kasvien ja kasvinsyöjien välinen koevoluutio on esimerkki eräänlaisesta asevarustelu- kilvasta. Prosessia voidaan kuvata seuraavas- ti: kasvit tuottavat jatkuvasti erilaisia yhdistei- tä, joista osa on välttämättömiä niiden kasvulle tai lisääntymiselle mutta osalla ei ole roolia tässä kasvin primääriaineenvaihdunnassa. Mutaatit ja seksuaaliseen lisääntymiseen liittyvä gee- nien uudelleen järjestäytyminen, rekombinaatio, tuottavat jatkuvasti uudenlaisia yhdisteitä. Jotkut näistä uusista yhdisteistä ovat sattumalta sellaisia, että ne vähentävät kasvin laatua kas- via syöville eläimille. Tämmöisiä yhdisteitä kut- sutaan puolustusyhdisteiksi. Niitä kasveja, jotka tuottavat puolustusyhdisteitä syödään vähemmän ja siksi ne levittäytyvät.

Mutaatioita ja rekombinaatiota tapahtuu myös kasvinsyöjissä. Valinta suosii semmoisia muotoja, jotka pystyvät tavalla tai toisella sie- tämään kasvien puolustusyhdisteitä. Tämä taas johtaa sopeutuneiden muotojen lisääntymiseen ja levittäytymiseen.

Koevoluution maantieteellinen mosaiikki

Oletetaan populaation koostuvan jossain määrin eriytyneistä ja toisistaan isoloituneista osista, deemeistä. Ympäristö koostuu lajille sopi- vista ympäristölaikuista, joita deemit asuttavat. Valinta vaihtelee laikuittain: joissain deemeissä valinta kohdistuu vain toiseen vuorovaikutteisista lajeista, joissain yhteisöissä valinta ei puolestaan välttämättä kohdistu kummankaan lajin

keskinäisen vuorovaikutuksen kannalta olennaisiin piirteisiin. Tällainen tilanne voisi olla mahdollista esimerkiksi kasvin ja kasvinsyöjän välisessä vuorovaikutuksessa yhteisössä, jossa kasvinsyöjällä on vaihtoehtoisia ravintokohteita eikä se siksi käytä lainkaan mielenkiinnon kohteena olevaa isäntälajia, vaikka muissa deemeissä ko. isäntälajia käytetäänkin. Muut yhteisön lajit voivat kuitenkin tässäkin tapauksessa tuottaa valintaa vuorovaikutuksen kannalta tärkeisiin piirteisiin.

Joissain paikallispopulaatioissa vuorovaikutus lajien välillä on voimakasta ja näissä tapahtuu koevoluutiota. On kuitenkin mahdollista, että koevoluutio voi kohdistua hieman eri piirteisiin ja että piirteet voivat kehittyä koevoluutiossa eri suuntiin eri paikallispopulaatioissa. Kun vielä huomioidaan vaihtelevansuurinen geenivirta eri paikallispopulaatioiden välillä, saadaan aikaan jonkinasteinen koevolvoituneiden piirteiden sekoittuminen. Tähän sekoittumiseen vaikuttavat osaltaan myös satunnaisajautuminen sekä joidenkin paikallispopulaatioiden häviäminen ja näiden sekä uusien ympäristöjen uudelleen kolonisoituminen muista deemeistä käsin. Joissain deemeissä jompikumpi vuorovaikutteisista lajeista voi olla paikallisesti hyvin sopeutunut toisen lajin olemassaoloon, joissain taas toinen lajeista, ja joissain geenivirta estää paikallisen adaptoitumisen kokonaan.

Tästä koevoluution maantieteellisestä mosaikkiteoriasta voidaan johtaa kolme ennustetta:

1. Lajien välisessä vuorovaikutuksessa kehittyneet piirteet eroavat paikallispopulaatioiden välillä. Näin siksi, että joissain paikallispopulaatioissa piirteisiin ei kohdistu valintaa, joissain valinta kohdistuu vain toiseen lajeista ja jossain tapahtuu koevoluutiota, mutta eri paikallispopulaatioissa koevoluutio voi kohdistua eri piirteisiin.

2. Joissain paikallispopulaatioissa nämä piirteet ovat keskenään vahvasti koevolvoituneita, joissain heikosti toisiinsa sopeutuneita. Tämä on seurausta valintaympäristön ja geenivirran vaihtelusta.

3. Koska täsmälleen samat piirteet ovat harvoin valinnan suosimia kaikissa paikallispopulaatioissa, vain harvat koevolvoituneet piirteet leviävät koko lajiin. Lajin tasolla tarkasteltuna koevoluutiota ei välttämättä havaita, vaan koevoluutio on leimallisesti populaatiotason ilmiö.

Leväsiiran paikallinen sopeutuminen isäntäkasveihin

Leväsiiran ja sen ravintokasvien, etenkin pääsäännän rakkolevän, välinen vuorovaikutussuhde on hyvä esimerkki konkreettista vuorovaikutussuhteesta. Sitä voidaan tarkastella hyvin tällaisessa maantieteellisen koevoluution mosaikkiteorian viitekehyksessä.

Rakkolevä on kivikkorantojen vedenalaisen maailman tärkein ympäristön rakennetta luova kasvilaji. Se on useimmista muista makrolevistä poiketen monivuotinen ja siten ravintokohteena ja ympäristönä pysyvä. Se muodostaa tiheitä vyöhykkeitä yleensä alle kolmen metrin syvyyseen veteen, joita voitaisiin kutsua "levämetsiksi" samaan tapaan kuin valtameren rannikoiden suurikokoisempien ruskolevälaajien muodostamia kelppimetsiä.

Rakkolevävyöhyke tarjoaa elinympäristön erittäin runsaslajiselle yhteisölle. Rakkolevä tuottaa runsaasti fenolisia yhdisteitä, florotanniineja, joiden tuotantoon se käyttää jopa viidesosan yhteytetystä hiilestä. Näillä yhdisteillä voi olla useita eri rooleja, joista yksi liittyy kasvinsyönnin vähentämiseen. Florotanniiniin ja mahdollisesti eräiden muiden puolustusyhdisteiden pitoisuudet lienevät keskeisiä rakkolevän ja laiduntajien vuorovaikutuksen välittäjiä. Florotanniinit ovat haitallisia pääasiallisen laiduntajan, leväsiiran, ruuansulatukselle. Ne näyttäisivät myös tarjoavan suojaa rakkolevälle sillä runsaasti florotanniineja sisältäviin genotyypeihin kohdistuu vähemmän laidunnusta.

Leväsiira on puolestaan vedenalaisessa ranta-työhykkeessä, etenkin rakkolevävyöhykkeissä mutta myös muissa yhteisöissä, yleinen kasvinsyöjä-äyriäinen. Se on käytännössä lähes ainut rakkolevän laiduntaja Itämeressä ja paikoitellen erittäin runsas. Runsaimmillaan laji esiintyy alkusyksyllä, jolloin yhdessä rakkoleväpenssaassa voi olla jopa satoja leväsiirtoja. Laji on ravinnonkäytöltään generalisti, mutta suosii rakkolevää. Se pystyy kasvamaan ja lisääntymään pelkällä rakkoleväravinnolla. Havainnot luonnosta sekä koejärjestelyt, joissa leväsiiran luonnolliset saalistajat on poistettu, kertovat, että laji kykenee laiduntamaan rakkolevävyöhykkeen joskus lähes täydellisesti.

Leväsiiran ja rakkolevän vuorovaikutus tapahtuu luontaisesti mosaikkisessa saaristo-ympäristössä. Rakkolevän esiintyminen on rajoittunut kivikkorannoille, ja niinpä rehevöityminen on hävittänyt lajin monilta sille muuten soveltuvilta rannoilta.

Paikallispopulaatioita erottavat toisistaan ulappa-alueet. Kummallakaan lajilla ei ole elämänsaaraansa levittäytymiseen erikoistunutta vaihtetta; rakkolevän munasolut hedelmöityvät pian vapautumisensa jälkeen ja kiinnittyvät lähellä äitiään, leväsiiran poikaset syntyvät suoraan makrolevävyöhykkeeseen, jossa ne heti aloittavat laiduntamisen. Levittäytyminen ulappa-alueiden yli lienee jokseenkin vähäistä. Rakkolevällä se tapahtuu leväpensaiden irtoamisen ja ajelehtimisen avulla, leväsiirujen levittäytyminen tapahtunee pääasiassa irtonaiseen rakkolevään tai muuhun kasvillisuuteen takeruneena.

Eri paikkojen rakkoleväpopulaatiot ovat tutkimuksissa eronneet toisistaan lukuisten kemiallisten ominaisuuksien suhteen. Kaikkein eniten ovat vaihdelleet levän valkuaisaine- ja typpipitoisuuspitoisuus, mutta runsaasti vaihtelua on tutkimuksissa osoitettu myös florotanniinien ja sokerien pitoisuuksissa. Vastaavasti siirapopulaatioiden välillä on runsaasti vaihtelua siirujen koossa ja niiden tuottamien muniin koossa.

Molempien lajien piirteet siis vaihtelevat voimakkaasti paikallispopulaatioiden välillä, mutta sen lisäksi levän laatu ja siiran lisääntyminen vaihtelevat toisiinsa liittyen: mitä enemmän rakkolevä sisälsi mannitolia, sitä suurempia munia kyseisessä paikallispopulaatiossa elävät leväsiirat munivat. Mannitoli on rakkolevän tärkeä varastohiilihydraatti, jota levässä on runsaasti. Munan paino vaikuttaa syntyvän poikasen elossaikäilyvytyteen ja kasvunopeuteen. Lajien piirteet eivät siis pelkästään vaihtelee osapopulaatioiden välillä, vaan ne myös vaihtelevat yhdessä, mikä viittaa siihen, että vuorovaikutus ja siitä aiheutuva valinta vaihtelevat paikallisesti.

Ovatko leväsiirapopulaatiot sopeutuneet paikallisesti hyödyntämään tehokkaasti juuri oman paikallispopulaationsa sijaintipaikan rakkolevää? Omassa tutkimusryhmässäni valitsimme kohteiksi kolme paikallista rakkoleväpopulaatiota ja niillä esiintyvät leväsiirapopulaatiot. Kunkin paikan leväsiiruja kasvatettiin kaikkien paikkojen rakkoleväravinnolla ja ravinnon hyödynnystekokkuutta mitattiin siirujen kasvun ja lisääntymisen avulla. Havaitimme, että yhden paikallispopulaation siirat menestyivät paremmin saadessaan ravinnokseen oman alueensa rakkolevää, mutta kahden muun populaation menestykseen ravinnon alkuperä ei vaikuttanut. Viitteitä paikallisesta ravinnonkäyttötehokkuuden sopeutumisesta siis löytyi yhdes-

tä populaatiosta, mutta paikallinen sopeutuminen ei ollut universaalia.

Toisessa kokeessa tutkimme olisiko leväsiiran ravinnonkäyttötehokkuus sopeutunut paikallisesti kasvivyhteisön rakenteellisiin eroihin. Leväsiira esiintyy runsaana rakkolevävyöhykkeissä, mutta tämän lisäksi sitä tavataan myös muualta. Toinen sen tyypillinen elinympäristö ovat matalilla hiekkapohjilla esiintyvät meriajokasniityt. Ovatko näissä kahdessa eri yhteisössä elävät deemit paikallisesti sopeutuneita käyttämään oman ympäristönsä valtalajeja?

Rakkolevä näyttäisi olevan selvästi parempaa ravintoa molemmista ympäristöistä peräisin oleville leväsiiradeemeille. Rakkolevältä peräisin olevat deemit tuottivat noin viisi kertaa enemmän munia rakkoleväravinnolla verrattuna meriajokasravintoon. Meriajokasniityjen deemit puolestaan tuottivat noin 2–3-kertaisen määrän munia rakkoleväravinnolla. Eri elinympäristöjen deemit siis pärjäsivät hieman muiden elinympäristöjen deemejä paremmin oman ympäristönsä tutuilla ravintokasvilajeilla. Vaikka toinen ravintoympäristö on huonompi kaikille deemeille, on molemmista ympäristöistä peräisin olevilla deemeillä kotikenttäetu. Tämän kotikenttäedun tulkinta on, että deemit ovat paikallisesti sopeutuneet oman ravintokasvilajinsa hyödyntämiseen.

Leväsiiran ja sen isäntäkasvien välinen vuorovaikutussuhde vaihtelee paikallisesti. Sekä leväsiirapopulaatioiden elinkaari- ja piirteet että pääisäntäkasvin, rakkolevän, populaatioiden laatu vaihtelee alueellisesti. Siirujen ja isäntäkasvin alueellisessa vaihtelussa on myös yhteisvaihtelua. Näin ollen edellytykset vuorovaikutuksen maantieteelliselle vaihtelulle ovat olemassa ja kasvi-laiduntajasuhteen kehitys voi vaihdella paikallisesti. Siksi ympäristön spatioalisen rakenteen huomioiminen biotottisten vuorovaikutusten tutkimuksessa on keskeistä.

Osa siirapopulaatioista on puolestaan paikallisesti sopeutunut oman isäntäkasvipopulaation tehokkaaseen hyödyntämiseen. Paikallinen sopeutuminen ei kuitenkaan ole universaalia. Paikallisen sopeutumisen tai sen puuttumisen ymmärtäminen on mahdollista tutkimalla geenivirran voimakkuutta ja luonnonvalinnan voimakkuutta vuorovaikutteisten lajien osapopulaatioiden välillä.

Erot kasvivyhteisön koostumuksessa heijastuvat isäntäkasvin hyödyntämiskyvyn evoluutioon. Rakkolevävyöhykkeessä elävät siirapopulaatiot hyödynsivät rakkolevää kasvuunsa ja lisääntymiseensä tehokkaammin kuin meriajo-

kasniittyjen populaatiot. Vastaavasti meriajo- kasniittyjen siirapopulaatiot olivat joissain suhteissa rakkolevävyöhykkeen populaatioita parempia hyödyntämään meriajokasta. Tämä indikoi myös, että paikallisen kasviyhteisön lajien paremmaksi kehittyneellä hyödyntämistehokkuudella on kääntöpuolena vieraiden lajien hyödyntämistehokkuuden heikkeminen: on mahdotonta olla yhtäaikaisesti kaikkien alojen specialisti.

Edellisen perusteella oletan, että leväsiiraisäntäkasvi-vuorovaikutus luontaisesti fragmentoituneessa ympäristössä muodostaa adaptiivisen mosaiikin, jossa kasvi-laiduntaja koevoluutio voi edetä eri tavoin ja erilaisilla nopeuksilla eri paikoilla ja jossa laiduntajapopulaatioiden paikallisen sopeutumisen taso vaihtelee.

Paikallinen sopeutuminen paradigmana

Paikallisesta sopeutumisesta on muodostumassa evoluutiotutkimuksen uusi paradigma, yleinen tieteellistä ajattelua ohjaava käsitystapa. Paikallinen sopeutuminen osoittaa hyvin konkreettisesti, että adaptiivinen evoluutio tapahtuu vasteena luonnonvalintaan ja että valintaympäristöt vaihtelevat lajin levinneisyysalueen sisällä. Toisaalta deemien tasolla voi olla mahdol-

lista tunnistaa spesifejä valintatekijöitä. Mikäli deemin historia tunnetaan, on tällöin mahdollista arvioida paikallisesti sopeutuneiden piirteiden evoluutionopeuksia.

Evoluutioekologian yksi paradoksi on ollut geneettisen vaihtelun säilyminen. Kun valinta kohdistuu johonkin piirteeseen pitkän aikaa, pitäisi tästä seurata piirteeseen vaihtelun väheneminen ajan myötä. Havainnot kuitenkin puhuvat tätä teoreettista odotusta vastaan. Paikallinen sopeutuminen lieneekin keskeinen geneettistä vaihtelua ylläpitävä mekanismi. Eri genotyytit menestyvät eri deemeissä, ja metapopulaation tasolla säilyy suuri määrä geneettistä vaihtelua.

Paikallinen sopeutuminen on mikroevolutiivinen prosessi, joka hyvin todennäköisesti toimii makroevoluution, lajiutumisen esiasteena. Mikäli tuleva tutkimus osoittaa tämän yleiseksi, sympatrinen, eli samalla alueella elävän metapopulaation sisällä tapahtuva lajiutuminen voi osoittautua paljon aiemmin luultua yleisemmäksi.

Kirjoittaja on akatemiatutkija Turun yliopiston Biologian laitoksella. Kirjoitus perustuu esitelmään Tieteen päivillä 2005 sessiossa "Luonnonvalinnan opportunisti – evoluution riippuvuus ajasta ja paikasta" (12.1.).