



MITÄ CHARLES DARWIN JA HÄNEN AIKALAISENSA AJATTELIVAT PERINNÖLLISYYDESTÄ?

PETTER PORTIN

Perinnöllisyys, eli se luonnon ilmiö, että sukulaisyksilöt muistuttavat toisiaan enemmän kuin saman lajin yksilöt keskimäärin, on ilmiönä sinänsä ollut aina ihmisille tuttu. Sen sijaan mekanismi, joka perinnöllisyyttä välittää eli periytyminen on tullut tutuksi vain vähitellen.

Tässä kirjoituksessa tarkastelen aluksi lyhyesti antiikin filosofien varhaisia käsityksiä perinnöllisyyden mekanismeista ja syvennyn sen jälkeen siihen, mikä oli Charles Darwinin, nykyaikaisen evoluutioteorian perustajan, sekä hänen aikalaistensa näkemys asiasta ja millä tavalla aikaisemmat uskomukset olivat tähän vaikuttaneet. Lopuksi luodaan lyhyt katsaus evoluutioteorian uusimpaan kehitykseen ja miten uudet havainnot perinnöllisyydestä siihen vaikuttavat. Kirjoituksen pyrkimyksenä on osoittaa, miten ymmärryksemme biologisen evoluution mekanismeista on riippuvainen käytössä olevasta periytymisteoriasta.

Antiikin filosofien teorioita perinnöllisyydestä

Vanhimmat länsimaisen tieteen kehitykseen vaikuttaneet uskomukset perinnöllisyydestä ja periytymisen mekanismeista ovat peräisin antiikin kreikkalaisilta ajattelijoilta Hippokrateelta (n. 460 – n. 377 eaa.) ja Aristoteleelta (384 – 322 eaa.). Hippokrateen mukaan periytyminen oli suoraa ja Aristoteleelta puolestaan on peräisin käsitys, että periytyminen tapahtuu niin sanotun sekoittumisteorian kuvaamaa mekanismia noudattaen (engl. *blending theory of inheritance*) (1). Charles Darwin ajatteli pääpiirteittäin samalla tavalla kuin Hippokrates sekä aluksi myös sekoittumisteorian mukaisesti, mutta luopui siitä myöhemmin, mihin palataan jäljempänä.

Suora periytyminen tarkoittaa sitä, että ominaisuudet siirtyisivät sellaisinaan vanhemmilta jälkeläisille, ja tätä kutsutaan klassiseksi periytymisteoriaksi. Periytymisen sekoittumisteoria puolestaan tarkoittaa sitä, että perinnöllinen materiaali olisi ikään kuin nestettä, ja isältä ja emolta saatu geneettinen aines sekoittuisi jälkeläisessä samaan tapaan kuin eri astioista yhteen astiaan kaadetut nesteet sekoittuvat toisiinsa. Tämä teoria oli voimassa aina siihen saakka, kunnes oivallettiin, että Gregor Mendelin vuonna 1866 julkaisemat periytymiskokeet (Mendel 1866) osoittivat, että perinnöllinen materiaali koostuu kappalemaisista tekijöistä, partikkeleista, joita nyt kutsumme geneiksi. Tämä teoria on korpuskulaarinen (lat. *corpusculum* = pieni kappale) periytymisteoria (engl. *theory of particulate inheritance*) (2).

Klassinen teoria ominaisuuksien suorasta periytymisestä on yksinkertaisin mahdollinen periytymisteoria. Hippokrateen ja erityisesti Rooman valtakunnassa työskennelleen kreikkalaisen lääkärin Claudius Galenoksen (n. 129 – 200) auktoriteettien takia teoria säilyi vallitsevana ajattelutapana yli 2200 vuotta. Vasta Mendelin vuonna 1866 luoma teoria ominaisuuksien epäsuorasta periytymisestä ominaisuuksia edustavien perintötekijöiden välityksellä syrjäytti sen viime vuosisadan alussa (Mendel 1866; Portin 2015 a).

Klassisen periytymisteorian mukaan ominaisuuksien selitettiin siirtyvän vanhemmilta jälkeläisille suoraan siten, että kaikkialta kehosta tuli siemeneen jonkinlainen kunkin ruumiinosan aihe, jotka kaikki sitten sikiämisessä siirtyvät jälkeläisille ja aiheuttavat niissä samankaltaisuutta vanhempien kanssa. Tässä teoriassa siis pidetään ruumista primaarisena ja siementä myös laadullisesti ruumiin tuotteena. Siemen syntyy kaikkialla ruumiissa sukupuolirauhasten muodostaessa ainoastaan läpikulkupaikan sille (Johannsen 1920, 1926; Portin 1967). Tämän vuoksi tätä, alun perin jo Empedokleelta (n. 490 – n. 430 eaa.) peräisin olevaa teoriaa nimitetään panspermia-opiksi eli pangeneesiteoriaksi (3) (kreik. *pan* = kaikki, *sperma* = siemen, *genesis* = syntyperä).

Myös Aristoteles ajatteli aluksi klassisen periytymisteorian mukaisesti (Bartsocas 1984), mutta päätyi sitten kritikoimaan sitä. Hänen kritiikkinsä perustui kolmeen seikkaan. Ensinnäkin Aristoteles kiinnitti huomiota siihen tosiasiaan, että ulkoisista syistä johtuvat ruumiin vammat eivät periydy, vaikka niin pitäisi pangeneesiteorian mukaan käydä. Toiseksi pangeneesiteoria ei voi selittää ominaisuuksien siirtymistä isovanhempien polvelta tai vielä aikaisemmilta sukupolvilta jälkeläisille, koska nämä sukupolvet eivät pangeneesiteorian mukaan voisi mitenkään vaikuttaa vanhempien sukupolven siemeneen. Kuitenkin Aristoteles oli havainnut tällaista vanhemmilta sukupolvilta tulevaa perinnöllisyyttä. Kolmanneksi Aristoteles huomautti, että pangeneesiteoria ei voi selittää sitä kasvikkunassa yleisesti havaittavaa ilmiötä, että kasvin pienenäkin kappaleesta, kuten esimerkiksi pistokkaasta, voi kasvaa kokonainen uusi kasviyksilö. Miten tähän yksilöön voisi tulla aihe niistä emokasvin osista, jotka eivät ole kuuluneet siihen kappaleeseen,

josta kyseinen yksilö on kasvanut, kysyy Aristoteles (Johannsen 1920; Portin 1967).

Aristoteles päätyykin teoksessaan *De Generatione Animalium* (*Eläinten syntymisestä*) täysin vastakkaiselle kannalle kuin Hippokrates. Hän esitti teorian, jonka mukaan siemen ei suinkaan tule ruumiin kaikista osista, vaan siemenessä on edustus ruumiin kaikkia osia varten, ja elinten edustus päinvastoin menee siemenestä jälkeläisen ruumiin kaikkiin osiin ja lisäksi myös jälkeläisten siemeneen. Aristoteles siis ajatteli, että siemen on primaarista ja ruumis sekundaarista. Siemen ei ainoastaan muovaille jälkeläisten eri elimiä, vaan muodostaa sitä paitsi välittömästi jälkeläisten siemenen. Toisin sanoen jälkeläisten siemen on vanhempien siemenen suoranaista jatkoa. Sukupolvesta sukupolveen on siis olemassa katkeamaton siemenen jatkuvuus eli kontinuiteetti. Tämän teorian mukaan siis siemen kulkee muuttumattomana sukupolvesta toiseen, ja yksilöt ovat vain katoavia haaroja tässä siemenen ikuisesti jatkuvassa rungossa. Siemenessä on valmiina kunkin ruumiinosan edustus, eikä ruumiissa tapahtuvat muutokset, kuten erilaiset vammat, voi mitenkään vaikuttaa siemenen laatuun. Jälkeläiset voivat muistuttaa paitsi vanhempiaan myös isovanhempiaan ja vielä aikaisempia polvia, koska kaikki sukupolvet ovat haaroja siinä samassa rungossa, jossa siemen kulkee sukupolvesta toiseen. Kasvin pistokkaasta voi kasvaa kokonainen kasvi, koska se on saanut siemenestä kasvin kaikkien osien edustuksen.

Aristoteleelta peräisin oleva teoria siemenen primaarisuudesta ja jatkuvuudesta rungossa, jonka haaroja yksilöt vain ovat, esiintyy nykypäivän biologiassa saksalaisen August Weismannin vuosina 1883–92 luomana ituratateorian (engl. *germ line theory*), jossa hän esittää opin ituplasman (engl. *germ plasm*) jatkuvuudesta (Weismann 1883, 1885, 1892; 4). Sama ajatus kaikkein moderneimmassa muodossaan sisältyy itse asiassa Francis Crickin kehittämään molekyylibiologian keskusdogmiin, jonka mukaan geneettinen informaatio soluisa virtaa DNA:sta RNA:han ja siitä proteiineihin, mutta ei koskaan proteiineista nukleiinihappoihin (Crick 1958, 1970).

Iturata on solulinja, joka monisoluisilla organismeilla johtaa edellisen sukupolven sukupuoli-

soluista seuraavan sukupolven sukupuolisoluihin. Sen vastakohta on sooma; muut kuin ituradan solut ovat somaattisia soluja. Esimerkiksi ihmisellä ja muilla selkärangkaisilla eläimillä samoin kuin hyönteisillä iturata on täysin konkreettinen käsite, koska sen muodostavat solut erkaantuvat anatomisesti somaattisista soluista yksilönkehityksen varhaisessa vaiheessa. Sen sijaan monissa muissa eläinkunnan ryhmissä, eritoten kasvi- ja sienikunnassa, iturata on abstraktisempi ja monihaaraaisempi käsite, koska periaatteessa mikä tahansa solu voi kasvattaa solulinjan, joka tuottaa sukupuolisoluja (Tirri ym. 2003).

Sekoittumisteoriaan liittyen Aristoteles ajatteli, että perinnöllinen materiaali on nestettä – hänen mukaansa nimenomaan verta. Hän järkeili, että koska raskauden alkaessa kuukautisvuoto lakkaa, alkaa emon verestä, joka muutoin olisi vuotanut ulos kohdusta, kehittyä sikiö. Miehen siemeneste puolestaan on Aristoteleen mukaan aivoissa ”kiehunutta” verta. Emon veri antaa sikiölle kasvalustan ja isän siemeneste muodon (Norden-skiöld 1927–29). Mainittakoon, että Aristoteles aloittaa biologiaa koskevat pohdintansa aina ihmisestä.

Pangeneesiteoriasta seuraa yksilönkehitystä koskeva preformaatio-oppi, jonka mukaan munasolussa, siittiössä tai tsygootissa eli hedelmöityneessä munasolussa on valmiina olemassa pienoiskokoinen aikuinen, yksilö, jota ihmisen tapauksessa kutsuttiin homunkulukseksi, ja yksilönkehitys olisi näin ollen vain tuon pienoiseliön kasvua. Preformaatio-opin kannattajat jakautuivat ovisteihin ja animalkulisteihin. Näistä edelliset uskoivat homunkuluksen olevan munasolussa, jälkimmäiset siittiössä (Tirri ym. 2003). Pienoiseliö muodostuu, kun ruumiin eri osista tulevat eri elinten aiheet kerääntyvät yhteen sukupuolisoluissa.

Ituratateoriasta puolestaan seuraa epigeneesiteoria, preformaatio-opin vastakohta, jonka mukaan yksilönkehityksen aikana tapahtuu todellista uudismuodostusta (Tirri ym. 2003).

Pangeneesiteoriasta seuraa myös oppi hankittujen ominaisuuksien periytymisestä. Nimitäin, jos esimerkiksi raaja katkeaa, ei siitä enää voisi tulla tämän elimen aihetta sukupuolisoluihin ja jälkeläisten pitäisi syntyä ilman tätä raajaa. Opin kuitenkin osoitti kokeellisesti vääräksi

August Weismann ituplasma-teoriansa yhteydessä (Weismann 1892). Hän leikkasi 19 sukupolven ajan rotan poikasilta hännän poikki joka sukupolvessa, mutta saattoi todeta, että poikaset kuitenkin syntyivät aina vaan hännällisinä. Ituratateoriasta tällaista oppia ei seuraa, koska iturata jatkuu koskemattomana läpi sukupolvien.

Preformaatio-oppi kokonaisuudessaan voidaan helposti osoittaa vääräksi. Jos minkä hyvänsä eläimen aivan varhainen alkio jaetaan kahteen osaan ja niiden annetaan kehittyä, ei saada kahta aikuisen yksilön puolikasta, vaan kaksi kokonaista yksilöä. Jos preformaatio-oppi olisi oikeassa, ei esimerkiksi ihmisellä voisi esiintyä niin sanottuja identtisiä kaksosia.

Charles Darwin omaksui pangeneesiteorian Galenoksen jälkeen hyvin monet keskeiset luonnontutkijat ajattelivat pangeneesiteorian mukaisesti. Näihin kuuluivat muun muassa Charles Darwinin isoisä Erasmus Darwin sekä meillä Carl von Linnén kilpailijana tunnettu ranskalainen Buffonin kreivi, joilta molemmilta Charles Darwin sai vaikutteita (Zirkle 1935). Charles Darwin esitti oman versionsa pangeneesiteoriasta vuonna 1868 kirjassaan *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (Darwin 1868) ja täydensi sitä vuonna 1871 ensimmäisen kerran ilmestyneessä kirjassaan *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* (Darwin 1913, 2015). Hän pyrki teoriallaan selittämään suvullisen lisääntymisen kautta tapahtuvan ominaisuuksien periytymisen ja niiden kehityksen yksilönkehityksen aikana sekä lisäksi regeneraation, jolla tarkoitetaan kudosten tai elinten, usein menetetyn raajan, uudelleen kasvamista.

Tuolloin tunnettiin jo solut, ja Darwin korosti vain solujen voivan muodostaa uusia kudoksia ja eliöitä. Hän ajatteli, että soluissa muodostuu pienen pieniä *gemmuloita*, eräänlaisia solun malleja, jotka sitten diffundoituvat niistä, kerääntyvät lisääntymiselimiin ja näin kunkin solun malli siirtyy jälkeläisille. Näitä malleja noudattaen sitten tapahtuu jälkeläisten solujen, kudosten ja elinten kehitys yksilönkehityksen aikana.

Sekundaaristen sukupuoliominaisuuksien periytyminen on pangeneesiteorian kannalta mielenkiintoista, koska esimerkiksi koiraan sekundaari-

set sukupuoliominaisuudet voivat periytyä myös emon kautta, vaikka ne eivät emossa ilmene, eikä munasoluun siis voi tulla niistä gemmulaa. Tämän vuoksi täytyy olettaa, että kaikki gemmulat ovat alkuaan mukana molemmissa sukupuolissa, mutta ne saattavat lukkiutua yhdessä sukupuoleessa mutta silti ilmetä toisessa. Gemmulat voivat siis siirtyä jälkeläiselle sellaisenaikin ajankohtana, kun ne eivät itse ilmene vanhemmassa.

Kuten jo mainittu, pangeneesiteoria sisältää implisiittisesti opin hankittujen ominaisuuksien periytymisestä. Vastoin yleistä uskomusta, myös Darwin hyväksyi hankittujen ominaisuuksien periytymisen ainakin mahdollisuutena. Esimerkiksi teoksessaan *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex* Darwin puhuu jatkuvasti elinten käytön ja käyttämättömyyden vaikutuksesta niiden evoluutioon (Darwin 1913, 2015). Myös kasvatuksen vaikutusten muuttumista perinnöllisiksi Darwin pohdiskelee. Hänen kantansa hankittujen ominaisuuksien periytymiseen käy selvästi ilmi mainitun teoksen kappaleesta, joka on otsikoitu *Osien käytön ja käyttämättömyyden vaikutuksia*. Siinä hän kirjoittaa (Darwin 2015, s. 45) raajojen käytön ja käyttämättömyyden vaikutuksista lihasten ja luiden kokoon: ”Ei tiedetä, muuttuisivatko edellä mainitut muunnokset perinnöllisiksi, jos samoja elintapoja noudatettaisiin monien sukupolvien ajan, mutta luultavaa se on.”

Darwin ajatteli periytymisen mekanismista aluksi sekoittumisteorian mukaisesti vaikkakin hänen henkilökohtaisen kirjeenvaihtonsa osoittaa hänen suhtautuneen siihen alusta alkaen varauksellisesti (1). Teoriasta hän luopui kokonaan sen jälkeen, kun englantilainen insinööri Fleeming Jenkin, joka kyllä hyväksyi Darwinin evoluutioteorian, huomautti vuonna 1867, että evoluutio ei voi toimia Darwinin *Lajien synty*-kirjassa kuvaamalla tavalla, jos sekoittumisteoria on voimassa (5). Sekoittumisteoriasta nimittäin seuraa ensinnäkin, että vähitellen kaikki muuntelu katoaa sekoittumisen johdosta populaatiosta, eikä valinnalla olisi enää mitään raaka-ainetta, mistä valita. Toiseksi, jos joku muoto yleistyisi valinnan ansiosta, valinnan tulos kuitenkin liudentuisi heti sekoittumisen takia. Sekoittumisteorian ja valintateorian yhteensopimattomuus oli syynä siihen, että Darwin lopulta omaksui opin hankittujen ominaisuuksien

periytymisestä ja selitti, että tällä tavalla muuntelua syntyy lisää sekoittumisen aiheuttaman hävikin korvaamiseksi (5).

Nykyaikaisen korpuskulaarisen periytymisteorian ollessa voimassa ei pulmaa muuntelun säilymisestä synny, koska sen mukaan perinnöllisen muuntelun määrä pysyy koko ajan vakiona, ellei mikään muu voima (esimerkiksi valinta) kuin satumanvarainen pariutumisen vaikutus.

Hugo de Vriesin periytymisteoria

Hollantilainen Hugo de Vries hylkäsi ajatuksen perintötekijöiden liikkumisesta kaikista soluista lisääntymiselimiin ja selitti niiden lisääntyvän solujen – myös sukupuolisolujen – jakautuessa. Hän esitti vuonna 1889 oman, Darwinin pangeneesiteorialle vaihtoehdoisen hypoteesin, jota hän kutsui intrasellulaariseksi pangeneesiksi (de Vries 1889; 3). Hänen mukaansa yksittäiset perinnölliset taipumukset riippuivat aineellisista partikkeleista, pikkuiduista, joita hän kutsui pangeneiksi. Nämä sijaitsivat soluissa – joko tumassa tai solulimassa – ja ohjasivat yksikköominaisuuksien (saks. *Einzelmerkmal*, engl. *unit character*) kehitystä.

Pangeenit koostuivat lukuisista molekyyleistä, lisääntyivät jakautumalla solunjakautumisten yhteydessä ja saattoivat muunnella toisistaan riippumatta. Pangeenit olivat tumassa ollessaan passiivisia, mutta aktivoituivat siirtyessään solulinnaan, mutta eivät enää voineet palata tumaan. Lisääntymään pangeenit kykenivät kummassakin tilassa. Jos pangeeni oli aktiivisessa tilassa, kehittyi vastaava yksikköominaisuus, kun taas pangeenin ollessa passiivisessa tilassa, pysyi ominaisuus latenttina. Pangeenit saattoivat myös läpikäydä mutaatioita, minkä kautta syntyi laadultaan täysin uudenlaisia pangeneja sekä niitä vastaavia yksikköominaisuuksia (Hoppe 1998). Tähän puolestaan de Vriesin mukaan perustui lajien kehitys. Mutaatioilmion hän oli löytänyt tutkiessaan helokkikasveja (*Oenothera*-suku; de Vries 1901).

Darwinin ja Francis Galtonin kiista periytyksen mekanismista

Darwinin serkku, muun muassa tilastotieteilijänä tunnettu, ihmisen perinnöllisyystutkimuksen aloittaja Francis Galton alisti Darwinin pangeneesiteorian kokeelliseen testiin. Hän teki verensiirto-

ja erilaisten kaniinirotujen kesken ja asetti oletuksen, että jos pangeneesiteoria pitää paikkansa, tulisi verensiirron vaikuttaa rotujen ominaisuuksien periytymiseen siten, että luovuttajana olleen rodun ominaisuuksia pitäisi siirtyä vastaanottajana olevan rodun jälkeläisille. Näin ei kuitenkaan käynyt, vaan verensiirroilla ei ollut mitään vaikutusta perinnöllisyyteen (Galton 1870).

Galton päätteli, että sekä pangeneesiteoria että oppi hankittujen ominaisuuksien periytymisestä ovat todennäköisesti vääriä. Vuonna 1875 hän laatikin perinnöllisyysteorian, joka on pangeneesiteorian suora vastakohta ja muistuttaa melko lailla Weismannin hieman myöhemmin esittämää iturata-teoriaa (Galton 1876). Galton selitti, että hedelmöitynyt munasolu sisältää suuren joukon pikkuituja elimistön kaikkia osia varten, että siis sukupuolisoluissa on olemassa elinten edustus pikkuitujen muodossa. Näitä pikkuituja, joiden ajateltiin kykenevän lisääntymään jakautumalla, hän kutsui yhteensä nimellä *stirp* (lat. *stirps*, *stirpes* = juuri, runko). Galton laati hypoteesin, jonka mukaan vain pieni osa hedelmöityneen munasolun stirpistä ottaa osaa yksilön kehitykseen. Stirpin pääosa sen sijaan jää niihin kudoksiin, jotka ovat tai tulevat olemaan sukupuolisolujen muodostumispaikkana. Tämä stirpin pääosa jatkaa olemassaoloaan sukupuolisolujen solulinjassa sukupolvesta seuraavaan. Toisiaan seuraavien sukupolvien sukupuolisolut ovat siis edellisen sukupolven sukupuolisolujen suoranaista jatkoa, eli on siis olemassa stirpin jatkuvuus aivan samalla tavalla kuin Aristoteles ajatteli, että on olemassa siemenen jatkuvuus sukupolvesta sukupolveen (ks. Johannsen 1920).

Kokeidensa perusteella Galton kritikoi Darwinin pangeneesiteoriaa (Galton 1870). Hän piti sitä virheellisenä, koska kerran verensiirroissa ei näyttänyt siirtyvän mitään jälkeläisiin vaikuttavaa perinnöllistä materiaalia. Darwin vastasi kritiikkiin selittäen, ettei hän koskaan ollut väittänyt gemmuloiden kulkeutuvan verenkierroksen mukana ja Galtonin käsittäneen hänen sanansa tässä kohtaa väärin (Darwin 1871). Galton (1871) vastasi kohteliain sanakääntein ja pahoitteli väärinkäsitystään, mutta kaiken kaikkiaan tässä Darwinin ja Galtonin välisessä kiistassa näyttää minusta olevan kyseessä sanoilla saivartelu.

Mainittakoon, että Darwinin pangeneesiteoriaa on aivan äskettäin lämmitetty uudelleen eräiden ihmisen perinnöllisten sairauksien molekulaa- risena teoriana, koska viime vuosina löydettyjen, myös taudinaiheuttajina toimivien partikkeleiden, kuten kiertävien DNA molekyylien (engl. *circulating DNA*), liikkuvien RNA molekyylien (engl. *mobile RNA*) ja prionien, käyttäytyminen muistuttaa Darwinin olettamien gemmuloiden käyttäytymistä (Liu ja Li 2016).

August Weismannin käsitys periyymisen mekanismista

August Weismann oli Darwinin luonnonvalintaan perustuvan evoluutioteorian epäilemättä tärkein kannattaja 1800-luvulla. Hän vastusti lamarckismia ja, kuten edellä on jo selitetty, osoitti ko- keellisesti opin hankittujen ominaisuuksien pe- riyymisestä vääräksi. Hänen evoluutioteoriaa ja perinnöllisyysteoriaa koskevat ajatuksensa sisälty- vät vuosina 1883–92 luotuun ituratateoriaan (engl. *germ line theory*), jossa hän esittää opin ituplasman (engl. *germ plasm*) jatkuvuudesta (Weismann 1883, 1885, 1892; 4, 6).

Ennen kuin silmäsairaus pakotti Weisman- nin luopumaan mikroskooppisesta tutkimukses- ta ja siirtymään teoreettiseen työskentelyyn, hän oli perehtynyt selkärangattomien eläinten, eri- tyisesti vesikirppujen, yksilönkehitykseen. Nämä tutkimukset muodostivat sitten ituplasmateorian perustan.

Vaikutteita Weismann sai 1800-luvun alku- puolen johtavan kasvitieteilijän sveitsiläisen Carl Wilhelm Nägelin vastaavasta teoriasta. Nägeli kut- sui kyseistä teoriaansa idioplasmateoriaksi (Nägeli 1898; 7). Hän tosin uskoi lajien vähittäiseen kehi- tykseen, mutta oli Darwinin valintaopin ja oppor- tunistisen evoluutioteorian vastustaja. Sen sijaan hän ajatteli lajien kehityksen olevan suuntautunut ja perustuvan eliöiden sisäiseen voimaan. Tä- män sisäisen voiman Nägeli selitti perustuvan so- lujen sisällä olevaan idioplasmaan, perinnölliseen materiaaliin, joka on jakautumiskykyinen ja jossa tapahtuu jatkuvasti muutoksia. Nämä muutokset ohjaavat lajien kehitystä tiettyyn suuntaan (Nor- denskiöld 1927–29; 7).

Nägeli muuten on sama henkilö, jolle Gregor Mendel lähetti uraa uurtavan *Pisum*-työnsä, mutta

Nägeli ei ymmärtänyt sen vallankumouksellisuut- ta ja tuli johtaneeksi Mendelin harhaan kehotta- malla tätä tekemään risteytyskokeita *Hieracium*- suvun keltanoilla, joita hän itse oli tutkinut. Näin Mendel tekikin, ja hän olikin ollut jo pitkään kiin- nostunut tästä kompleksisesta kasvisuvusta (No- gler 2006). Mendelin pettymykseksi tulokset eivät kuitenkaan lainkaan tukeneet *Pisumilla* saatuihin tuloksiin perustuvaa periyymisteoriaa (Mendel 1870). Syy tähän selvisi vasta paljon myöhemmin, kun opittiin ymmärtämään, että keltanat lisään- tyvät apomiktisesti ilman hedelmöitystä. *Pisum*- ja *Hieracium*- tulosten yhteensopimattomuus on saattanut vaikuttaa siihen, että Mendelin työ jäi vaille todellista merkitystä 34 vuoden ajaksi. Saat- taan nimittäin olla niin, että Mendel ei tästä syystä ryhtynyt taistelemaan periyymisteoriaansa puoles- ta. Suurempi syy kuitenkin oli hänen terveysongel- mansa (Nogler 2006).

Weismannin ituplasmateoria poikkeaa Näge- lin idioplasmateoriasta periaatteessa ennen kaik- kea siten, että Weismann selittää, päinvastoin kuin Nägeli, että on olemassa ituplasman jatkuvuus; ituplasma kulkee ituradassa muuttumattomana läpi sukupolvien. Yksilöt ovat vain katoavaisia haa- roja ituradassa mutta ituplasma ohjaa niiden ke- hitystä, ja juuri tästä syystä saman lajin eri yksilöt ovat sukupolvesta toiseen samaa lajia.

Ituplasmateoriaansa kehittelyssä Weismann otti lähtökohdakseen omat tutkimuksensa yksi- soluisten eläinten lisääntymisestä, joka tapah- tuu jakautumalla. Sukupolvien sarjassa jokainen näistä, siihen aikaan likoeläimiksi (*Infusoria*) kut- sutuista otuksista, on palanen edeltäjänsä. On siis olemassa yksilön jatkuvuus. Jatkuvuusperi- aatteen Weismann yleisti siitoksen avulla suvulli- sesti lisääntyviin monisoluisiin eläimiin ja loi näin teorian ituplasman jatkuvuudesta. Ituplasman jat- kuvuus vastaa yksisoluisien eläinten yksilöiden jatkuvuutta (Weismann 1883; Mitchell 1888).

Mutta mihin sitten Weismannin mukaan pe- rustuu lajien kehitys, biologinen evoluutio? Weis- mannin mukaan ituplasmassa tapahtuu muutoksia sen johdosta, että siitoksessa kahden eri yksilön ituplasmat yhtyvät, jolloin muodostuu uusi, mo- lempien vanhempien ominaisuudet käsittävä itu- plasma. Tällä tavalla syntyneisiin muunnoksiin kohdistuu sitten luonnonvalinta, joka voi olla kar-

sivaa (negatiivista) tai säilyttävää (positiivista). Luonnonvalinta on siis Weismannin, samoin kuin Darwinin, mukaan elollisten olentojen kehityksen vaikuttava syy (Nordenskiöld 1927–29; 4, 6).

Weismann esitti myös teorian germinaalivalinnasta eli ituvalinnasta (saks. *Germinalselektion*, engl. *germinal selection*; Weismann 1896). Tämän hypoteesin mukaan ruumiin eri osien ja niiden ituplasmaan sisältyvien determinanttien välillä on kilpailua; ellei elintä käytetä, niin sen determinantit heikontuvat ja tuhoutuvat elimistössä tapahtuvan taistelun johdosta, ja elin häviää seuraavissa sukupolvissa. Näin selitetään esimerkiksi valaiden takaraajojen surkastumisen (Nordenskiöld 1927–29; Hoppe 1998).

Kuten edellä on jo kerrottu, Weismannin ituplasmateorian tärkeä piirre on se, että hän tekee jyrkän eron ituradan ja sooman välillä. Weismann osoitti, että vain ituradassa tapahtuvat muutokset ovat periytyviä, mutta soomassa tapahtuvat eivät. Tämä hankittujen ominaisuuksien periytymisen kieltäminen onkin Weismannin teorian kulkakiviä, ja se tuli muodostamaan yhden synteettisen evoluutioteorian perusväittämistä. Vasta aivan viime vuosina tämä perusväittäminen on alkanut ylisukupolvisen epigeneettisen periytymisen löytymisen johdosta hieman horjua. Kysymys ei siinä kuitenkaan ole hankittujen ominaisuuksien, vaan hankittujen geenitoiminnan tilojen periytymisestä (Portin 2012 a, 2012 b).

Nerokkaasti Weismann oivalsi sijoittaa ituplasman sukupuolisolujen kromosomeihin, joiden jo silloin tiedettiin liittyvän sekä solujen että yksilöiden lisääntymiseen (Hoppe 1998). Hän myös loi teorian biologisen materiaalin hierarkkisesta rakenteesta. Sen pienimpiä yksiköitä Weismann nimitti *bioforeiksi* ja selitti niiden koostuvan kemiallisista molekyyleistä. Bioforeista muodostuvat *determinantit*, ituplasman yksiköt, jotka hallitsevat yksilön pienimpien osien eri ominaisuuksia. Determinantit vuorostaan yhdistyvät *ideiksi*, jotka muodostavat suurehkoja ominaisuusryhmiä. Idit taas muodostavat *kromosomeja*, joihin kaikki periytyvät ominaisuudet sisältyvät (Nordenskiöld 1927–29; Hoppe 1998).

Yksilönkehityksen ja solujen erilaistumisen Weismann selitti siten, että hedelmöityneen munasolun ja sen tytärsoolujen ja niitä seuraavien solusukupolvien kehittyessä solunjakautumisten

kautta perinnöllisen materiaalin määrä asteittain vähenee, kunnes kussakin solussa on vain yksi sille ominainen ja sen erilaistumisen määräävä determinantti. (Weismann 1892; Nordenskiöld 1927–1929; Penzlin 1998).

Tämä teoria osuu verraten lähelle nykyistä käsitystä, jonka mukaan ajattelempa, että eläimillä solujen kehityspotentiaali kaventuu yksilönkehityksen aikana. Hedelmöitynyt munasolu on totipotentti eli kaikkikykyinen, mikä tarkoittaa sitä, että se kykenee ohjaamaan yksilönkehityksen koko ohjelman. Munasolun varhaiset tytärsoolut ovat pluripotentteja eli useakykyisiä, sitten seuraa multipotenttien eli monikykyisten solujen vaihe, ja lopulta kunkin kudoksen solut ovat unipotentteja, mikä tarkoittaa sitä, että ne voivat erilaistua vain yhdellä tavalla. Kehityspotentiaalin kaventuminen tapahtuu askeleittain binääristen determinatiopäätösten kautta siten, että geneettiselle transkriptiolle avointen geenien määrä pienenee vähitellen muiden geenien sulkeutuessa enemmän tai vähemmän pysyvästi. Lopulta kunkin kudoksen soluissa on aktiivisena vain kyseessä olevalle kudokselle ominainen geenipatteristo.

Mendelistinen paradigma

Yksi oman aikamme merkittävimmistä tieteenfilosofeista, yhdysvaltalainen Thomas S. Kuhn, esitti vuonna 1962 ensimmäisen kerran ilmestyneessä vaikutusvaltaisessa mutta kiistellyssä teoksessaan *The Structure of Scientific Revolutions* teorian, jonka mukaan tiede edistyy erityisten vallankumousten kautta, joita luonnehtii kyseessä olevan tieteenalan paradigman vaihdos ja täsmensi tätä teoriaansa teoksen kolmannessa laitoksessa vuonna 1966 (Kuhn 1962, 1966). Paradigma Kuhnin teoriassa tarkoittaa viitekehystä, jonka puitteissa tietyn tieteenalan tulokset, käsitteet, hypoteesit ja teoriat ymmärretään.

Perinnöllisyystieteessä tapahtui aito ja selvä paradigman vaihdos 1900-luvun alussa, kun oivallettiin Gregor Mendelin 150 vuotta sitten vuonna 1866 julkaisemien perinnöllisyystutkimusten (Mendel 1866) merkitys (Wilkins 1996; Portin 2015 b). Tätä paradigmaa kutsutaan mendelistiseksi paradigmaksi, ja sen ydinajatus on teoria ominaisuuksien epäsuorasta periytymisestä kappalemaisten perintötekijöiden välityksellä. Mendelistinen

paradigma korvasi klassisen periytymisteorian käsityksen ominaisuuksien suorasta periytymisestä nestemäisten perintötekijöiden välityksellä, ja näin ollen mullisti käsitykset perinnöllisyydestä ja periytymisestä perusteellisesti. Samalla se vaikutti syvällisesti evoluutioteorian kehitykseen.

Paradigma tosin joutui aluksi ristiriitaan biologian toisen keskeisen paradigman, darwinistisen, luonnonvalintaan perustuvan evoluutioteorian kanssa, koska darwinismi korosti muutosta, mutta mendelismi puhui perintötekijöiden pysyvyyden puolesta. Ristiriidan ratkaisuksi kehittyi ensin Hugo de Vriesin (de Vries 1901) mutaatioteoriaan nojaava mutaatiodarwinismi, joka selitti luonnonvalinnan toiminnan välttämättömänä ehtona olevan biologisen muuntelun syntyvän mutaatioiden kautta. Tämä ratkaisu jäi kuitenkin väliaikaiseksi, ja lopulliseksi ratkaisuksi kehitettiin pääasiassa 1930- ja 1940-luvuilla neodarwinismi eli synteettinen evoluutioteoria, joka yhdistää hedelmällisellä tavalla mendelismiin ja darwinismiin (katso esim. Portin 2009).

Darwinin ja Mendelin keskinäinen suhde

Mendel ja Darwin olivat aikalaisia, minkä vuoksi myös heidän henkilökohtainen suhteensa toisiinsa tutkijoina on mielenkiintoinen, ja siitä onkin kirjoitettu paljon, miten he tai heidän tutkimuksensa vaikuttivat tai olivat vaikuttamatta toisiinsa. Laajan katsauksen tähän kirjallisuuteen ovat luoneet Daniel Fairbanks ja Bryce Rytting (2001). Darwinin oma suhde mendelismiin voidaan nykyään kuitata lyhyesti – sitä ei ollut. On tosin olemassa sitkeästi elävä huhupuhe, jonka mukaan Mendel olisi lähettänyt vuoden 1866 julkaisunsa Darwinille, mutta tämä ei olisi työn merkitystä ymmärtänyt. Tarina ei kuitenkaan pidä lainkaan paikkaansa. Darwin-spesialistien käsitys on, että Darwin ei ollut edes saanut kopiota Mendelin julkaisusta, eikä kukaan näytä tietävän mistä mainittu kuulopuhe on saanut alkunsa (8).

Sen sijaan nykyisin ei ole epäilystäkään siitä, että Darwinin työllä oli vaikutusta Mendeliin (Fairbanks ja Abbott 2016). Hän tunsi Darwinin evoluutioteorian ja oli perehtynyt siihen todennäköisesti jo ennen *Pisum*-töidensä julkaisemista vuonna 1866 (de Beer 1964; Fairbanks ja Abbott 2016). Itse risteytyskokeiden tekemiseen tai suun-

nitteluun Darwinilla ei voinut olla vaikutusta, sillä Mendel sai hernekokeensa valmiiksi vuonna 1863, samana vuonna kuin Darwinin *Origin*-teoksen saksankielinen käännös julkaistiin. Kuitenkin Mendel oli epäilemättä tutustunut Darwinin teokseen julkaisunsa kirjoitusvaiheessa (Fairbanks ja Abbott 2016).

Mendel omisti kolme Darwinin tärkeää teosta. Nämä olivat *The Origin of Species*, josta Mendelillä oli Stuttgartissa vuonna 1863 ilmestynyt saksankielisen käännöksen *Über die Entstehung der Arten* toinen painos, sekä *The Variation of Animals and Plants under Domestication* ja *The effects of Cross- and Self-Fertilization in the Vegetable Kingdom* vuodelta 1876. Näihin kaikkiin kirjoihin hän oli tehnyt alleviivauksia ja reunamerkintöjä (de Beer 1964). On aivan selvää, että Mendel kannatti Darwinin teoriaa lajien kehityksestä. Hän kirjoittaa *Pisum*-työnsä johdannossa (Mendel 1982) risteytyskokeidensa tarkoituksesta seuraavasti:

Vaatii tosin rohkeutta ottaa suorittaakseen niin laajakantoisen työ; kuitenkin se näyttää olevan ainoa oikea tie, jolla voidaan saavuttaa ratkaisu kysymykseen, jonka merkitys-tä elämänmuotojen kehityshistorialle ei voida aliarvioida.

Mendelin työn motiivina oli siis periytymisen mekanismin selvittämisen ohella myös etsiä ratkaisua lajien syntyyn. Brittiläisen evoluutiobiologin Gavin de Beerin huolellisen analyysin mukaan Mendel ei ainoastaan kannattanut Darwinin luonnonvalintaan perustuvaa evoluutioteoriaa, vaan täydensi sitä sen puuttuvien elementtien osalta (de Beer 1964). Darwinilla ei ollut selvää käsitystä muuntelun alkuperästä eikä periytymisen mekanismista. Muuntelun alkuperän ongelmaan Mendel tarjosi ratkaisuksi perintötekijöiden uudelleen järjestäytymisen (geneettisen rekombinaation) sukupuolisolujen muodostumisen ja hedelmöityksen vuorottelun kautta. Periytymisen mekanismin ongelmaan Mendel puolestaan esitti ratkaisuksi oman korpuskulaarisen teorian kappalemaisista perintötekijöistä, joka poisti periytymisen sekoittumisteoriasta syntyvän pulman valintateoriasta, kuten edellä on selitetty.

Miksi sitten Mendel ei vuoden 1866 julkaisunsa jälkeen mainitse Darwinia nimeltä, vaikka julkaisun eräät jaksot ovat jäljitettävissä Darwinin *Lajien synty* teokseen, kuten Daniel Fairbanks ja Scott Abbot (2016) ovat selvästi osoittaneet? de

Beerin (1964) mukaan syy oli poliittinen. Silloisessa Itävalta-Unkarissa vallitsi vanhoillinen ilmapiiri, ja lisäksi Mendelin kotiseutu Määri, joka nykyisin on osa Tšekin tasavaltaa, oli valtakunnassa alistetussa asemassa. Tästä oli seurauksena sananvapauden rajoituksia ennakkosensuurin muodossa. Esimerkiksi Mendelin tutkija-kollegaa, Antonin Fričää, estettiin selostamasta Darwinin teoriaa Prahassa. Jos Mendel olisi julkaisussaan maininnut eksplisiittisesti Darwinin nimen ja tämän evoluutioteorian, olisi hän myös joutunut ottamaan selvänaisesti kantaa evoluutioteoriaan ja olisi epäilemättä asettunut sen puolelle. Tämä oli de Beerin (1964) mukaan kuitenkin poliittisesti mahdotonta sen ajan Määrissä ja olisi kenties johtanut julkaisun sensuroimiseen.

Tarkempi tutkimus ei kuitenkaan tue ajatusta, että syy Darwinin nimen mainitsematta jättämiseen olisi ollut poliittinen, vaikkakin tällainen ilmapiiri Itävalta-Unkarissa silloin vallitsikin. Mendelin tuskin tarvitsi välttämättä pelätä julkaisunsa sensurointia, sillä vuonna 1865 saman tieteellisen yhdistyksen tammikuun kokouksessa, jossa Mendel esitelmöi helmi- ja maaliskuussa, hänen hyvä ystävänsä Alexander Makowsky piti esitelmän Darwinin teoriasta ja asetui sen kannalle (Makowsky 1866) ilman, että sensuuri tähän puuttui. Fairbanksin henkilökohtaisen tiedonannon mukaan Darwinin nimen mainitsematta jättäminen saattaa johtua siitä, että Mendelillä ei ollut tapana mainita nimeltä elossa olevia tutkijoita, joihin hän viittaa. Hän ei esimerkiksi mainitse Nägeliäkään nimeltä *Hieracium*-tutkimuksessaan (Mendel 1870), vaan käyttää tästä ilmaisuja ”eräs kuuluisa *Hieracium*-spesialisti”.

Käsitykset perinnöllisyydestä 1800- ja 1900-luvun taitteessa ja sen jälkeen

Darwinin elämä päättyi vuonna 1882 ja Mendelin kaksi vuotta myöhemmin. Molempien henkinen perintö kuitenkin elää ja kukoistaa edelleen. Tieteen kehityksen tuon hetkisessä vaiheessa alkoi genetiikassa vakiintua kaksi keskeistä teoriaa, jotka ovat ratkaisevia myös evoluutioteorian kannalta. Niistä ensin jalansijaa saanut on August Weismannin vuonna 1892 luoma oppi, jonka mukaan hankitut ominaisuudet eivät periydy, ja jota kutsutaan Weismannin doktriiniksi. Hieman myöhemmin

lähti kehittymään teorioista toinen, kun Gregor Mendelin vuonna 1866 julkaisemien risteytyskoekien merkitys oivallettiin vuonna 1900. Tämä teoria on oppi kappalemaisista perintötekijöistä, joita tanskalainen Wilhelm Johannsen alkoi vuonna 1909, 50 vuotta Darwinin *Lajien synty* -teoksen ilmestymisen jälkeen, kutsua geeneiksi (Johannsen 1909).

Biologisen evoluution välttämättömät ehdot, periaatteet, joita voidaan kutsua evoluutioteorian postulaateiksi, ovat muuntelun periaate, perinnöllisyyden periaate ja valinnan periaate. Yhdessä ne samalla muodostavat biologisen evoluution riittävän ehdon. Perinnöllisyystieteen kaikkein uusimmat havainnot viittaavat siihen, että nämä evoluutioteorian keskeiset perusteet ovat osaksi mullistumassa (Portin 2012 a, 2012 b). Valinnan periaate näyttää silti edelleen säilyttävän alkupe räisen sisältönsä, jonka mukaan olosuhteisiin parhaiten sopeutuneet yksilöt saavat eniten jälkeläisiä, mistä seuraa, että populaation keskimääräinen sopeutuneisuus koko ajan kasvaa edellyttäen, että sopeutuminen riippuu edes osaksi geeneistä, mikä puolestaan on osoitettu oikeaksi ajatukseksi. Sen sijaan luonnossa verraten äskettäin havaittu uusi ilmiö, sukupolvien yli ulottuva epigeneettinen periytyminen näyttää pakottavan laajentamaan muuntelun ja perinnöllisyyden periaatteiden sisältöä (Portin 2012 a, 2012 b).

Epigeneettinen periytyminen tarkoittaa geenien tiettyjen toiminnan säätelyn muotojen periytymistä solusukupolvelta ja vieläpä, ainakin joissakin tapauksissa, yksilösukupolvelta seuraavalle polvelle (Gerhart ja Kirschner 2007). Kyse on siis itse asiassa geenien toimintatilan periytymisestä. Epigeneettisessä periytymisessä näyttäisi siis olevan kyseessä hankittujen ominaisuuksien periytyminen, sillä geenien toiminnan säätelyn muutokset johtuvat viime kädessä aina ympäristöstä, eli ne ovat ”hankittuja”. Mieluummin kuin hankituista ominaisuuksista, on tässä yhteydessä kuitenkin oikeampaa puhua hankituista geenitoiminnan tiloista.

Epigeneettiset muutokset muodostavat uuden aikaisemmin tuntemattoman perinnöllisen muuntelun muodon. Evoluutioteoriassa on siis laajennettava muuntelun käsitteen sisältöä. Kun tähän saakka on ajateltu vain geneettisen muuntelun ole-

van merkityksellistä evoluutiossa, on nyt otettava huomioon myös perinnöllinen epigeneettinen muuntelu. Epigeneettinen periytyminen mullistaa myös käsityksemme periytymisen mekanismista. Periytyvää eivät olekaan ainoastaan geenit, vaan myös niiden toiminnan tilat. Sen sijaan itse perinnöllisyyden käsitettä ei näytä olevan tarvetta muuttaa. Perinnöllisyys on edelleen se luonnon ilmiö, että toisilleen sukua olevat yksilöt muistuttavat toisiaan enemmän kuin populaation yksilöt keskimäärin.

Biologiassa on parhaillaan meneillään suuri ja syvälinen muutos. Sen kaksi keskeistä paradigmaa, perinnöllisyyttä ja periytymistä koskeva mendelistinen paradigma sekä elollisen luonnon kehitystä koskeva darwinistinen paradigma ovat murroksessa. Yhdysvaltalainen tieteen historioitsija ja filosofi Evelyn Fox Keller on kutsunut biologian kehityksen nykyistä vaihetta systeemibiologian aikakaudeksi (Keller 2005). Sille on ominaista se, että kun aiemmin pyrimme rakentamaan kuvan kokonaisuudesta lähtemällä sen osista, alamme nyt soveltaa ajatustapaa, joka korostaa kokonaisuuden ja sen osien historiallista keskinäisriippuvuutta ja yhteistä kehitystä. Toisin sanoen olemme siirtymässä lineaarisista ajatusrakennelmista verkostomaisia vuorovaikutussuhteita käsitteleviin malleihin.

Lähteet

Bartsocas, Christos S. (1984) Aristotle: The father of genetics. *Philosophical Inquiry* 6: 35–38.

Crick, Francis (1970) Central dogma of molecular biology. *Nature* 227: 561–563.

Crick, Francis H. C. (1958) On protein synthesis. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 12: 138–167.

Darwin, Charles (1868) *The Variation of Animals and Plants under Domestication*. John Murray. London.

Darwin, Charles (1871) Pangenesis. *Nature* 3: 502–503.

Darwin, Charles (1913) *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Second Edition. John Murray. London.

Darwin, Charles (2015) *Ihminen polveutuminen ja sukupuolivalinta*. Suomentanut Antto Leikola. Terra Cognita. Helsinki.

de Beer, Gavin (1964) Mendel, Darwin, and Fisher (1865–1965). *Notes and Records of the Royal Society of London* 19: 192–226.

de Vries, Hugo (1889) *Intracellulare pangenesis*. Gustav Fischer. Jena.

de Vries, Hugo (1901) *Die Mutationstheorie. Bd. 1. Die Entstehung der Arten durch Mutation*. Veit & Co. Leipzig.

Fairbanks, Daniel J. ja Abbott, Scott (2016) Darwin's influence on Mendel: Evidence from a new translation of Mendel's paper. *Genetics* 204: 401–405.

Fairbanks, Daniel J. ja Rytting, Bryce (2001) Mendelian controversies: A botanical and historical review. *American Journal of Botany* 88: 737–752.

Galton, Francis (1870) Experiments in pangenesis, by breeding

from rabbits of a pure variety, into whose circulation blood taken from other varieties had previously been largely transfused. *Proceedings of The Royal Society of London* 19: 393–410.

Galton, Francis (1871) Pangenesis. *Nature* 4: 5–6.

Galton, Francis (1876) A Theory of Heredity. *The Journal of the Anthropological Institute of Great Britain and Ireland* 5: 329–348.

Gerhart, John ja Kirschner, Marc (2007) The theory of facilitated variation. *Proceedings of The National Academy of Sciences USA* 104: 8582–8589.

Hoppe, Brigitte (1998) Das Aufkommen der Vererbungsforschung unter dem Einfluss neuer methodologischen und theoretischen Ansätze im 19. Jahrhundert. Teoksessa Jahn, I. (toim.), *Geschichte der Biologie*, s. 386–419. Gustav Fischer. Jena.

Johannsen, Wilhelm (1909) *Elemente der exakten Erblichkeitslehre*. Gustav Fischer. Jena.

Johannsen, Wilhelm (1920) *Perinnöllisyys kokeiden valossa. Katsaus perinnöllisyystutkimuksen historiaan ja tärkeimpiin tuloksiin*. Suomentanut Kaarlo Teräsvuori. WSOY. Porvoo.

Johannsen, Wilhelm (1926) *Elemente der exakten Erblichkeitslehre*. Kolmas painos. Gustav Fischer. Jena.

Keller, Evelyn Fox (2005) The century beyond the gene. *Journal of Biosciences* 30: 3–10.

Kuhn, Thomas S. (1962) *The Structure of Scientific Revolutions*. The University of Chicago Press.

Kuhn, Thomas S. (1966) *The Structure of Scientific Revolutions*. Kolmas laajennettu laitos. The University of Chicago Press.

Liu, Yongsheng ja Li, Xijiu (2016) Darwin's Pangenesis as a molecular theory of inherited diseases. *Gene* 582: 19–22.

Makowsky, Alexander (1866) Über Darwin's Theorie der organischen Schöpfung. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn (Sitzungs-Berichte)* 4: 10–18.

Mendel, Gregor (1866) Versuche über Pflanzenhybriden. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn* 4: 3–47.

Mendel, Gregor (1870) Über einige aus künstlichen Befruchtung gewonnene Hieracium-Bastarde. *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn* 8: 26–31.

Mendel, Gregor (1982) Kokeita kasvihybrideillä. Suomentanut Petter Portin. *Luonnon Tutkija* 86: Lisäniide.

Mitchell, P. Chalmers (1888) Weismann on heredity. *Nature* 38: 156–157.

Nogler, Glan A. (2006) The lesser-known Mendel: His experiments on Hieracium. *Genetics* 172: 1–6.

Nordenskiöld, Erik (1927–1929) *Biologian historia yleiskatsauksellisesti esitettynä. I–III*. Suomentanut T. J. Hintikka. WSOY. Porvoo.

Nägeli, Carl (1898) *A Mechanico-Physiological Theory of Organic Evolution*. Open Court Publishing Company. Chicago.

Penzlin, Heinz (1998) Die Entwicklungsphysiologie. Teoksessa Jahn, I. (toim.), *Geschichte der Biologie*, 441–460. Gustav Fischer. Jena.

Portin, Petter (1967) Antiikin filosofien käsitteitä perinnöllisyydestä. *Turun Yliopilas XIV*: 34–41.

Portin, Petter (2009) Evoluutioteorian kehitys Darwinista nykypäivään. *Tieteessä tapahtuu* 27 (8): 3–13. Faculty of Medicine, University of Alberta, Edmonton, AB T6G 2H7, Canada

Portin, Petter (2012 a) Mullistaako epigeneettinen periytyminen evoluutioteorian perusteet? *Tieteessä tapahtuu* 30 (2): 26–34.

Portin, Petter (2012 b) Does epigenetic inheritance revolutionize the foundations of the theory of evolution? *Current Topics in Genetics* 5: 49–59.

Portin, Petter (2015 a) Gregor Mendelin työn juuret ja hedelmät: 150 vuotta perinnöllisyyden peruslakien keksimisestä. *Tieteessä tapahtuu* 33 (2): 3–12.

Portin, Petter (2015 b) The development of genetics in the light of Thomas Kuhn's theory of scientific revolutions. *Recent Advances in DNA and Gene Sequences* 9: 14–25.

Tirri, Rauno, Lehtonen, Juhani, Lemmetyinen, Risto, Pihakaski, Seppo ja Portin, Petter (2003) *Biologian sanakirja*. Uudistetun laitoksen 2. painos. Otava. Helsinki.

Weismann, August (1883) *Über die Vererbung*. Gustav Fischer. Jena.

Weismann, August (1885) *Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung*. Gustav Fischer. Jena.

Weismann, August (1892) *Das Keimplasma; eine Theorie der Vererbung*. Gustav Fischer. Jena.

Weismann, August (1896) Germinal selection. *The Monist* 6: 250–293.
Wilkins, Adam S. (1996) Are there ‘Kuhnian’ revolutions in biology? *BioEssays* 18: 695–696.
Zirkle, Conway (1935) The inheritance of acquired characters and the provisional hypothesis of pangenesis. *The American Naturalist* 69: 417–445.

Sähköiset lähteet

1. https://en.wikipedia.org/wiki/Blending_inheritance (haettu 22.2.2016)
2. https://en.wikipedia.org/wiki/Particulate_inheritance (haettu 22.2.2016)
3. <https://en.wikipedia.org/wiki/Pangenesiis> (haettu 23.2.2016)
4. <https://en.wikipedia.org/wiki/Germline> (haettu 23.2.2016)
5. https://en.wikipedia.org/wiki/Fleeming_Jenkin (haettu 22.2.2016)
6. https://en.wikipedia.org/wiki/Germ_plasm (haettu 17.7.2016)
7. https://en.wikipedia.org/wiki/Carl_N%C3%A4geli (haettu 17.7.2016)
8. <http://members.shaw.ca/mcfetridge/darwin.html>. (haettu 29.8.2016)

Kirjoittaja on Turun yliopiston perinnöllisyystieteen emeritusprofessori.

KIRJOJA JA PALKINTOJA TIETEEN PÄIVILLÄ

”Maailmassa sattuu, tieteessä tapahtuu” (**Juha Kare**) oli yksi tiedeaforismeista, joka näkyi raitiovaunujen ja metrojen näytöillä Helsingissä tammikuun alkupuolella. Tieteen päivillä julkaistiin *Tiedeaforismikirja. Uusia ajatelmia tieteestä* (toim. **Timo Salo**, Into 2017), johon on valikoitu parhaimmista Tieteen päivien ja Suomen aforismityhdistyksen järjestämästä valtakunnallisesta tiedeaforismikilpailusta.

Tieteen päivien kirja *Kaikki vapaudesta* (toim. **Kari Enqvist, Ilari Hetemäki ja Teija Tiilikainen**, Gaudeamus 2017) julkaistiin myös päivien aikana. Siinä on valikoima Tieteen päivien esitelmien pohjalta tehtyjä artikkeleita ja tietoiskuja.

Vuoden tiedekirja -palkinto 2016 myönnettiin **Marjo Laitalalle** ja **Vesa Puuroselle** teoksesta *Yhteiskunnan tahra? Koulukotien kasvattien vaietut kokemukset* (Vastapaino 2016). Kunniamaininnan sai **Ilkka Hanskin** teos *Tutkimusmatkoja saarille. Luonnon monimuotoisuutta kartoittamassa* (Gaudeamus 2016). Palkinnon myöntävät Tieteellisten seurain valtuuskunta ja Suomen tiedekustantajien liitto. Palkinto rahoitetaan Kopioston keräämillä tekijänoikeuskorvauksilla. Palkintoraatiin kuuluivat professori **Erik Bonsdorff**, dosentti **Ulla-Maija Peltonen** ja professori **Jukka Rantala**. Raadin sihteerinä toimi Tieteellisten seuran valtuuskunnan julkaisupäällikkö **Johanna Lilja**. Vuoden tiedekir-

ja -raati päätti tavoitella palkittavaksi teosta, joka herättäisi yhteiskunnallista keskustelua ja saisi lukijan ajattelemaan uudella tavalla.

Professoriliitto valitsi Vuoden Professoriksi 2017 meribiologian professori **Erik Bonsdorffin** Åbo Akademiasta. Valinta julkistettiin ”Professorit itsenäisyyttä rakentamassa” -seminaarissa Tieteen päivillä. Bonsdorffilla on pitkä ja syvälinen kokemus meribiologian ja ympäristötutkimuksen aloista sekä Suomessa että ulkomailla. Tärkeimmäksi työtavakseen hän mainitsee toimimisen kansainvälisissä tutkimusverkostoissa. Itämeren lisäksi hän on tutkinut meriä globaalisti muun muassa arktisilla merialueilla, Euroopan rannikkovesillä sekä subtropiikeissa. Bonsdorff oli Tieteen päivillä puheenjohtajana sessiossa ”Uhattu Itämeri – Den hotade Östersjön”, joka on nähtävissä myös YouTubesta Tiedetv:n kanavalta.

Vuoden 2017 Björn Kurtén -palkinnon sai professori **Marja Simonsuuri-Sorsa**. Hänen ansiostaan on saatu lisää tietoa Suomen paleontologiasta ja sukupuuttoon kuolleen *Deinotherium*-norsun suvusta. Hän on ansiokkaalla tavalla ottanut talteen arvokkaan fossiilin, lahjoittanut sen Luonnontieteelliselle museolle ja saattanut sen tutkijoiden käyttöön.

MERIHISTORIAN PÄIVÄT 2017 SUOMI SAARENA – FINLAND SOM EN Ö – FINLAND AS AN ISLAND

Suomen merihistoriallinen yhdistys ja Suomen meriarkeologian seura järjestävät Merihistorian Päivät Kotkassa Merikeskus Vellamossa 24.–26.3.2017. Yhteistyökumppanina on Suomen merimuseo ja teemana Suomi saarena. Kolmipäiväinen Merihistorian päivät -seminaari kokoaa yhteen merihistoriasta, meriarkeologiasta, merietnologiasta ja laivahistoriasta koostuvat tutkijat ja alan harrastajat. Kansainvälisen seminaarin aiheena on merellisten yhteyksien merkitys maamme yhteiskunnalliselle, taloudelliselle ja henkiseen kehitykselle.

Ohjelmassa painotetaan lauantaina merihistoriaa ja sunnuntaina meriarkeologiaa. Lisäksi perjantaina järjestetään tutkijatapaaminen ja keskustelutilaisuus. Osallistujilla on vapaa pääsy Merikeskus Vellamon näyttelyihin. Katso ohjelma merihistoriallisen yhdistyksen sivuilta: <http://www.suomenmerihistoriallinenyhdistys.fi/>.