

X EVOLUUTIOTUTKIMUKSEN JA POPULAATIOGENETIIKAN VAIHEITA

A Kehitysteoriat; Darwinismi ja mutaatioteoria

Fossiilien merkitys evoluutioajattelun tukena ymmärrettiin jo varhain (Xenofanes 576-480). Peruselementit ja kehityksen järjestys (kasvit-->eläimet) tulivat varhain esille (Empodokles 495-435). Pliniuksen (23-79) Luonnonhistoria oli perusteos n. 1500 v. Fossiilien selitys (Leonardo da Vinci (1452-1519). Haarautuvat sukupuut, risteymät jne. Carl von Linné (1707-78), maaeliöiden synty merieliöistä de Maillet (1656-1738) jne. James Hutton (1726-97) maapallon ikä rapautumisilmiöistä, ja Lyell (1797-1875) *Geologian perusteet*; perusta darwinismille. Oppi hankittujen ominaisuuksien periytymisestä; de Lamarck (1744-1829), Katastrofiteoria; Cuvier (1769-1832). Charles Darwin (1809-1882) purjehti Beagle-laivalla maailman ympäri (1831-36); 1842 valmistui luonnos (35 siv.) evoluutio-kirjaa varten, 1844 uusi versio 230 siv., 1856 suunnitelma 4-osaista evoluutio-kirjaa varten. V. 1858 kirja oli melkein valmis, kun Alfred Russel Wallace lähetti luonnonvalintaa koskeneen artikkelinsa itä-Intiasta. Darwinin teosten lyhennelmä ja Wallacen artikkeli julkaistiin yhdessä 1858, ja Darwinin varsinainen pääteos 1859 Lajien kehitys luonnonvalinnan vaikutuksesta.

Ensimmäisiä tutkimuksia evoluution syistä mm. R.J.T. Gulick tutki Hawajilla maakotiloiden kehitystä isolaation ja sattuman vaikutuksesta 1872-->, joihin myöhemmin perustui Sewall Wright in random drift-teoria (Gulickin efekti--Wrightin efekti). Populaation merkitys evoluution yksikkönä tuli esille (Galton, Darwin, Weissmann, Bateson, deVries ym.) 1800-luvun lopulla.

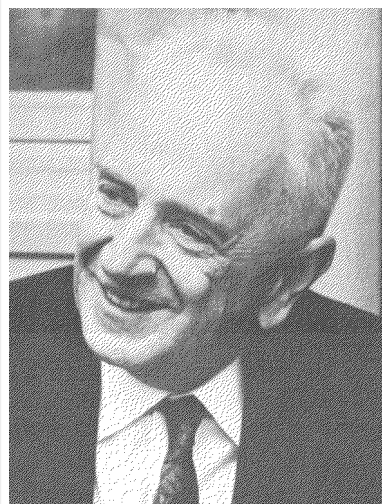
B Populaatiogenetiikka

Mendelin lait (1900--->) tulivat tunnetuiksi, Pearsonin kaava ja Hardy-Weinbergin laki sovelsivat niitä populaatioihin. Thomas Hunt Morgan,

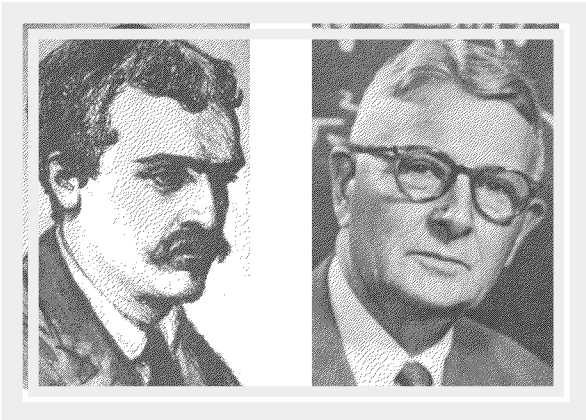
Hermann J. Muller; ym. 1910-luvulla sekä myöhemmin mm. C.D. Darlington, R.A. Fisher, J.B.S. Haldane, J.S. Huxley, R. Mather; ym. (Engl.) ; B. Rensch, N.W. Timofeeff-Ressovsky (Saksa); S.S. Chetverikov, N.P. Dubinin, I.I. Schmalhausen, Th. Dobzhansky USSR; E. Mayr, J.T. Patterson, C.G. Simpson, G.L. Stebbins, S. Wright, ja Dobzhansky ym. USA loivat pohjan kokeelliselle populaatiotutkimukselle ja evoluution matemaattiselle analyysille. Kokeista mainittakoon mm. bakteerien evoluutio antibioottiresistenssin suhteen, hyönteisten mukautuminen DDT:n käyttöön.

Inversiopolymorfismi ja sen kausivaihtelut löydettiin luonnossa ja vahvistettiin koeolosuhteissa (**Theodosius Dobzhansky** ja Boris A. Spassky ; *Drosophila*-kantojen avulla); Dobzhanskyn ym. kokeet *Dros. pseudo-obscura* ym. inversiotyypit A-D, AC:n

Theodosius Dobzhansky



yleistyminen syys-talvikaudeksi myös häkkikasvatuskokeissa. Timofeeff-Ressovskyn *Adelia bipunctata*-työt (Berlin), S. Wright; matem. analyysi; hybridin adaptaatioetu; sama pohjoisten ja eteläisten rotujen muodostuksessa.



J.B.S. Haldane ja Sewall Wright

C Teollisuusmelanismi

Heslop Harrison havaitsi 1926 mittariperhosten tummat muodot; selitys teollisuus aiheuttaa muutoksen perhosten värissä --> mutageeni-teoria; oletetut mutageenit: mangaanisulfaatti ja lyijynitraatti; Harrisonin mukaan positiivisia tuloksia myös kasvatuskokeissa.

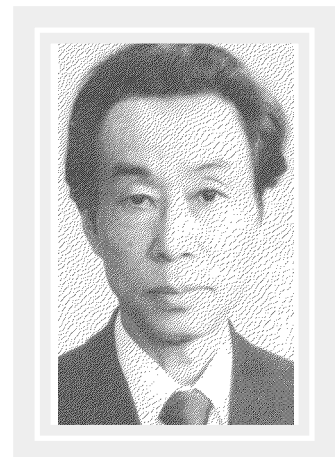
1950-luvulla **H.B.D. Kettlewell** (Oxford) uusi selitys teollisuusmelanismille: esim. Koivumittarin Biston betularian tumma muoto carbonaria (luultavasti identtinen amer. lajin *Amphidasis cognataria* kanssa) yleisty suojavärinsä takia; syynä siis luonnonvalinta. Tumma muoto havaittiin ensi kerran Manchesterin seudulla 1848; Tumman muodon kasvava levinneisyys teollisuusseuduilla on selvä. Vuonna 1953 Birminghamin seudulla 621:sta yksilöstä 90% oli tummia ja 10% vaaleita. Kokeet: 984 perhosta 488 tummaa ja 496 vaaleata päästettiin vapaaksi vaalearunkoiseen metsään pyydyksiin 34T /62V. Sama koe Birminghamin metsissä; 630: 493T ja 137V vapaaksi pyydyksiin: 2x määrä tummia verrattuna vaaleisiin; tulos tukee valintaa. Suojavärin vaikutus on ilmeinen. Asian varmistamiseksi 1955 Niko Tinbergen (Oxford) elokuvasi kokeet, tuloksena oli selvä selektio lintujen perhospyynnissä. Tumma väri oli vaikeampi huomata puiden tummilta rungoilta. Vastaavia havaintoja ja kokeita on tehty sittemmin muilla lajeilla, mm. *Procus literosa* Sheffieldin seudulla, *Tethea ocularis*, *Cleora rependata* ym.

D Selektionismi / neutralismi

Geenien suuri määrä ja mutaatiopaine ovat synnyttäneet ns. neutraaliteorian (Motoo Kimura ym. Natl. Inst. of Genetics, Japani), jonka mukaan vain pieni osa eliön geenien kehityksestä, mutaatioiden fiksoitumisesta on valinnan vaikutusta suurin osa geneeistä muuntuu sattumanvaraisesti, mikä lisää variaatiota, koska kaikki alleelit ovat lähes samanarvoisia. Esim. monilla aminohappovaihdoksilla ei ole olennaista vaikutusta proteiinin toimintaan, eri alueet proteiineista ovat valinnan suhteen erilaisia. Tasaiseen valinnattomaan muuttumiseen ajan funktiona perustuu myös molekyylikellohypoteesi, jolla tietyn proteiinin ominaisuuttumisnopeuden avulla voidaan arvioida kehitykseen kulunutta aikaa. John Gillespie (UC Davis) on kuitenkin havainnut molekyylikellon olevan sovussa myös valinnan ohjaaman kehityksen teorian kanssa. Hiljaisten l. neutraalien mutaatioiden vakiintumisfrekvenssi voi olla tasainen, mutta suurempi kuin valinnanohjaamien, koska haitallisia muutoksia on ilmeisesti enemmän valinnanohjaamien joukossa, jolloin edullisten mutaatioiden syntyminen ja fiksoituminen on myös harvinaisempaa.

E Molekyyli evoluutiotutkimus

Proteiinien aminohappokoostumuksen selvittäminen, sekventointi ja tulosten luettelointi: esim. vuosittainen Atlas of Protein Sequence and Structure on tehnyt mahdolliseksi laajat tietokoneanalyysit rakenteiden sukulaisuudesta ja muutoksista lajien välillä. Eniten tutkittuja proteiinirakenteita on ollut mm. sytokromi C (kymmenistä eri lajeista; mm. Emil L. Smith, UCLA; Emanuel Margoliash, Abbott Labs; Shung Kai Chan ja I. Tulloss U.Kentucky; Karl M.Dus, Knut Sletten ja Martin D. Kamen UC SD ym. Margaret



Motoo Kimura

Oakley Dayhoff ym. ovat kehittäneet ohjelmia molekyyli evoluution analysoimiseksi sukupuuta varten ja esihistoriallisten alkusekvenssien jäljittämiseksi yhdessä fossiilitutkimuksen kanssa (Elso S. Barghoorn, Harvard ym). Esim. Sytokromi C:n historiaa on seurattu yli 1.2 miljardia vuotta taaksepäin (Richard E. Dickerson ym.) Hemoglobiinin molekyyli rakenteen kehitystä ovat tutkineet mm. Emil Zuckerkandl ja Linus Pauling. Evoluutiopuussa vakiintuneiden aminohappokorvautumisten määrät kuvaavat muotojen tai lajien etäisyyttä.

F Alkusyntyteoriat, elämän alkukehitys

Alkusyntyteoriat ovat vanhoja; Jo antiikin aikana Anaxagoras, Anaximandros pohtivat eliöiden ilmaantumista jne. Pasteurin kokeet vaimensivat spontaanin alkusynnyn kannatusta. Panspermia-->ohjattu panspermia--->Sivilisaatio-hypoteesit elämän ilmaantumisesta: (Arrhenius, Fermi, Haldane, Crick ym.) sisältävät oletuksen, että elämä on tullut maapallolle muualta avaruudesta alkeellisessä orgaanisten molekyylien muodossa; todisteena on mm. pidetty sitä, että meteoriittien yhdisteet ovat samoja kuin Millerin kokeissa.

Alkumaapallon olosuhteet ja elämän synty-hypoteesit: J.B.S. **Haldane** 1929 : kaasukehä on ollut hapeton, kemiallisen evoluution pääpiirteet. 1932 Alexandr I. **Oparin**: Julkaisu elämän synnystä maapallolla, 1936 Kirja , 1938 käännettiin englanniksi: " The Origin of Life on Earth" Biosfäärin synty. Harold **Urey** ja Stanley L. **Miller** (Univ. of Chicago) yrittivät 1953 alkukaasukehän koostumuksen ja alkumaapallon tapahtumien jäljittelyä; ns. Millerin laitteen toiminnan tuloksena syntyi monia orgaanisia yhdisteitä mm. aminohappoja.

Muita vastaavia kokeita alkuolosuhteita jäljitellen: Sidney W. **Fox** (Southern Univ. Illinois) ; aminohappojen ketjuuntuminen, protenoidien synteesi, Gerhard **Schramm**: nukleosideja ja nukleotideja, Melvin **Calvin** (UC,Berkeley); hiilihydraatteja, Leslie E. **Orgel** (Salk Inst., La Jolla) nukleotidiketjuja.

1980-luvun alussa Thomas R. **Cech** (Univ. Colorado, Boulder) ja Sidney Altman

(Yale Univ., New Haven) osoittivat, että RNA voi toimia myös entsyyminä (Nobel-palk. 1986).

Walter **Gilbert** (1986) esitti hypoteesin, että RNA-maailma on ollut jo ennen DNA-eliöitä; siirtyminen haploidiasta diploidiaan molekyyli tasolla. Jack

W. Szostak ym. (MIT, ja Gen. Hosptl) RNA-entsyymejä, jotka katkovat ja paikkaavat RNA:ta. S. on yrittänyt myös niiden

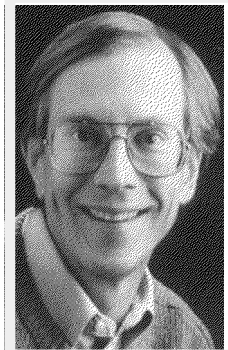
sitomista kelmuihin. Muista RNA-maailman tutkijoista mainittakoon Manfred Eigen (MPI, Biol. Chem., Göttingen) ja Gerald F. Joyce (Res. Inst. Scripps Clinic, Cal.)

Myös keinotekoisia replikoitumiskykyisiä molekyyliä on etsitty , mm. Julius Rebeck, Jr. ym. (MIT) amino adenosine triacid ester (AATE)on koeputkessa kahdentuva molekyyli, jonka yhteys elämän alkuvaiheisiin on kuitenkin vaikea selittää.

Ensimmäisten solujen ja aineenvaihdunnan evoluutiosta on myös uusia teorioita: mm. Günter Wächtershäuser; alkukehitys kiilleliuskeessa; kunnes solukelmut kehittyivät. Toinen on Christian **de Duve** n thioesteri-hypoteesi ensimmäisten biokemiallisten reaktioiden energialähteenä jo ennen RNA:n ilmaantumista.

G Yleistä henkilö- ja tapahtumahistoriaa

- 1735 Carl v. Linné *Systema Naturae*, eliökunnan systemaattisen nimistön
- 1798 T.R. Malthus julkaisi kirjan; *An Essay on the Principle of Population*, joka ilmeisesti oli Darwinin luonnonvalinta-teorian ideana.
- 1809 J.B. de Monet Lamarck'in kehitysteoria



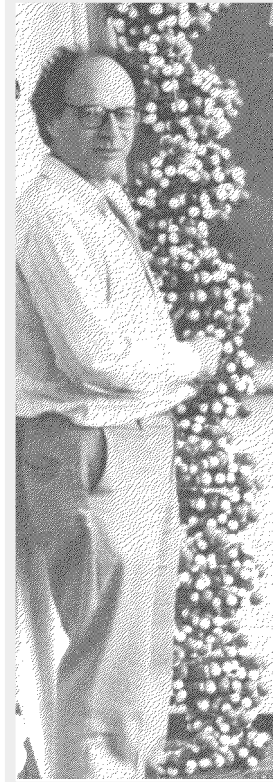
Thomas R. Cech



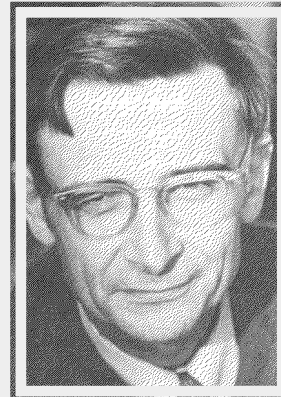
Lynn Margulis

- 1831, 27.12. Beagle-laivan lähtö, ja saapuminen 1833,
15.9. Galapagos- saarille
- 1859 Charles Darwin: *On the Origin of Species*.
- 1861 L. Pasteur kumosi eliöiden (mikrobien) spontaanisen synnyn
- 1870-luvulla J.R.T. Gulick havaitsi random drift ilmiön Hawaijin maakotiloissa (puuetanoissa)
- 1900 K. Pearson kehitti chi-neliö-testin
- 1901 H.de Vries otti käyttöön MUTAATIO-termin perimänmuutoksille
- 1908 G.H. Hardy ja W. Weinberg kehittivät H-W:n tasapainolain
- 1912 A. Wegener esitti mannerliikuntoteoriaansa
- 1921 R.B. Goldschmidt julkaisi ensimmäisen analyysin teollisuusmelanismista
- 1926 S.S. Chetverikov alkoi villien Drosophila-populaatioiden geneett. analyysin
- 1927 J.B.S. Haldane oletti värimuodostusgeenien sukulaisuuden eri eläinryhmissä
- 1930 R.A. Fisher julkaisi kirjan; *The Genetic Theory of Natural Selection*.
- 1931 S. Wright: *Evolution in Mendelian Populations*; Nämä yhdessä J.B.S. Haldanen kirjoitusten kanssa julkaistiin nimellä: *A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection*. Ne muodostivat populaatiogenetiikan matem. perustan.
- 1934 P.L. d Heritier ja G. Teissier osoittivat Drosophilan geenistön muuttumisen.
- 1936 T. Dobzhansky ja A.H. Sturtevant: inversioeroihin perustuva sukupuun
- 1937 Theodosius Dobzhansky: *Genetics and the Origin of Species*
- 1944 Dobzhansky: *Dros. pseudoobscura ja persimilis* lajiryhmien fylogenia
- 1954 E.S. Barghoorn & S.A. Tyler: proterozooiset mikro-organismien fossiilit
- 1956 H.B. Kettlewell: koivumittarin värin evoluutio (teollisuusmelanismi; Englanti)
- 1962 E. Zuckerkandl & L. Pauling: teoria hemoglobiinin yhteisestä alkuperästä
- 1963 E. Margoliash: sytokromi C :n kehitys ja variaatio fylogeneettisen sukupuun perustana
- 1966 E. Mayr: *Animal Species and Evolution*.
R.C. Lewontin & J.L. Hubby: Elektroforeesin käyttö proteiinien vertailussa D. pseudoobscuran eri populaatioissa;
H.Harris: entsyymipolymorfismin tutk. eri populaatioissa elektroforeesin avulla.
- 1968 J. Morgan, D.P. McKenzie & X. lePinchon mannerlaattateoria liikuntojen selitykseksi.
M. Kimura: neutraaligeeni-hypoteesi ja lajiutumisen
- 1977 A. Knoll & E.S. Barghoorn : Mikrofossiileja arkeiselta ajalta (>3400 miljoonan v. takaa)
- 1980 A.R. Templeton: uusi teoria founder efektin osuudesta lajiutumisessa
- 1981 Lynn Margulis: *Symbiosis in Cell Evolution*. Organelli-evoluutio symbioosin kautta

Walter Gilbert



E.O. Wilson



Dobzhansky ja muita evoluutiotutkijoita:

