

Sagedased puudujäägid evolutsioonibioloogia eksamil: fitness ja koadaptatsioon

1. *Fitness*

Vaatamata suulistele jõupingutustele loengutel on paraku nii, et eksamitöid parandades sõelub aasta-aastalt välja korduvaid probleemseid küsimusi. Sageli kahjuks ka muidu igati ladusate vastuste puhul. Üheks neist on mõiste **fitness**, mida ma tõlgin eesti keelde sõnaga “kohanemus”. Tavaliselt palun seda mõistet lahti seletada seoses küsimusega, mis puudutab adaptatsiooni või siis looduslikku valikut. Kuid tänu oma universaalsusele evolutsiooniteoorias, on *fitness* kasutatav vaat et üle kogu evolutsiooniga haakuvate teadmiste ruumi. *Fitness* kui termin on üldine ka selles mõttes, et ta on rakendatav nii suguliselt kui ka mittesuguliselt paljunevatele organismidele.

Fitness on väga lihtne ja samas üpris oluline mõiste. Paraku, nagu näitab eksamitööde parandamise praktika, ei kuulu ta nende mõistete hulka, mille seletuse nutikas üliõpilane suudab tuletada “puhtast intelligentsist”: *fitness* on ühtlasi väga konkreetne mõiste. **Nimelt on *fitness* suhtarv, mis näitab, kui edukas on reproduktiivses mõttes olnud isend võrreldes keskmise isendiga populatsioonis tervikuna.** Tavaliselt loetakse kokku isendi (või ka subpopulatsiooni) suguvõimelisse ikka jõudnud järglaste arv (subpopulatsiooni puhul isendi kohta, n.ö *per capita*) ja jagatakse populatsiooni (liigi) vastava *per capita* keskmisega. On ilmne, et kui vastuseks on üks, siis isendil (subpopulatsioonil) ei ole reproduktiivseid eeliseid võrreldes liigi keskmisega ja seega pole meil ka võimalik leida kvantitatiivselt usutavat kinnitust mingi hüpoteetilise adaptatsiooni evolutsioonilise relevantsuse kohta ja me peame eeldama, et võrreldavate kogumite genotüübid on selles väga tähtsas mõttes samaväärsed – kuigi neil võib olla lausa silmnähtavaid fenotüübilisi erinevusi. Pigem peame siis uskuma, et see või teine fenotüübiline tunnus vms. on tegelikult valikuliselt neutraalne – vähemasti antud ajal ja antud kohas. Teisalt – kui see suhtarv on suurem kui üks, siis on tegemist fenomeniga, mis on valikuliselt positiivne ja selle fenotüübi (siin – kõrgema *fitness*’i) taga peidus olev genotüüp (mingi mutatsioon või mutatsioonid, mille teke on iseenesest olnud täiesti juhuslik) omab olulist tõenäosust hakata tasapisi populatsioonis levima. Suguliselt paljunevais populatsioonides on tema levik märksa kiirem kui mittesuguliselt paljunevates, sest viimastes on eelisleviku tempo määratud ära tõepoolest vaid kлонаalselt, samas kui sugulisel paljunemisel on positiivse valiku all oleval tunnusel võimalus levida samaaegselt ka horisontaalselt, seega kokkuvõttes märksa kiiremini. Kriitiliseks on vaid algfaas – ka kasulikud mutatsioonid võivad juhuse tahtel kaotsi minna seni, kuni nad piirduvad vaid mõne isendiga, kes stohhastilistel põhjustel võivad hukkuda enne järglaste saamist.

Fitness’i mõistet saab otstarbekalt tarvitada erinevates kontekstides ilma, et sisu muutuks. Nimelt kasutatakse seda terminit ka siis, kui tahetakse võrrelda suguküpsesse ikka jõudnud isendeid populatsiooni tervikliku ajalise kohordiga – st. ühelt poolt kõigi sündinute ja teisalt vaid täiskasvanuiks saanute genotüüpide võimaliku erinevuse hindamiseks. Samas ei tohi muidugi leitud assotsiatsiooni koheselt samastada tagajärg-põhjusliku seose olemasoluga geno- ja fenotüübi vahel.

Evolutsiooniteooria kursuse järgmisel astemel, samuti populatsioonibioloogia kursust kuulates õpite tundama protsessi kirjeldavat lihtsat matemaatikat. Siinkohal piisab sellest kui nimetada, et isegi “tühised” viis protsenti *fitness*’i “eelist (seega koefitsient 1.05), on evolutsioonilises ajas väga võimas eelis ja viib suure

tõenäosusega vastava mutatsiooniga genotüübi fikseerumiseni populatsioonis populatsiooni geenitiigis. Teisisõnu – jääb alles vaid üks alleelne variant ning siisugust populatsiooni kutsutakse (selle alleeli suhtes) homosügootseks.

Fitness’i väärtus võib olla (võib langeda) ka alla ühe. Null *fitness* tähendab kohest ja pöördumatut väljasuremist (isendi hukku). Nulliga võrduv *fitness* pole miski imeasi – ka inimesel on palju nn. ühe geeni haigusi, mille puhul homosügootsus tähendab surma enne reproduktiivsesse ikka jõudmist. *Fitness*’i oluline langemine on nii eksperimentaalselt kui ka (mis muidugi eriti oluline) looduses selgesti esinev fenomen. Vist enamus biseksuaalsetet liikidest (ja kindlasti üle saja uuritud imetaja liigi) on evolutsioon kujundanud välja mehhanismi, õigemini palju erinevaid mehhanisme, sealjuures paralleelseid, mida kutsutakse “inbriidingu vältimine”. See on eraldi loengu teemaks. Kuid olgu siinkohal lisatud, et näiteks inimahvide puhul kogunisti 30% *fitness*’i langus ühe põlvkonna jooksul inbriidingu puhul on nii vägev evolutsiooniline mõjur, et sellest hoidumiseks lahkuvad näiteks noored emased šimpansid “oma karjast” paljude sadade kilomeetrite kaugusele (ühinevad uue karjaga) – ju kaaluvad rännakuga seotud ohud (sisult ju ka *fitness*’i langusele viivad) oluliselt üles inbriidingu potentsiaalselt hukatusliku toime. Bioloogil jääb muidugi mõistatada, kuidas looduslik valik on viinud siisuguse adaptatsiooni tekkele.

Kokkuvõttes: *fitness*, nagu te näete, ei ole mingi ümbernurga heietamisega äraseletatav mõiste. Ja kuivõrd on tegu tõepoolest väga olulise, üldise ja samas “evolutsiooni-alast mõttetegevust korrastava” mõistega, siis tuleb seda terminit tunda ja osata ka seletada.

2. Koadaptatsioon

Koadaptatsioon on samuti mõisteks, millele annavad asjaliku (või siis üleüldse) seletuse vaid osa vastanutest. Samas on tegemist taas igati olulise mõistega, eriti just kaasaegse evolutsiooniteooria seisukohast, kuivõrd koadaptatsiooni mõiste on kesksel kohal tänapäeva “mainstream” suundades – peremees-parasiit koevolutsioonis ja, laiemas tähenduses, kindlasti suvalise reaalse loodusliku koosluse evolutsiooni analüüsil. Seega on tegemist mõistega, mis on ökoloogilise argumentatsiooni keskmes (või vähemasti võiks seal olla). Arusaadavalt ongi kaks terminit – koadaptatsioon ja koevolutsioon omavahel tihedasti seotud.

Koadaptatsioon on paraku üks mitte kõige järjekindlamalt kasutatav mõiste. Esmajoones kasutatakse seda selges tähenduses – kui mitme eri liigi organismi vastastikku seondunud kohanemist. Siia kuuluvad adaptatiivsed muudatused, mis iseloomustavad (kindlustavad) sümbioosi, kuid ka adaptatsioonid, mida sümbioosiks siisama lihtsalt kutsuda nagu ei saa – mida lihtsate sõnadega lahti seletades tuleks väljendada pigem nii – “vastastikune talumine, et ei läheks hoopis halvemini”. Seda viimast illustreerib väga ulatuslik andmestik tänu peremees-parasiit koosluste uurimisele. Alates otseselt oluliste patogeenide (sh. viirused, bakterid) ja nende peremeesorganismide koeksistentsis toimuvate muutuste jälgimisel. On üleüldiseks seaduspärasuseks, et taudid algavad sageli ohvriterohkelt, kõrge suremuse astmega. Kuid aja möödudes patogeen nagu “leebuks”. Evolutsiooniliselt vaadatuna – superkillerist patogeeni seisukohast ei ole peremeesorganismi kiire hukk sugugi optimaalne, sest peremehe surmaga hävib ka patogeen (või vähemasti enamus neist). Protsessid, mis viivad “talutavuse piiri” lõdvenemisele, tulenevad muudatustest nii patogeenis kui ka peremehes. Nad ei ole taandatavad palgalt peremeesorganismi resistentsuse tekkele. Parasiidi (näiteks bakteri) populatsioonis on taudi alguses

edukad eriti virulentsed variandid, millele sageli kaasneb peremeesorganismi kõrge letaalsus. Niisugune fenotüüp omab valikulist eelist esmajoones seni, kuni peremeesorganismide populatsiooni arvukus pole katastroofiliselt langenud. Kui peremeesorganisme on jäänud juba oluliselt vähemaks, on patogeeni virulentsusest vähe kasu, kui sellega kaasneb peremehe kõrge letaalsus – peremees sureb enne, kui jõuab nakkuda järgmine potentsiaalne peremees – ning hukkub ka patogeen. Seega muteerunud viirus, kes tekitab pigem kroonilise infektsiooni, jätab peremeesorganismi ellu pikemaks ajaks, omab olulist valikulist eelist kindlais looduslikes tingimustes.

Ülalkirjeldatud mudel ei ole pelgalt teoreetiline – selle mudeliga seletuvad rohked epidemioloogilised tähelepanekud. Klassikaliseks näiteks on küülikute müksomatoosiepideemia kulg Austraalias. Muidugi tuleb silmas pidada, et nii keeruliste protsesside juures ei ole koadaptatsioon kaugeltki ainsaks toimivaks mehhanismiks – peremehe immuunsüsteemi esmane ülesanne on arusaadavalt suunatud patogeeni täielikule hävitamisele, kuid see ei pruugi alati õnnestuda.

Teaduslikus literatuuris kasutatakse koadaptatsiooni mõistet paraku mõnikord ka kitsamas tähenduses – “organismi siseselt”. Seega – vastastikku “kasuliku” mitmepoolse muutusena geenides, organites jne. Paraku tundub, et koadaptatsiooni mõiste niisugune kasutamine ei oma sügavat mõtet, sest et kui võtta genoomi ja proteoomi tasand, metaboolsete radade põimitus jne. – siis ongi ju “kõik kõigiga seotud”, mistõttu niisuguse üldisuse astmega mõiste sissetoomine ei aita midagi seletada – tegemist oleks triviaalse tõdemusega. Viimasel ajal uueks moesõnaks saanud “systems biology” moodustab olulise osa sellest teadmisest, mida mõni mahutab “organismisisese” koadaptatsiooni mõistesse. Arusaadavalt võimalik tuua sadu ja tuhandeid näiteid sellest, kus “vastastikune kohanemine” on jälgitav molekulaarsel tasemel, sj. vaadatuna (seletatuna) silmas pidades evolutsioonilises ajas toimunud muudatusi. Seega – küsimus on pigem kokkuleppes, kas ja kusmaale kasutada koadaptatsiooni mõistet ja kust algab “systems biology”

Olgu lisatud, et väga lähedane termin – **koevolutsioon** – on teaduslikus kirjanduses kasutatav ühemõttelisemalt – selle mõistega kirjeldatakse selgesti protsesse, kus ühe liigi evolutsioon (mingi aspekt selles) mõjutab teise liigi evolutsiooni. Ja juba sel põhjusel tundub arukamana käsitleda ka koadaptatsiooni kui liikidevahelist adaptatsiooni.

Ülalkirjeldatust arusaamine on piisav selleks, et vastavat küsimust evolutsiooni algkursuses käsitleda. Samas on vahest otstarbekas juba nüüd näha probleemi sügavamalt. Sissejuhatava mõtteharjutusena analüüsige alljärgnevat arutluskäiku. Lähtume baasteadmisest, et adaptatsiooni, siinkohal teisisõnu LV poolt soositud genotüübi sageduse kasvu mõõduks on *fitness*’i ühest suurem väärtus. Võtame näiteks kiskja-saakloom koevolutsiooni. Hakaku näiteks jänkude populatsioonis levima mutatsioon, mis võimaldab kiiremini lipata. Jänes teiste omaduste samaksjäämisel võime eeldada, et kiiremini jooksvad jänked pääsevad suurema tõenäosusega hundi käest plehku ja päris kindlasti on selle isendi (alampopulatsiooni) fitness kõrgem ning bideksuaalse liigi puhul võiks see mutatsioon mõne aja pärast fikseeruda – st. kogu jänkude geenitiik muutub homosügootseks sedavõrd kasuliku mutatsiooni suhtes. Puhtal kujul vaadatuna see nii ka on. Kuid ei tohi unustada hunti. Me teame, et hundid on endiselt elus ja söövad jäneseid – ju siis, teatava ajalise mahajäävusega (kuid evolutsioonilises ajas tühise hiline misega), on huntide populatsioonis ka tekkinud analoogne mutatsioon (tohtu hulga muude mutatsioonide kõrval), mis alguses tekkis vaid ühel hundil juhuslikult, kuid tänu seeläbi saadud eelisele levis kiiresti huntide

geenitiigis. Mis nüüd summana juhtus? Paradoks on selles, et saabus uus tasakaal ja adaptatsioon kiiremate koibade suunas lõppes sellega, et selles koadapteerivas süsteemis ei saa registreerida tagantjärele kumbagi osapoole *fitness*'i kasvu. Seega kerkib põhiline küsimus – muutus oli, kuid kas saame rääkida evolutsioonist? Evolutsiooniteoorias armastatakse siinkohal kasutada inimkonnale hästituntud väljendit “relvastuse võidujooks”. Enamus niisugustest võidujooksudest jäävad viiki, sest et kusagil saabub hoopiski teine barjäär – füsioloogia (õigemini lausa keemia ja füüsika) seadused ei võimalda minna edasi üha suurematele kiirustele ja isegi teoreetiline maksimum jääb saavutamata, sest et piirkiirustele lähenedes tuleb selle edu eest kindlasti maksta millegi muuga – üha suurenev lihasmass nõuab üha rohkemat toitu jne. Väga õpetlikuks näiteks primitiivse relvastuse võidujooksu ummiktest oli sadu miljoneid aastaid tagasi toimunud koadaptatsioon molluskite karpide paksuse ja neid söövate kalade lõualuude massiivsuse paralleelses arengus, mis ühel heal hetkel pidi lõppema. Samas ei lõppenud sugugi koadaptatsioon – see läks uuele tiirule – lõugade massiivsuse kasvu kui positiivse LV all oleva ja sellekohaseid adaptatsioone tagava fenotüübi valiku asendas kaladel võime “puurida auke” ja molluskitel arenes koja paksuse kasvu asemel võime toota kiirelt hanguvat “kitti”, mille abil sai torkeauke täita.

Neile üliõpilastel, kes soovivad kohe saada veelgi laiemat pilti silme ette, võivad näieks tutvuda mõistega “*red queen hypothesis*” – ***punase kuninganna hüpotees***