

H. KALLAK

elusa looduse evolutsioonist

V

H. Kallak

Elusa looduse evolutsioonist

Tallinna Pedagoogiline Kool
Raamatukogu
№ 34373

Kirjastus „Valgus" · Tallinn 1970

57
K 12

Kunstiliselt kujundanud *U. Liivamägi*

Tartu Riikliku Ülikooli
Raamatukogu
N

2—10—2
31—70

Sissejuhatuseks

Kes meist poleks kuulnud vanaaja mõttehiiglase Aristotelese sõnu: asjade olemuse mõistmiseks on vaja teada nende päritolu ja kujunemist. Algul müütide ja muistendite, hiljem teaduslike hüpoteeside ja teooriate kujul on inimmõistus otsinud teda ümbritsevate nähtuste algpõhjusi ning püüdnud tungida väliste omaduste taga peituvasse sügavamasse olemusse. Igavesed küsimused «kuidas» ja «mispärast» on lahutamatute kaksikvendadena pärandunud põlvkonnalt põlvkonnale, õhutades ikka uusi ja uusi inimesi juurdlema probleemide üle, mida nende kaasaegsed on pidanud kui mitte just mõttetuteks, siis vähemalt tarbetuteks ja ebapraktilisteks.

Igapäevane elu kujundab harjumuse võtta asju sellistena, nagu nad meile paistavad. Lapsest saadik teame, et talvele järgneb kevad, et uus päev vahetab välja öö, et lehmadel sünnivad alati vasikad, et järgmisel kevadel puhkevad tuttava metsa all samasugused ülased nagu mullu või tunamullu, nagu emade või vanaemade nooruses. Veelgi enam, inimkultuuri vanimad mälestusmärgid jutustavad, et tuhandeid aastaid tagasi teenis inimest praegusega väga sarnane koer, inimene aga külvas maisi ja nisu, küll käsitsi, kuid ikkagi meile tuttavat maisi ja nisu. Kõik näib korduvat range seaduspärasusega.

Ei saa eitada, et asjade muutumatu kordumine tekitab omamoodi kindlusetunde, mille järele nii mõnigi kord puudust tunneme. Küllap sellepärast eelistame ka sageli puutumatut loodusenurgakest pargile või mõnele muule inimkätt tunda saanud paigale, et näeme siin kas või sümboolseltki midagi muutumatut ja püsivat: kaovad aastad, kaome meiegi, ent loodus jääb.

Elusat loodust uurivad teadlasedki ei pea alati väljuma sellest igapäevases elus harjumuseks saanud vaadete ringist. Võib kirjeldada ja liigitada taimi ja loomi ning õppida tundma nende siseehitust, võib korraldada üsna keerulisi katseid organismide elutegevuse uurimiseks, ilma et oleks kindlasti vaja tunda vastavate organismide päritolu ja eelnevat arengulugu. Vesalius kirjutas «Seitse raamatut inimkeha ehitusest», Schleiden ja Schwann avaldasid rakuõpetuse, Mendel aga mõistis pärilikkuse põhiliste seaduspärasuste olemust tingimustes, kus peeti endastmõistetavaks organismide algset loomist ja liikide muutumatust. Tänapäevalgi ei tarvitse iga süstemaatik, biokeemik või mõni muu eriteadlane paratamatult tunda uuritavate objektide ajalugu, vähemalt teatavate küsimuste lahendamisel. See omamoodi objektiivne asjaolu on soodustanud teatavat ükskõiksust elusa looduse arengu tundmise suhtes, pidurdanud nn. ajaloolise käsitluse jõudmist iga üksiku loodusteadlaseni. Kui niisugusele üldist laadi «eelsoodumusele» lisada viimase paarikümne aasta jooksul valitsenud eriolukord meie bioloogiateaduses, kus teaduslik arenguõpetus asendati ebateaduslikuga ja eklektilise «loova darvinismiga», selgub ilma pikemata evolutsiooniõpetuse põhiliste seisukohtade propageerimise eriline vajadus käesoleval ajal.

Pole põhjust süüdistada küündimatuses 17., 18. või isegi 19. sajandi tuntumaid loodusteadlasi ega valada «idealismi- ja metafüüsika-tõrvaga» üle selliseid suurmehi nagu Linné ja Cuvier, Virchow ja Mendel. Murrangulised üldistused küpsevad küll üksikute teadlaste peas, kuid selle «küpsemise» teeb võimalikuks vastava teadusharu üldine arengutase. Kuni 19. sajandi keskpaigani ei olnud loodusteaduses vajalikku pinda teaduslikult põhjendatud arenguõpetuse sünniks, mis aga ei tähenda, et selle ajani poleks leidunud teadlasi, kes lähenesid loodusele Aristotelese õpetussõnade järgi. Juba Empedoklese naiivses isetärkamise idees välgatas mõte elu loomuliku tekke ja muutumise võimalusest, rääkimata sellistest loodusteadlastest nagu Erasmus Darwin, Buffon ja Lamarck, kes oma aja teaduse tasemelt püüdsid leida vastust küsimusele «kust on pärit inimeste ja loomade sugu». Loodusteaduste ajalugu tõendab, et kõikidel ajajärkudel on elanud oma donkihhoted, kes üldtunnustatud tarbetõdedega leppimise asemel on otsinud «asjade algust», ohverdades

selle nimel sageli rohkemgi kui kuulus rüütel. Kõiki neid otsinguid kroonis 1859. aastal ilmunud Charles Darwini raamat «Liikide tekkimisest», mis tõi kaasa orgaanilise evolutsiooni üleüldise tunnustamise.

Pole kahtlust, et evolutsiooniteooria on bioloogia senine suurim üldistus, viimase sajandi loodusteaduse ammendavaim vastus küsimustele «kuidas» ja «mispärast». Sellepärast on vaja, et iga haritud inimene (rääkimata bioloogidest!) tunneks evolutsiooniõpetuse põhiseisukohti. Eespool mainitud võimalus uurida nii mõndagi bioloogilist probleemi ilma eelteadmisteta elusa looduse arengust on küllaltki kesine võimalus ning annab ennast varem või hiljem tunda. Annab tunda Aristotelese sõnade kujul. Peagi selgub fotosünteesi uurijale, et tal peab olema ettekujutus selle sünteesivormi ajaloolisest väljakujunemisest, süstemaatik saab aru, et ta peab mõistma liikide tekkimise mehhanismi, kõnelemata geneetikust, kelle otseseks uurimisobjektiks on päriliku muutlikkuse näol evolutsiooni toormaterjal.

Evolutsioonist, selle teguritest ja üldisematest seaduspärasustest tahamegi käesolevas raamatus rääkida. Ehk tekib lugejal pärast selle lühiülevaatega tutvumist soov juba põhjalikumate ja üksikasjalikumate evolutsioonialaste teadmiste järele, mille rahuldamiseks lisame kirjanduse loetelu tänapäeva tuntumate evolutsionistide töödest. Ühtlasi loodame, et see väike raamat aitab mõnevõrragi täita lünka, mis paraku esineb evolutsiooniõpetuse populariseerimise osas.

1. Esimestest karjakasvatajatest Darwinini

Ligikaudu 10 000—12 000 aastat tagasi seisid meie kauged esivanemad tõsise raskuse ees: küttimine ja kasulike taimede korjamine ei suutnud enam kõiki suguharu liikmeid toiduga varustada. Suuremad loomad kadusid kohtadest, kus neid oli kergem küttida; kliimamuutuse tõttu kattusid nii mõnedki jahipidamiseks sobivad lagendikud metsadega või muutusid kõrbeks. Nende ja veel teiste, meile tänaseni selguseta jäänud asjaolude tõttu tuli inimesel muuta oma elulaadi: ta pidi hakkama endale ise toitu kasvatama. Teadaolevail andmeil piirdus kasvatatavate taimede ja loomade arv esialgu väheste üksteisele lähedaste liikidega — söödavate teraviljade ja kariloomadega. Kui me aga kõiki praegu maailmas kasvatatavaid taimesorte ja loomatõuge loendada püüaksime, satuksime raskustesse. Seemneteta puuviljad, raskeveohobused, kaunid täidisõielised ilutaimed, kõrge saagikusega teraviljad, rasvasabalambad. Kogu see looduses tundmatute vormide mitmekesisus, mille loetelu võiks üha pikendada, on tekkinud tänu sellele, et inimene kõige iidsematest aegadest peale valis talle vajalikest taimedest ja loomadest alati kõige sobivamaid: tugevamaid, suuremaid-väiksemaid, vastupidavamaid, ilusamaid või sageli ka omapärasemaid ja veidramaid isendeid ning püüdis neid säilitada ja paljundada. Sellega imiteeris inimene algul tahtmatult, hiljem teadlikult kõige olulisemat looduslikku tegurit, mille toimel on kujunenud kõik meie planeedi taime- ja loomaliigid, kaasa arvatud ka inimene ise. Jutt

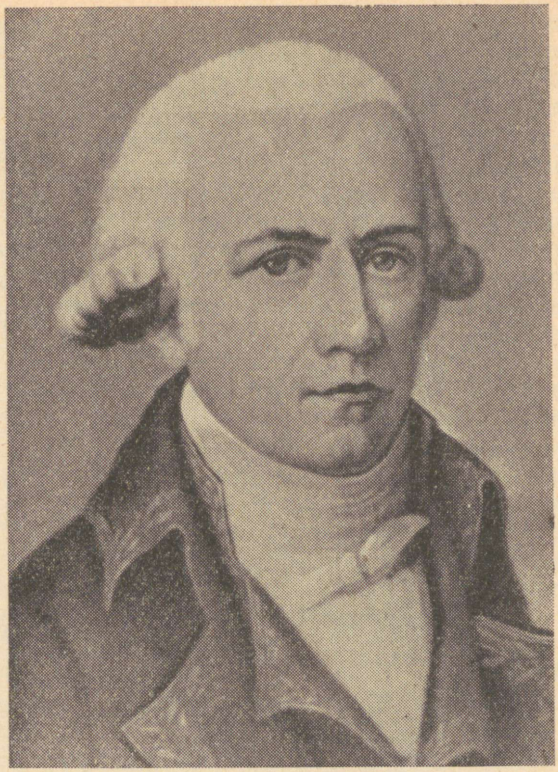


Georges-Louis Buffon.

on orgaanilise looduse miljardeid aastaid kestnud evolutsiooni peamisest tegurist — looduslikust valikust.

Teaduse tee elusa looduse evolutsiooni tunnistamiseni ja selle põhjuste mõistmiseni ei kulgenud aga kaugeltki kergelt ja sirgjooneliselt, kuigi inimkond juba tuhandeid aastaid maitses selle nähtuse praktilise rakendamise vilju. Kuni 18. sajandini pidasid ka kõige silmapaistvamad loodusteadlased loomulikuks tunnistada, et kõik liigid on kunagi loodud sellistena, nagu me neid praegu näeme. K r e a t s i o n i s m[1] valitses teadlaste mõtteid.

[1] Kreatsionism (ld. *creature* looma) — õpetus loomisest.



Jean-Baptiste Lamarck.

Esimesi, kuigi oletuslikku laadi ideid eri liikidest organismide suguluse ja elu võimaliku arengu kohta kõige primitiivsematest rakukestest nüüdisaegsete elusolenditeni julgesid avaldada prantsuse loodusteadlane Georges Buffon (1707—1788) ja kuulsa Darwini vanaisa Erasmus Darwin (1731—1802). Nende arusaamad ei suutnud küll muuta valitsevat mõttelaadi, kuid omamoodi tõuke nad sellele andsid. Möödusid veel mõned aastakümned ja 1809. a. esitas Prantsuse kuninga aia (praeguse botaanikaaia) selgrootute zooloogia professor Jean Lamarck (1744—1829) teooria, mille järgi praegusaegsed liigid on arenenud endisaegsetest liikidest nende järk-

järgulise kohastumise teel keskkonnaga. See oli esimene katse teaduslikult seletada evolutsiooni. Paraku leidis aga ka Lamarcki õpetus endale vähe poolehoidjaid ja seda põhjusel, kuidas ta evolutsiooni seletas. Lamarck oli arvamusel, et organismidel olelustingimuste toimel tekkinud harjumused ja muutused (nn. omandatud tunnused) antakse pärilikkuse teel järglastele ning see viibki vastava organismide rühma järkjärgulisele muutumisele ehk evolutsioonile. Kaelkirjakud, nähes kõrgemate puude otsas neile meeldivaid lehti, olid sunnitud pidevalt oma kaela küünitama ning see venis üha pikemaks. Nende järeltulijad pärisid juba pikenenud kaela. Samuti pikenesid veelindude jalad pidevast sirutamisest kaldavees. Organi mitteharjutamine pidi aga viima selle degenereerumiseni. Nii seletas Lamarck maa-aluse ja koopaeluviisiga loomade silmade degenereerumist nende pideva mittekasutamisega. Teadlased, kes sellise otsese muutumise ja kohastumisega evolutsiooni mehhanismi selgitavad, loetakse tollest ajast peale lamarkistide hulka.

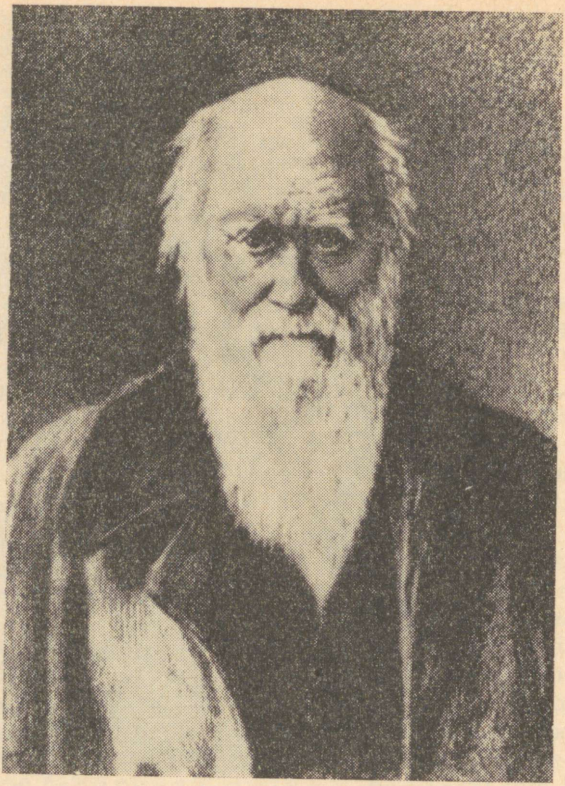
Niisuguse põhjendusega ei saa nõustuda ega nõustutud ka Lamarcki kaasajal. Eitades lamarkistlikku põhjendust, eitati ka üldse evolutsiooni kui niisugust, kuigi tolleaegne teadus tundis juba üsna paljusid evolutsiooni tõendavaid fakte. Meenutagem kas või Buffonile ja teistelegi loodusteadlastele tuntud näiteid taime- ja loomaliikide geograafilisest muutlikkusest, Cuvier' töid võrdlevas anatoomias ja paleontoloogias. Lamarcki kaasaegne, prantsuse loodusteadlane Georges Cuvier (1769—1832) tegi kindlaks, et loomade kivistised maakoore erinevates kihtides erinevad üksteisest. Mis aga kõige huvitavam: mida lähemale kaasaegsetele kihtidele, seda sarnasemaks muutuvad kivistised kaasaegsete loomadega. Tänapäeval võib sellise materjali alusel teha vaid ühe järelduse: nüüdisaegsete liikide ja kivististe vahel valitseb sugulus, kivistised on tänapäeval olemasolevate organismide esivanemad. Cuvier jäi aga oma veendumustelt evolutsiooni eitajate leeri ning väitis avalikult, et Lamarcki evolutsiooni-idee ei ole isegi seda väärt, et sellele vastu vaielda. Evolutsiooniõpetuse kujunemise ajalugu näitab järjekordselt, kui tähtis on mingisuguse nähtuse või seaduspärasuse avastamisel ja tunnustamisel teooria, mis vastavat nähtust seletada ja põhjendada suudab. Alles vastav teaduslik teooria aitab mõista fakte, mille olemasolust oldi teadlikud, kuid mis



Georges Cuvier.

iseendast ei veennud. Analoogilise näitena võib nimetada neandertallase koljut, mis leiti Gibraltaril juba 1848. a., millest aga keegi ei teinud järeldust inimese loomse päritolu ja järkjärgulise evolutsiooni kohta. Nii Cuvier' tähelepanekud kivististe muutlikkusest kui ka Gibraltari leid ja paljud teised faktid «hakkasid rääkima» alles siis, kui Charles Darwin (1809—1882) avaldas oma evolutsiooniteooria, mille järgi liikide muutumise peamiseks põhjuseks on looduslik valik.

Tuntud inglise botaanik Henslow, soovitades noorel Darwinil 1832. a. purjekaga «Beagle» ümbermaailmareisile minna, kirjutas: «... Teie oletegi see inimene, keda



Charles Darwin.

otsitakse.» Vaevalt mõistis ta seejuures oma sõnade prohvetlikku tähendust. Kogu teadusemaailmale ei ütelnud midagi ühe noore, Lamarcki evolutsiooniteooria ilmumise aastal sündinud ja seni mitmel erialal (meditsiinis, usuteaduses) ilma suurema vaimustuseta õppinud, n.-ö. kodukootud naturalisti asumine tollal tavaks saanud merereisile.

«Beagle'i» teekond kulges piki Lõuna-Ameerika, Uus-Meremaa, Austraalia ja Aafrika randu, kust Darwin tegi ulatuslikke rännakuid sisemaale. Lähedaste liikide vaheldumine Lõuna-Ameerika mandril põhjast lõunasse liikumisel, Galapagose saarestiku loomaliikide sarnasus vas-

tavate liikidega Lõuna-Ameerika mandril, kivististe sarnasus kaasajal elavate liikidega — need ja paljud taolised faktid ei möödunud asjatult noore teadlase silmade eest, kellel oli erakordselt suur tähelepanuvõime.

Galapagose saarestikku Lõuna-Ameerika ranniku läheduses ja Rohelise neeme saarestikku Aafrika ranniku piirkonnas iseloomustavad suhteliselt ühesugused pinnase- ja kliimatingimused. Kui loomad on loodud igaüks oma elukeskkonna jaoks, nagu väitsid kreatsionistid ja nagu uskus ka noor Darwin, peaksid neid saarestikke asustama ühesugused liigid. Tegelikult ilmnes, et Rohelise neeme saarte loomad ja taimed kannavad Aafrika «pitserit», Galapagose liigid on aga sarnased Lõuna-Ameerika omadega. Kui saarte loomad on loodud eluks saartel, miks nad siis ei sarnane omavahel? Miks? Darwini peas hakkas küpsema mõte, millest ta esialgu endalegi ei julgenud õieti aru anda: liigid on tekkinud loomulikul teel, nad ei ole loodud ega ole ka hukkunud veeuputuse tagajärjel (nagu arvati kivististe kohta). See ei olnud enam spekulatiivne, faktidega tõestamata idee, mis kunagi välgatas Darwini vanaisa poolpoeetilistes, poolteaduslikes töödes, vaid paratamatu järeldus kõigest nähtust. 1832. a. asus Inglismaalt teele looduse loomises veendunud noor inimene, tagasi tuli 1836. a. kõige ketserlikemate kahtlustega koormatud mõtleja. Koos kahtlustega tõi Darwin kaasa rikkalikud kollektsioonid, mille läbitöötamisele ta pühendas järgnevad paarkümmend aastat oma elust. Vähe oli liikide järkjärgulise muutumise mõistmisest. Vaja oli selgitada, kuidas ja millistel põhjustel muutumine toimub. Ei ole juhus, et oma algselt üsnagi ebakindla mõtte arendamiseks pöördus Darwin koduloomade ja kultuurtaimede aretamise probleemide juurde. Inimese poolt teostatav kunstlik valik aitas Darwinil selgusele jõuda looduslike liikide muutumise põhjustes. Lõpliku selguse andis Darwini ideele juhuslikult loetud Malthuse raamat rahvastiku seadusest, mille järgi kõigel elusal on tendents paljunemisele geomeetrilises progressioonis, mis aga mitmesuguste takistuste tõttu ei realiseeru. Nii valmis Downi vaikuses töö, mis 1859. a. ilmudes sõna tõsises mõttes murdis senised tõekspidamised ja suunas bioloogilise mõtlemise sootuks uutele radadele. Ainsa päevaga müüdi läbi 1250-eksemplariline tiraaž raamatust, mis kandis pealkirja «Liikide tekkimine loodusliku valiku abil ehk

eelisrasside säilimine olelusvõitluses». Täpselt 50 aastat pärast Lamarcki «Zooloogia filosoofia» ilmumist sai inimkond raamatu, mis andis vastuse küsimusele elusa looduse arengu põhjustest. Kuivõrd loodusliku valiku idee sel ajal juba «õhus rippus», nähtub asjaolust, et Darwiniga samaaegselt jõudis selle mõistmiseni teinegi inglise loodusteadlane — Alfred Wallace.

Darwini arusaamist organismide ajaloolisest arengust võib lühidalt iseloomustada järgmiselt. Igal loomade paaril sünnib elu jooksul tavaliselt rohkem kui kaks poega, iga taimeisend produtseerib enam kui ühe seemne. Juba Linné märkis, et üks lihakärbes koos oma järglastega võib mõne päeva jooksul luudeni hävitada hobuse või lõvi laiba; samuti on teada, et üks ränivetikas võib paljunemisel kaheksa päevaga moodustada massi, mis võrdub Maa mahuga. Kõige suurema järeltulijate arvu poolest paistavad silma seened: mõnede liikide isendid moodustavad triljoneid eoseid. Ka sellise aeglaselt sigiva organismi nagu kaasaegse elevandi üks paar annaks Darwini arvestuse järgi sobivates tingimustes 750 aasta jooksul 19 miljonit järglast. Järelikult annavad kõikide liikide isendid suuremal arvul järglasi, kui on vaja olemasoleva põlvkonna asendamiseks. Darwini sõnade järgi: «... kõik taimed ja loomad püüavad paljuneda geomeetrilises progressioonis, et nad täidaksid kiiresti kõik alad, kus nad ühel või teisel viisil võiksid eksisteerida.»[1] Tegelikult selline organismide sigimisvõime looduses ei realiseeru. Mitmesuguste suuremal või vähemal määral ebasoodsate tegurite tõttu surutakse kõikide liikide isendite järglaskonna arvukus teatud kindlatesse, antud tingimustele vastavatesse «raamidesse». Suur hulk looteid ja noori isendeid hukkub enne täiskasvanuks saamist ja järglaste andmist. «Iga olend elab vaid seetõttu, et ta on läbi teinud võitluse oma elu mingisugusel perioodil. Halastamatu häving tabab paratamatult nii noori kui vanu isendeid igas põlvkonnas või teatavate vaheaegade järel.»[2] Kujuneb välja omamoodi liikuv tasakaal: sündivate isendite hulk vastab mitmesuguste tegurite hävitava ja kahandava toime tõttu kõrvaldatud isendite hulgale. Kondor muneb korraga ainult paar muna, jaanalinnu pesas võib

[1] Ch. Darwin. The Origin of Species. New York, 1963, lk. 77.
[2] Sealsamas.

munade arv ulatuda paarikümneni. Sellest hoolimata võib samas piirkonnas kondorite arv jaanalindude omast suurem olla. Tormilind muneb korraga ainult ühe muna, kuid on sellegipärast üks arvukamaid linnuliike maakeral. Mistahes liigi isendite keskmise arvukuse suurenemine tugevdab omavahelist konkurentsi, halvendab elutingimusi, alandab viljakust, soodustab nakkushaiguste levikut, parandab vaenlaste toitumistingimusi ja tõstab suremust. Isendite arvukuse vähenemine omakorda nõrgendab konkurentsi, parandab elutingimusi, tõstab viljakust ja järelikult — suurendab liigi arvukust. Seetõttu säilitavad kõikide liikide täiskasvanud isendid teatud piirkondades suhteliselt püsiva arvukuse. Liigi isendite sõltuvust nende ellujäämist ja paljunemist takistavatest teguritest tähistas Darwin sõnaga o l e l u s v õ i t l u s.

Olelusvõitluse iseloomustamisel rõhutab Darwin, et kasutab seda terminit laias ja ülekantud tähenduses ega mõtle selle all ainuüksi otsest organismidevahelist heitlust, nagu seda aeg-ajalt looduses esineb (kiskjate võitlus saagi pärast, isasloomade võitlus emasloomade ja karja juhi koha pärast jms.). Liigi arvukuse piiramine võib toimuda üsnagi keerulisel ja kaudsel viisil. Igal aastal tuhandeid seemneid produtseeriv taim «võitleb» teiste, nii samast kui ka eri liikidest taimedega, mis sellel maatükil juba kasvavad, et üksainuski valminud seemnetest saaks arenema hakata ja uue taime moodustaks. Kiskjalised konkureerivad näljaajal toidu pärast, et ellu jääda ja järglasi anda. Ka kliima etendab tähtsat osa keskmise arvukuse kujunemisel. Nii madal temperatuur kui ka põuaperioodid võivad kujuneda oluliseks takistuseks paljunemisele. Enamikul juhtudel mõjustavad kliimatingimused elusolendeid kaudselt, toidu vähenemise või vaenlaste ja konkurentide soodustamise näol.

Darwini seletustest hoolimata on talle korduvalt ette heidetud termini «olelusvõitlus» sissetoomist evolutsiooniteooriasse. Selliseid etteheiteid on enamasti põhjendatud väitega, et sõna «olelusvõitlus» ei anna õigesti edasi selle nähtuse tegelikku olemust. Keegi ei ole aga siiani leidnud sobivamat terminit, mis olelusvõitluse kõiki külgi haaraks ja iseloomustaks. Seetõttu tulebki edasi kasutada Darwini antud terminit, pidades silmas selle laia tähendust.

Paljudel juhtudel tähendab olelusvõitlus lihtsalt organismide sõltuvust nende paljunemist takistavatest teguri-

Tallinna Pedagoogiline Kool
Raamatukogu
34373

test. Viimase all tuleb mõelda nii eluta looduse tingimusi (kliima, pinnas, toit) kui ka teisi organisme. Põldpüüde, tetrede ja jäneste arv mistahes piirkonnas sõltub peamiselt sellest, kui suurel hulgal hävitavad neid väikesed kiskjad. Paljude organismide ellujäämine ja paljunemine sõltub mitmesugustest parasiitidest ja patogeensetest mikroorganismidest. Olelusvõitlus ei ole seejuures ainult passiivne sõltuvus, vaid organismid näitavad üles mitmesugust aktiivsust enda ja oma järglaste elu tagamiseks. Kõige algelisemal kujul avaldub see sigimises: organismid reageerivad keskkonna hävitavale toimele viljakuse suurenemisega. Üldise viljakuse suurenemist näeme kõikidel suhteliselt abitutel loomadel, nagu ainuraksed, alamad vähid ja putukad, keda pidevalt kasutavad toiduks kalad, linnud või teised maismaa-selgroogsed. Mõnevõrra täiuslikumaks organismide aktiivsuse avaldumise vormiks olelusvõitluses võib lugeda individuaalse elu ja sigimisperioodi pikenemist. Sellega kindlustatakse paremini järglaste olemasolu. Täiskasvanud isendite hulgalise hukkumise korral pikeneb evolutsioonis vastsejärk, nagu seda näeme paljudel putukatel, kelle vastsed elavad kaitstult maa sees või taimekudedes. Vastsete või noorte isendite rohkearvuline hävimine toob aga kaasa täiskasvanud isendite eluea pikenemise. Viimati märgitud nähtust kohtame paljudel ussidel, vähilaadsetel, limustel, okasnahksetel, kaladel ja kahepaiksetel, kelle vastseid kalad ja teised suuremad loomad hulgaliselt hävitavad. Veelgi täiuslikumatest aktiivsuse vormidest võib nimetada ontogeneetilise[1] arengu kiirenemist (näiteks üheaastastel taimedel mitmeaastastega võrreldes), kaitsvate munakestade kujunemist, kaitsevärvust. Kõige kõrgemaks aktiivsuse vormiks olelusvõitluses tuleb kahtlemata lugeda järglaste aktiivset kaitsmist vaenlaste eest, nende järkjärgulist «väljaõpetamist» iseseisvaks eluks ja sellega seoses perekonna (kas või ajutise) väljakujunemist, nagu me näeme lindudel ja imetajail.

Mõnevõrra erineval kujul avaldub olelusvõitlus organismide puhul, keda iseloomustavad sarnased vajadused ja nõuded. Nende vahel kujunevad nn. konkurentsisuhted. Kui mingist maakohast ülelendav rohutirtsude parv hävitab suure osa taimestikust, jäävad nälga nende konku-

[1] Ontogenees — isendi areng munarakust surmani.

rendid taimtoiduliste loomade seas, kelleks võivad olla näiteks sõralised. «Kuid võitlus on peaaegu alati kõige ägedam ühe ning sama liigi esindajate vahel, sest need elavad ühes ja samas paigas, vajavad ühte ning sama toitu ja on ühesuguselt ohustatud,» kirjutab Darwin.[1] Kui mingile maalapile külvata nisu mitmesuguseid teisendeid ja nende seemneid segatult uuesti külvata, siis saavutavad ülekaalu sellised teisendid, mis paremini vastavad pinnasele ja kliimale või on viljakamad, annavad rohkem seemneid ja järelikult suudavad mõne aasta vältel välja tõrjuda ülejäänud teisendid. Samuti väidetakse, et mägilammaste ühed teisendid võivad teised «välja näljutada», nii et neid ei saa pidada üheskoos. Sama ilmneb apteegikaanide eri teisendite kooskasvamisel. Konkurents võib toimuda ka lähedalt suguluses olevate isendite või koguni sama pesakonna järglaste vahel. Ühel ja samal õunapuuoksal kasvavad puuvõõriku[2] isendid konkureerivad omavahel «eluõiguste» pärast; metsa kasvades toimub noorte seemikute looduslik harvendus, mille tõttu hävib 95% puudest.

Looduses toimub seega pidevalt karm heitlus, milles hukkub suur hulk elusid. Kuid see on sõda, kus puuduvad head ja halvad, kus ei ole reetureid ja reedetavaid. Kui maailm oleks asustatud ka ainult kauniõieliste lõhnavate maikellukeste ja arglike jänestega, ei väheneks võitluse pinge, sest selle põhjus ei peitu kurjades kavatsustes, vaid kõikide elusolendite omaduses kiiresti paljuneda. Peamine võit olelusvõitluses on järglaste andmine, rõhutab Darwin. Kes aga jäävad selles lõputus sõjas võitjaiks? Selle mõistmiseks peatume ühel elusate organismide lahutamatul omadusel — nende individuaalsel muutlikkusel.

Individuaalne muutlikkus tähendab üldjoontes seda, et loomade ning taimede ehituses ja talitlustes esinevad mitmesugused erinevused nende vanematega võrreldes. Kord avaldub individuaalne muutlikkus üksikute tunduvate kõrvalekalletena, mille teravamaks avaldumisvormiks on mitmesugused värdjad (sabata varsad, kaheksajalgsed kirbud), kord vähemärgatavate erinevustena mistahes tunnuses. Individuaalsete erinevuste tõttu ei ole looduses kaht täiesti sarnast isendit.

[1] Ch. Darwin. The Origin of Species. New York, 1963, lk. 83.
[2] Kesk- ja Lõuna-Euroopas puudel kasvav juurteta parasiittaim.

Individuaalsete erinevuste ja kõrvalekallete tekkimise algpõhjuseks loeb Darwin elutingimusi. Midagi täpsemat ei ütle Darwin aga elutingimuste toime mehhanismi kohta muutuste esilekutsumisel. Mitmel pool oma töödes avaldab ta arvamust, et muutlikkuse seadused ja põhjused on veel «tume küsimus». Darwin ei püüa seda küsimust lahendada ebamääraste hüpoteesidega, vaid piirdub väitega, et elutingimused võivad organismidele toimida kahel viisil: otseselt (kogu organismile või mõnele selle osale) ja kaudselt (mõjustades paljunemissüsteemi). Mõlemal juhul tuleb muutuste tekkimisel arvestada kahte tegurit: tingimuste olemust ja organismi olemust. Viimast peab Darwin tähtsamaks. Oma seisukoha selgitamiseks võrdleb Darwin keskkonna osa sädemega, mis süütab materjali (organismi loomuse), kusjuures leegi iseloom (tekkinud muutus) ei sõltu sädemest, vaid põleva materjali iseloomust. Sellega tahab Darwin rõhutada, et iga organism reageerib tingimustele omamoodi, vastavalt oma loomusele. Et muutus kui niisugune üldse tekib, seda põhjustab keskkond, missugusel kujul ta aga tekib, selle määrab juba organismi sisemine olemus. Nii võivad sarnastes tingimustes tekkida erisugused muutused ja vastupidi.

Muutunud tingimuste mõju järglastele võib olla määratletud või määratlemata. Esimesel juhul muutuvad rea põlvkondade jooksul neile tingimustele allunud isendite kõik või peaaegu kõik järglased ühesugusel, nn. määratletud viisil. Üldiselt arvab Darwin, et ei ole kerge kindlaks teha niisuguste muutuste ulatust, kuid mõningad väheolulised muutused (loomade kasvu muutused seoses toidu hulgaga või karvkatte tiheduse muutused sõltuvalt kliimast) kahtlemata sel viisil tekivadki. Muutunud tingimuste palju tavalisemaks ja ühtlasi tähtsamaks tulemuseks loeb Darwin määratlemata muutlikkust, mis avaldub ühe ja sama liigi ning isegi ühe ja sama pesakonna isendite lõpmatult mitmekesistes erinevustes. «Pikkade ajavahemike vältel ühel ja samal maal kasvanud ja peaaegu ühesugusel toidul olnud miljonite isendite hulgas ilmneb nii teravaid kõrvalekaldeid, et neid võib nimetada värdjateks, kuigi ei ole võimalik tõmmata kindlat piiri ebardluse ja vähem märgatavate muutuste vahele. Kõik need selgelt või vaevalt märgatavad muutused organisatsioonis, mis ilmnevad suuremal hulgal koos elavate isendite ehituses, seletuvad elutingimuste mää-

ratlemata toimega igale üksikule isendile, nagu näiteks külmetamine mõjustab erineval viisil erinevaid inimesi vastavalt nende keha ehitusele või olekule, kutsudes esile kord kõha ja nohu, kord reuma või mitmesuguste organite põletiku.»[1] Individuaalsete kõrvalekallete suuremat tähtsust rõhutades lisab Darwin, et need osutuvad sageli pärilikeks, s. t. ilmnevad uuesti ka järglastel.

Seega võime väita, et ellujäämise pärast võitlevad isendid ei sarnane üksteisega täielikult ka mitte sama liigi, teisendi või pesakonna piirides ega ole võrdsed konkurendid suures eluvõitluses. Kujutleme hetkeks siiski vastupidist: mingil maatükil kasvavad tihedalt koos samast liigist ning täiesti sarnased taimed (neil on ühesugused juured, varred, lehed, biokeemiliste reaktsioonide ühesugune kulg ja kiirus). Taimed produtseerivad uusi seemneid, nende arv üha suureneb ning tihedus tõuseb. Varem või hiljem tekib olukord, kus toitaineid ja niiskust enam kõikidele ei jätku ning osa isendeid peab hävima. Täieliku sarnasuse tõttu on üsna juhuslik, millised taimed hukkuvad, millised säilivad. Teiste sõnadega — olelusvõitluses ei ole kindlaid võitjaid. Tegelikult ei leia me looduses aga kahtki täiesti sarnast isendit. Meie näite puhul tähendab see, et maatükki katvad taimed erinevad üksteisest nii oma välisilmeliste tunnuste (varre pikkuse, läbimõõdu, lehtede hulga, juurestiku ulatuse, õite suuruse ja värvitooni jt. omaduste) kui ka sisemiste talitluste (sünteesiprotsesside intensiivsuse, fermentide tegevuse, varuainete kogunemise jt.) poolest. See tähendab, et ühed taimeisendid omandavad paremini neile vajalikke toitaineid, vett ja päikeseenergiat, meelitavad oma värvikamatele ja suurematele õitele rohkem tolmeldavaid putukaid ning moodustavad kõige selle tulemusena rohkem elujõulisi seemneid. Teised satuvad oma individuaalsete iseärasuste tõttu aga vähem eelistatud olukorda, hakkavad kannatama toidu- ja veepuuduse all ning hukkuvad ilma järglasi andmata. Järelikult ei toimu hukkumine olelusvõitluses juhuslikult: ühtede isendite omadused vastavad paremini antud tingimustele ning neil on teistest rohkem eeldusi ellujäämiseks ja järglaste andmiseks. Olelusvõitluse võitjad ei ole alati kõige tugevamad või väledamad, nagu arvata võiks. Inimese silm ei tarvitse nende juures midagi

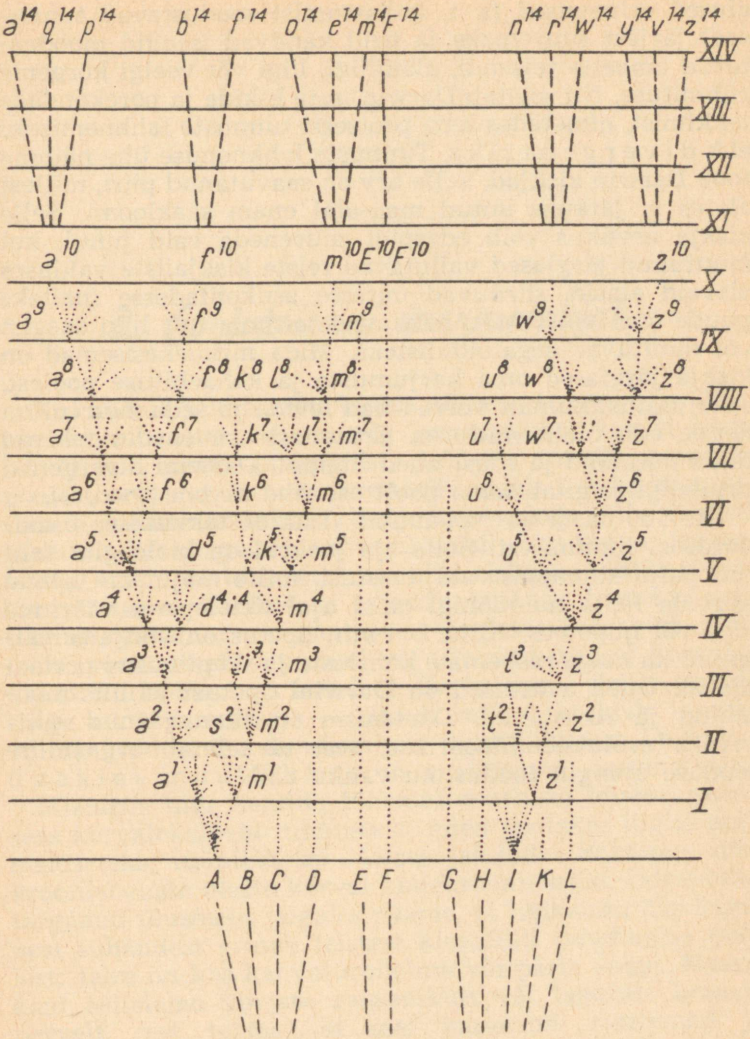
[1] Ch. Darwin. The Origin of Species. New York, 1963, lk. 32.

erilist märgata. Kuid neil kõigil on üks teistest erinev joon: nad vastavad mingil moel paremini oma elutingimustele, on sobivamad ehk kohasemad. Põlvkond põlvkonna järel jäävad ellu ja annavad järglasi kõige kohasemate individuaalsete erinevustega isendid. See ongi looduslik valik.

Darwin iseloomustas loodusliku valiku olemust järgmiste sõnadega: «...kas võib kahelda selles..., et indiviididel, kellel on mingisugune väiksemgi eelis teiste suhtes, on suurem võimalus ellujäämiseks ja oma soo jätkamiseks? Teiselt poolt võime olla kindlad, et iga vähimalgi määral kahjulik muutus vältimatult hävitatakse. Sellist soodsate individuaalsete erinevuste ja kõrvalekallete säilimist ning kahjulike hävimist ma nimetangi looduslikuks valikuks ehk sobivamate ellujäämiseks.»[1] See on arusaadav ja veenev nagu kõik tõeliselt suured avastused. Võti, mis avas korraga uksed paljude looduse saladuste juurde. Nii taime- ja loomaliikide äärmiselt suur mitmekesisus kui ka iga üksiku elusolendi täiuslikkus ja otstarbekus leidsid seletuse loodusliku valiku kaudu. Mitte looja tarkus ega üleloomulike jõudude tegevus, vaid looduse enda tegurid on pikkade aegade jooksul kujundanud kogu meie Maad asustava elukonna alates bakteritest ja ainuraksetest ning lõpetades kõrgemate taimede, loomade ja inimese endaga.

Elu kõige suurem hulk on saavutatav suurima mitmekesisusega ehituses, väidab Darwin. See seaduspärasus kehtib mitte üksnes eri liikide, vaid ka sama liigi isendite kohta. Mida enam mingi liigi isendid üksteisest oma ehituse ja eluviiside poolest erinevad, seda laialdasematele ja erinevamatele aladele võivad nad levida ja järelikult seda rohkem võimalusi on neil ellujäämiseks ja paljunemiseks. Liigi keskmistest, nn. tüüpilistest esindajatest erinevatel isenditel on ka suuremad võimalused võitjaks tulla liigisiseses olelusvõitluses: erinevuste tõttu nõrgeneb nende konkurents keskmistega ja nad saavad elutingimusi paremini kasutada. Seetõttu säilivad ja paljunevad igas põlvkonnas eeskätt need isendid, kes keskmistest millegipoolest erinevad, vahepealsed vormid peavad aga omavahelise ägedama konkurentsi tõttu välja surema. Tuhandete põlvkondade kestel muutuvad valiku-

[1] Ch. Darwin. The Origin of Species. New York, 1963, lk. 87.



Joon. 1. Liikide tekkimine divergentsi teel.
A ... L. — lähteliigid; $a^1 \ldots a^{10}$, $f^6 \ldots f^{10}$ jt. — teisendid; $a^{14} \ldots z^{14}$ — uued liigid.

alused erinevused (s. t. kohastumist soodustavad tunnused) järjest suuremaks ja neid kandvad isendid moodustavad omaette teisendi, alamliigi, liigi või veelgi kõrgema rühmituse. Nii seletab Darwin uute liikide ja perekondade tekkimist, nimetades seda protsessi tunnuste lahknemiseks ehk d i v e r g e n t s i k s. Tunnuste lahknemise ühe näitena toob Darwin kiskjad, kelle arv on saavutanud piiri, millest alates ei jätkuks antud maa-alal enam saakloomi. Selle kiskja arvukus võib edaspidi suureneda vaid juhul, kui muutunud järglased vallutavad teiste kiskjaliste valduses olevaid alasid, siirduvad uutesse asukohtadesse (näiteks puude otsa või vette), hakkavad toituma uut liiki saagist või muutuvad segatoidulisteks. Mida mitmekesisemad on kiskja järglased oma harjumuste ja kehaehituse poolest, seda ulatuslikumalt võivad nad levida ja seda suurem on nende edu olelusvõitluses. Erinevuste süvenedes tekivad uued teisendid ja edasi uued liigidki. Darwini divergentsi printsiipi selgitab tema poolt esitatud skeem (joon. 1).

Üle 100 aasta on möödunud «Liikide tekkimise» esmakordsest ilmumisest. Selle aja jooksul on bioloogias tehtud palju silmapaistvaid avastusi, mille mõjul on tulnud kõrvale heita nii mõnigi omal ajal tähelepanu väärinud idee või hüpotees. Kuid Darwini õpetus on võitjana väljunud ka kõige raskemate kahtluste ja skeptitsismi perioodidest. Uued avastused on Darwini õpetust ainult täiendanud ja rikastanud. Darvinism on siiani jäänud valitsevaks evolutsiooniteooriaks, sest ta seletab orgaanilise looduse arengut loodusliku valiku abil.

2. Evolutsiooni toormaterjal

Kui aednik tahab aretada uut taimesorti, uurib ta tähelepanelikult oma aia seniseid kasvandikke: kas ei leidu nende seas mõnd omapärast, teistest mingite tunnuste poolest erinevat isendit. Aretustöö algab tavaliselt muutunud isendite leidmisest. Seejuures aednik teab, et alati leidub mitmesuguseid erineval viisil muutunud vorme, veelgi enam: ta teab, et tema aias ei leidu kahtki täiesti sarnast taime. Samuti on sajanditepikkune loomade aretamine õpetanud, et iga looma järglaste seas võib alati leida vanematest suuremal või vähemal määral kõrvalekaldunud tunnustega isendeid. Ka loodus — kõigi aegade kõige suurem aretaja — lähtub sellest, et kõik isendid on erinevad, s. t. individuaalsest muutlikkusest. Individuaalne muutlikkus on evolutsiooni toormaterjal.

Mistahes liigi isendite lähemal vaatlusel leiame nende seas kõrvalekaldeid tunnustest, mida peetakse liigile normaalseteks, tüüpilisteks. Metsas jalutades kohtame viiekroonleheliste ülaste kõrval kuuekroonlehelisi. Odrapõllul tärganud tõusmeid jälgides näeme, et ligikaudu üks kümnest tuhandest erineb teistest klorofülli puudumise poolest: taim on kas kahvaturoheline või päris valge. Maasikaid eelistame korjata raiesmikult või lagedalt kraavipervelt, sest teame, et seal kasvavad suuremad ja maitsvamad marjad kui varjulise metsa all. Võimatu on õunapuu otsast leida kaht täiesti sarnast õuna. Kui Samarkandis muneb üks puuviljakärbes (*Drosophila melanogaster*) keskmiselt 59 muna päevas, siis Alma-Atas munevad sama liigi kärbsed keskmiselt 62 muna päevas. Varieeruda võivad organismidel väga erinevad tunnused: suurus, kuju, värvus, vastupidavus haigustele, külmale,

põuale või mõnele teisele ebasoodsale tegurile, liikumiskiirus, paljunemise intensiivsus, eluks vajalike ainete sünteesivõime jm. Muutlikkusest ei ole pääsenud ka inimene. Inimesed erinevad oma kasvu, naha-, juuste ja silmade värvuse, veregruppide, psüühiliste iseärasuste ja teiste tunnuste poolest. Iga koolilaps võib tänapäeval tuua analoogilisi näiteid organismide muutlikkuse kohta ega üllata sellega kedagi. Nii nagu me oleme harjunud teadmisega, et lapsed on üldiselt vanematega sarnased, nii loeme iseenesestmõistetavaks ka asjaolu, et see sarnasus ei ole kunagi täielik. On ju igal reeglil omad erandid. Kui aga nüüd küsida: miks? Miks esineb elusas looduses muutlikkus ja millest on see tingitud? Sellele küsimusele enam iga koolilaps ei vasta ja teadlasedki peavad tunnistama, et tegemist on probleemiga, mis kaugeltki ei kuulu lahendatute hulka. Teiselt poolt ei saa märkimata jätta, et just selle probleemi lahendamiseks on meie sajandi teadus väga palju ära teinud. Arusaamine bioloogilisest muutlikkusest on Darwini aegadest tunduvalt muutunud. Laskumata üksikasjalikumasse võrdlusse, võib antud juhul piirduda ühe olulise saavutuse märkimisega: pärilike ja mittepärilike muutuste täpsem eristamine ja nende tekkimise põhjuste selgitamine. Ühed muutused ja kõrvalekalded päranduvad järglastele, teised mitte. Kui raiesmikul kasvanud maasikataim ümber istutada metsa alla, arenevad tema seemnetest samasugused taimed nagu need, mis ennegi kasvasid metsa all, «raiesmiku tüüp» ei säili. Kui aga punasesilmaliste kärbeste seas tekivad juhuslikult mõned mustasilmalised, ilmneb mustasilmalisus ka järglastel, sõltumata nende elutingimustest.

Et mõista erinevusi individuaalsete muutuste päritavuses, tutvume kõigepealt lühidalt kaasaegse arusaamaga pärilikkusest.

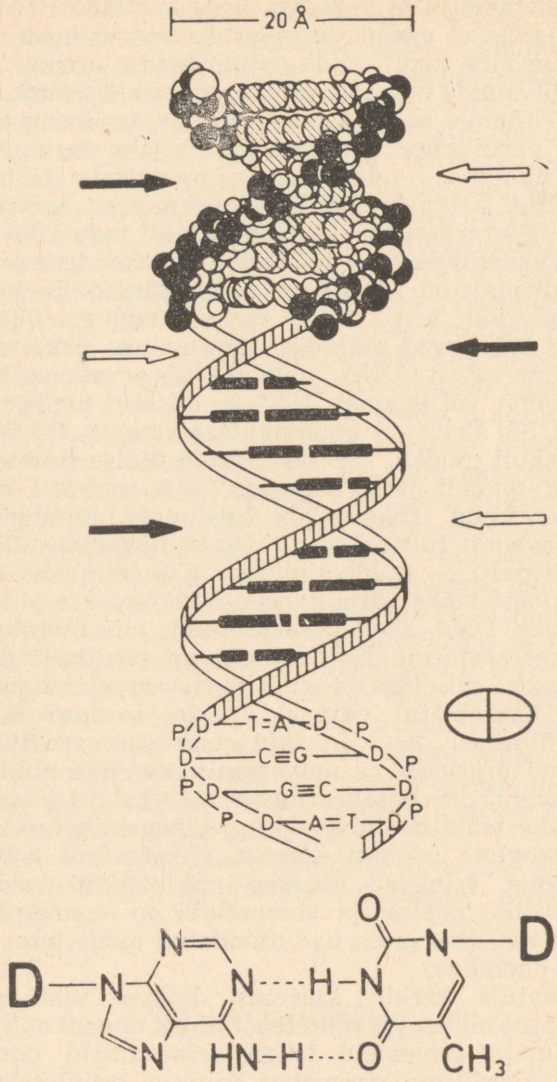
Mis on pärilikkus

P ä r i l i k k u s e all mõistetakse üldiselt järglaste sarnasust oma vanematega. Oleme harjunud teadmisega, et kassid sünnitavad kassipoegi ja hundid — hundikutsikaid; et võililleseemnest areneb uuesti võilill ja männiseemnest kasvab männipuu.

Juba mäletamatutest aegadest peale on teadlastel kujunenud arvamus, et vanemate ja laste sarnasus määratakse mingisuguse aine poolt, mida teatepulgana antakse põlvkonnast põlvkonda edasi. Rida suurepäraseid avastusi viimase kahekümne aasta jooksul veenis teadusemaailma selles, et pärilikkuse peamiseks kandjaks on aine, mis kannab nimetust desoksüribonukleiinhape (DNA)[1]. DNA paikneb põhiliselt rakutuumas, kromosoomideks nimetatavates struktuurides, kuid teda võib leida ka raku organoidides (kloroplastides, mitokondrites). Keemiku seisukohalt on DNA üsna lihtne ühend. Ta kuulub kõrgpolümeeride, s. t. suure molekulkaaluga ühendite hulka, mis koosnevad paljudest korduvatest üksikosadest ehk monomeeridest. DNA molekulkaal arvatakse olevat 5—10 miljonit või enamgi. 1953. a. esitasid inglise teadlane F. H. C. Crick ja ameerika teadlane J. D. Watson DNA molekuli mudeli, mis on leidnud üldise tunnustuse. Nimetatud mudeli järgi kujutab DNA molekul endast spiraalikeerdunud kaksikniiti, kusjuures kumbki niit koosneb sadadest tuhandetest ridamisi liitunud «lülidest» (monomeeridest) — nukleotiididest. Kui inimkeha kõikidest rakkudest võiks välja kerida, lahti keerata ja kokku sõlmida kõik DNA ahelad, saaks niidi, mis ulatuks läbi kogu päikesesüsteemi. Nukleotiidid on põhiliselt ühesuguse ehitusega nii elusa ja eluta piiril asuval, valgusmikroskoobis nähtamatul viirusel kui ka looduse «kuningal» — inimesel. See annabki tunnistust pärilikkuse mehhanismi ürgsusest ja universaalsusest. Iga nukleotiid sisaldab sahhariidi desoksüriboosi molekuli, fosforhappe jäägi ja ühe tsüklilise ühendi (nn. lämmastikaluse), milleks on reeglina adeniin, tümiin, guaniin või tsütosiin. Nagu näeme, erinevad üksikud nukleotiidid vaid oma lämmastikaluse poolest ja viimaseidki on enamikul juhtudel vaid neli (harva on nad asendatud mõne teise, neile lähedase ühendiga).

Paratamatult kerkib küsimus, kuidas saab sellise «monotoonse» ehitusega suhteliselt lihtsa ühendi abil edasi anda sadu ja tuhandeid kõige erinevamaid pärilikke tunnuseid kinglooma ripsmetest inimese psüühiliste ise-

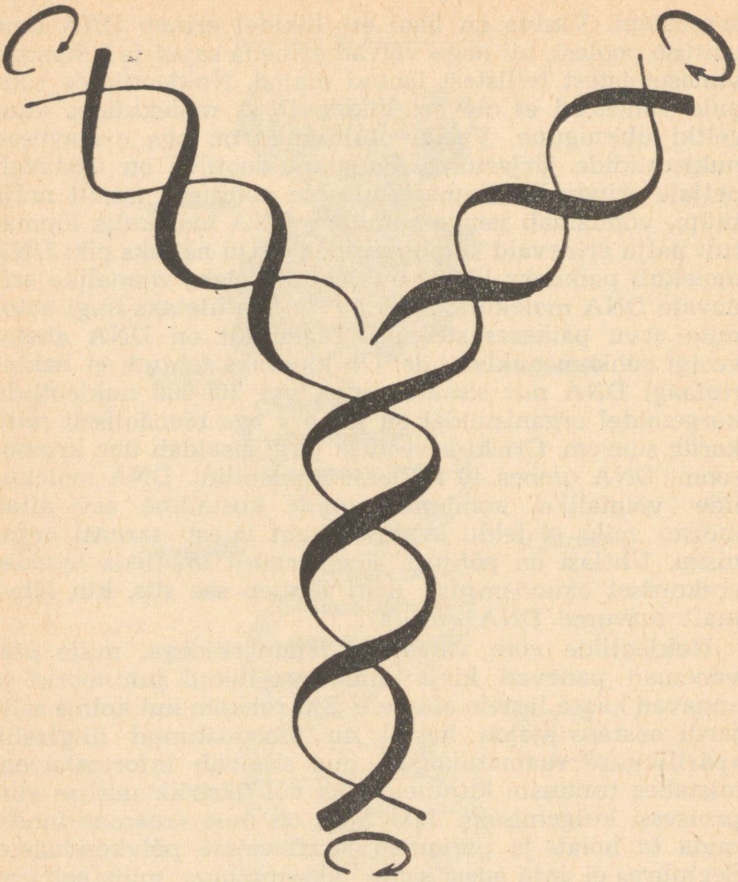
[1] Lühendid on antud rahvusvaheliselt ühtlustatud kujul. DNA — *deoxyribonucleic acid* (ingl.). Mõningates viirustes kannab pärilikkust ribonukleiinhape RNA — *ribonucleic acid* (ingl.).



Joon. 2. DNA molekuli ehitus (ülalt alla: molekuli mudel, lihtsustatud skeem, keemiline koostis).
A — adeniin, C — tsütosiin, G — guaniin, T — tümiin, D — desoksüriboos, P — fosforhape.

ärasusteni. Vastus on üks: eri liikidel erineb DNA oma ehituse poolest, nii nagu võivad erineda sajad ja tuhanded samasugustest tellistest laotud majad. Nukleotiidide tüüpide vahekord ei ole eri liikide DNA molekulides kaugeltki ühesugune. Veelgi olulisemad on aga erinevused nukleotiidide järjestuses. Kuigi nukleotiide on vastavalt neljale erinevale lämmastikalusele põhiliselt ainult nelja tüüpi, võimaldab nende suur arv DNA molekulis lõpmatult palju erinevaid kombinatsioone. Kui näiteks piki DNA molekuli paikneks 10 000 nukleotiidi, oleks võimalike erinevate DNA molekulide arv $4^{10\,000}$. See ületaks isegi aatomite arvu päikesesüsteemis. Tegelikult on DNA ahelas veelgi rohkem nukleotiide. On kindlaks tehtud, et bakteriofaagi DNA niit sisaldab juba ligi 200 000 nukleotiidi; kõrgematel organismidel on see arv aga tõenäoliselt mitu korda suurem. Cricki arvestuse järgi sisaldab ühe kromosoomi DNA umbes 40 miljonit nukleotiidi. DNA molekulide võimalike kombinatsioonide kosmiline arv aitab mõista, miks ei leidu looduses kaht täiesti sarnast organismi. Ühtlasi on põhjust järjekordselt imetleda looduse erakordset ökonoomsust. Eriti ilmneb see siis, kui lähemalt tutvume DNA «tööga».

Nukleotiide võib võrrelda kirjamärkidega, mille abil vanemad panevad kirja eluks vajalikud juhtnöörid ja annavad kaasa lastele eluteele. Elu rohkem kui kolme miljardi aastase ajaloo kestel on moodustunud hiiglaslik «pärilikkuse raamatukogu», mis sisaldab informatsiooni mistahes tunnuste kujunemiseks või ükskõik millise eluprotsessi kulgemiseks. Igal liigil on oma «raamatufond», mida ta hoiab ja pärandab järgnevatele põlvkondadele. Seejuures ei anta edasi samu «eksemplare», mida eelmine põlvkond on juba kasutanud, vaid «trükitakse» uued. DNA molekulidel on ainulaadne võime teatud valkude kaasabil ennast kopeerimise teel paljundada — reduplitseeruda ehk kahenduda. DNA kahendumine algab üksteise ümber keerdunud kaksikniitide järkjärgulise lahtikeerdumise ja eemaldumisega, mille tagajärjel moodustub iseloomulik «kahvel» (joon. 3). Järgnevalt paigutub iga nukleotiidi kõrvale ümbritsevast rakuainest uus nukleotiid ning ühe kaksikspiraali asemele tekib kaks kaksikspiraali, milles kummaski üks ahel pärineb lähtemolekulilt (nn. matriitsilt ehk eeskujult), teine on aga uus. Rakud trükivad raamatuid, milles pooled leheküljed on vanad,



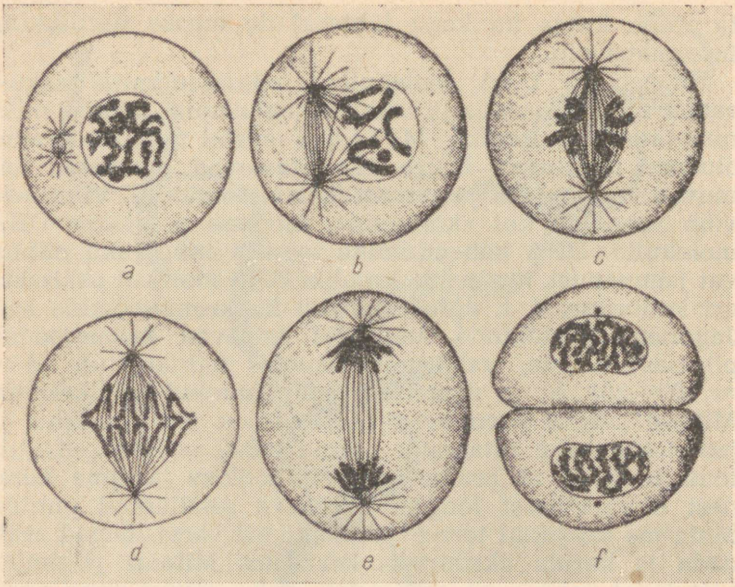
Joon. 3. DNA kahendumine.

pooled — uued. Kõige tähtsamaks tuleb DNA kahendumisel lugeda asjaolu, et vanad nukleotiidid ei ole vabad uute partnerite valikul, vaid siin kehtib kindel reegel: adeniiniga nukleotiidi kõrvale tuleb tümiiniga nukleotiid ja tsütosiini sisaldava nukleotiidi kõrvale guaniini sisaldav nukleotiid. Selline kord tagab DNA tütarmolekulide omavahelise sarnasuse. Kui üks selliselt kahendunud DNA molekulidest satub uude rakku või uude organismi, viib

ta sinna kaasa ka kogu lähterakule omase pärilikkuse informatsiooni.

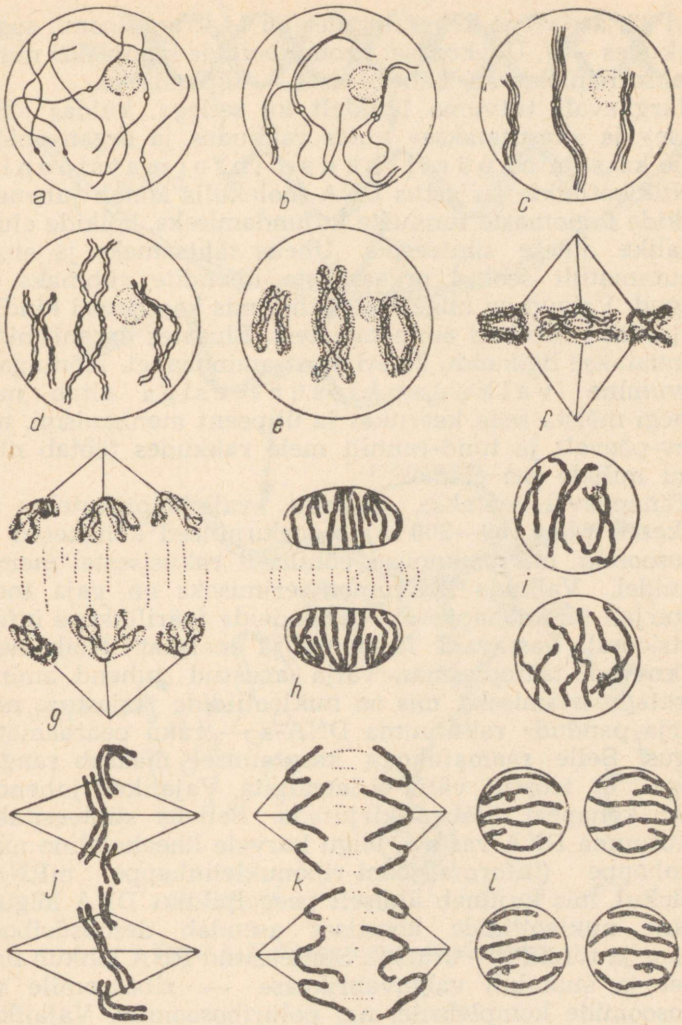
Kopeeritud DNA molekulide edasikandmine rakust rakku toimub peamiselt rakkude jagunemise käigus, mida nimetatakse mitoosiks. M i t o o s i kestel toimuvad rakus olulised muutused. Kõige märgatavamad muutused toimuvad raku tuuma ja eeskätt kromosoomidega. Viimaseid võib vaadelda kui «kohvreid», millesse pakitakse DNA molekulid. DNA kahendumine toimub enne raku nähtavat jagunemist, kusjuures kumbki DNA molekul pakitakse eri kohvrisse, s. t. kahekordistub ka kromosoomide arv. Jagunemata rakkude tuumades esinevad kromosoomid pikkade, peente, valgusmikroskoobis nähtamatute (d = = 100—200 Å) ja üksteisest läbipõimunud niidikestena. Mitoosi käigus harunevad need niitide päsmad lahti ja jaotatakse kahe tütarraku tuuma vahel võrdselt. Kujutleme hetkeks, et peame võrdselt pooleks jaotama kümnest erivärvilisest lõngast koosneva sassiläinud puntra. Mida me sel juhul teeme? Püüame eri värvi lõngad eraldada ja kerida üksikuteks keradeks. Mitoosi jälgimine näitab, et loodus on selle võtte juba ammu enne meid kasutusele võtnud. Mitoosi alguses tihenevad kromosoomid kompaktseteks kehakesteks, mida võib selgesti näha valgusmikroskoobis. Selliseid «kohvreid» on hõlpus tütarrakkude vahel võrdselt ära jaotada kummalegi liiga tegemata. Esialgu jäävad tütarkromosoomid (kromatiidid) ühendusse, kogunevad raku keskossa ja kinnituvad niitidele, mis kulgevad raku «ekvaatorilt» poolustele. See niitidest koosnev struktuur (kääv) moodustub rakus ainult jagunemise ajal ning tema ülesandeks on kaasa aidata kromosoomide võrdsele jaotamisele tütarrakkude vahel. Järgnevalt katkeb tütarkromosoome ühendanud seos ning kumbki kromatiid rändab oma kääviniiti pidi eri poolusele. Rakupoolustele jõudnud kromosoomid keerduvad lahti ja moodustavad kaks uut tütartuuma. Tuumade jagunemisele lisandub tavaliselt rakukeha jagunemine sissenöördumise (loomadel) või vaheseina moodustumise (taimedel) teel. Mitoos kindlustab ühesuguse kromosoomide arvu ja DNA sisalduse organismi kõikides keharakkudes. Munaraku esimestest lõigustumistest peale antakse rakust rakku ühesuguse arvu ja kujuga kromosoomide komplekt — liigiomane k a r ü o t ü ü p.

Mõnevõrra erinevalt toimub pärilikkuse edasiandmine



Joon. 4. Mitoos.
a — kromosoomide tihenemine profaasis; b — tuumamembraani lahustumine ja käävi moodustumine; c — kromosoomide koondumine käävi keskossa metafaasis; d — kromatiidide lahknemine anafaasis; e — kromosoomide kogunemine käävi poolustele telofaasis; f — rakuplasma jagunemine ja tütarrakkude moodustumine.

põlvkonnalt põlvkonnale. Enamikul taime- ja loomaliikidel saab uus isend alguse viljastatud munarakust, mis sisaldab endas nii ema- kui ka isaorganismi kromosoome. Kui mõlemad vanemad pärandaksid lastele kogu oma keharakkudes sisalduva kromosoomide komplekti, kahekordistuks kromosoomide arv laste keharakkudes. Igas järgnevas põlvkonnas kromosoomide arv aina kasvaks ja saavutaks peagi tohutu suuruse. Et seda ei juhtuks ning et põlvest põlve säiliks liigiomane kromosoomide arv, toimub sugurakkude valmimise käigus eriline jagunemine, mida nimetatakse meioosiks. Meioosi tagajärjel kahaneb sugurakkudes kromosoomide arv kahekordselt. Nii sisaldub inimese keharakkudes 46 kromosoomi, sugurakkudes



Joon. 5. Meioos.
a ... e — kromosoomide kahendumine ja tihenemine profaasis; f — metafaas; g — kromosoomide lahknemine anafaasis; h — telofaas; i — profaas II; j — metafaas II; k — anafaas II (kromatiidide lahknemine); l — telofaas II.

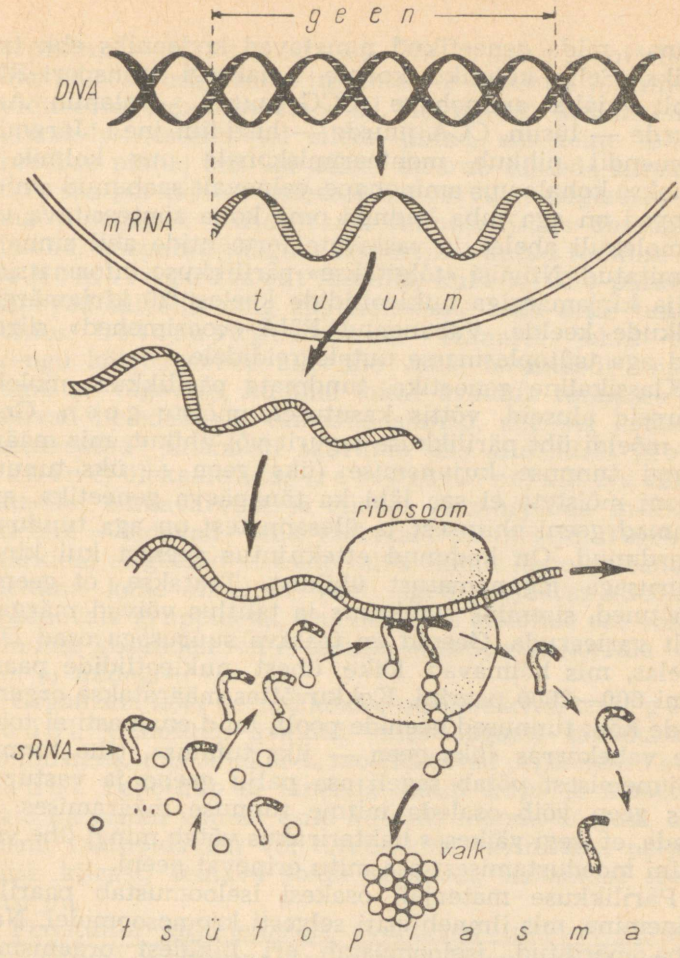
vaid 23; aedherne keharakkudes on 14 kromosoomi, suguraakkudes — 7. Ühekordset kromosoomide komplekti nimetatakse haploidseks, kahekordset — diploidseks.

Järgnevalt tutvume lühidalt ka sellega, kuidas «loetakse» ja «kasutatakse» uutes rakkudes ja organismides neile kaasaantud pärilikkuse informatsiooni.

Nukleotiidide järjestus DNA molekulis annab juhendid kõikide liigiomaste tunnuste kujundamiseks, kõikide eluks vajalike ainete sünteesiks. Üheks tähtsamaks ja eluga lahutamatult seotud orgaaniliste ühendite rühmaks on valgud. Valgud on hiigelmolekulid, mis koosnevad kindlas järjestuses liitunud aminohapetest. Elusates organismides loendatakse ligikaudu 20 erinevat aminohapet. Mõningane tutvumine valkude biosünteesiga aitab meil vähegi mõista seda keerukat ja ülipeent mehhanismi, mis päev-päevalt ja tund-tunnilt meie rakkudes töötab ning tänu millele me elame.

Tänapäeval teatakse, et raku «valguvabrikuteks» on väikesed (d = 150—300 Å) seenekujulised kehakesed — ribosoomid, mis paiknevad põhiliselt rakusisestel membraanidel. Valkude kokkumonteerimiseks on vaja toormaterjali (aminohappeid), «juhendeid» (pärilikkuse informatsiooni), vastavaid fermente ja energiat. Kõik need paiknevad tsütoplasmas, välja arvatud juhend aminohapete reastamiseks, mis on nukleotiidide järjestuse näol «kirja pandud» rakutuuma DNA-s — raku pearaamatukogus. Selle raamatukogu kasutamisel maksab rangelt reegel, et teoseid välja ei laenutata. Vajalikud juhendid tuleb kohapeal ümber kirjutada. Selleks sünteesitakse rakutuuma DNA vastava lõigu kõrvale üheahelaline nukleiinhappe (informatsiooni-ribonukleiinhappe mRNA[1]) molekul, mis kujuneb üldiselt peegelpildiks DNA lõigule, ainult nukleotiidide koostises asendab desoksüriboosi riboos ja tümiini — uratsiil. Sünteesitud RNA lahkub tuumast ja suundub valguvabrikusse — ribosoomile või ribosoomide kompleksile, nn. polüribosoomile. Vajalikud aminohapped suunduvad ribosoomidele eriliste transport-ribonukleiinhappe sRNA[2] molekulide saatel. Igale aminohappele leidub tsütoplasmas oma «voorimees», kes teda vajaduse korral üles otsib ja valguvabrikusse viib. Teel

[1] mRNA — *messenger* RNA (ingl.) — sõnumiviija RNA.
[2] sRNA — *soluble* RNA (ingl.) — lahustuv RNA.



Joon. 6. Valkude biosünteesi skeem.

ribosoomile rikastuvad aminohapped ühtlasi vajaliku energiaga. Valkude kokkumonteerimine toimub konveieri põhimõttel. Ribosoomist (või ribosoomidest) nihkub järk-järgult läbi informatsiooniga, s. o. tuuma DNA vastava lõigu nukleotiidide järjestusega RNA molekul. Iga aminohappe jaoks on mRNA-l kolmest nukleotiidist koosnev

«sõna», mida geneetikud nimetavad kodooniks ehk tripletiks. Selle kolmiku kohale tuuaksegi transport-RNA poolt vajalik aminohape (CCG juurde — alaniin, AAA juurde — lüsiin, CCA juurde — histidiin jne.). Järgmisel momendil nihkub monteerimiskohale uus kolmik ja tuuakse kohale uus aminohape, eelnevalt saabunud aminohapped on aga juba leidnud oma koha sünteesitava valgumolekuli ahelas ja vastavate fermentide abil sinna ka kinnitatud. Niiviisi «tõlgitakse» pärilikkuse informatsioon nelja kirjamärgiga nukleotiidide keelest 20 kirjamärgiga valkude keelde. Vabanenud RNA-«voorimehed» siirduvad aga tsütoplasmasse uutele reididele.

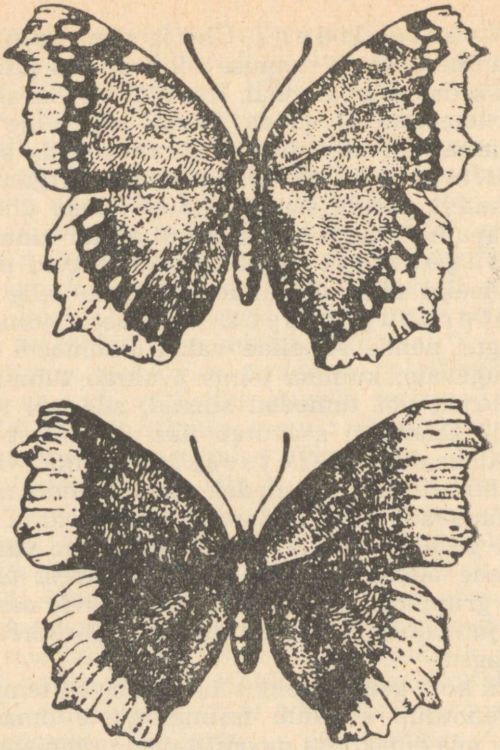
Klassikaline geneetika, tundmata pärilikkuse molekulaarseid aluseid, võttis kasutusele mõiste g e e n. Geeni all mõeldi üht pärilikkuse tegurit või ühikut, mis määrab mingi tunnuse kujunemise (üks geen — üks tunnus). Geeni mõisteta ei saa läbi ka tänapäeva geneetika, arusaamad geeni ehitusest ja ülesannetest on aga tunduvalt avardunud. On kadunud ettekujutus geenist kui kindla suurusega jagunematust ühikust. Teatakse, et geenide mõõtmed, sisemine struktuur ja talitlus võivad märgatavalt varieeruda. Geenid on teatava suurusega osad DNA ahelas, mis hõlmavad lõike ühest nukleotiidide paarist kuni 600—2000 paarini. Kokkuvõttes määratakse organismide kõik tunnused geenide poolt, kuid enamasti ei toimu see vahekorras «üks geen — üks tunnus». Ühe tunnuse kujunemisest võtab sageli osa palju geene ja vastupidi: üks geen võib osaleda mitme tunnuse määramises. On teada, et isegi väikeses bakterirakus võtab mingi ühe vitamiini moodustamisest osa mitu erinevat geeni.

Pärilikkuse materjali osakesi iseloomustab paariline esinemine, mis ilmneb eriti selgesti kromosoomidel. Nagu juba märgitud, iseloomustab eri liikidest organismide rakke kindel kromosoomide arv ja kuju. DNA on «pakitud» teatud suuruse ja kujuga «kandamitesse»: suurematesse ja väiksematesse kohvritesse, kandekottidesse, seljakottidesse, spordikottidesse jne. Iga selline «kohvri» või «koti» tüüp esineb keharakkudes kahekordselt: üks on saadud isalt, teine emalt. Niisuguseid paaris kromosoome nimetatakse h o m o l o o g i l i s t e k s. Et kromosoomid esinevad paaridena, esinevad paaridena ka geenid, paiknedes homoloogiliste kromosoomide vastavates lõikudes (nn. lookustes). On teada, et geenid võivad esineda eri

vormidena — alleelidena. Ühe ja sama geeni alleelid võtavad osa ühe ja sama tunnuse või protsessi juhtimisest, kuid teevad seda erineval viisil. Kui näiteks üks alleelidest määrab herneseemnetel sileda pinna, siis teine määrab krobelise pinna; kui üks alleel määrab tumeda silmavärvuse, siis partner — heleda silmavärvuse. Organism võib oma vanematelt pärida sama tunnuse jaoks ühesugused alleelid, mispuhul räägime temast kui antud tunnuse suhtes homosügootsest isendist, kuid ta võib pärida ka erinevad alleelid ning siis nimetame teda selle tunnuse suhtes heterosügootseks. Viimasel juhul tekib arengu käigus nende alleelide vahel omamoodi võistlus: kumb on tugevam, kumma toime avaldub tunnuses. Kas tekivad heledad või tumedad silmad, sile või krobeline seemnepind? Enamasti saavutab üks alleelidest (dominantne) ülekaalu teise (retsessiivse) üle. Nii näiteks tumedat silmavärvust ja siledat seemnepinda määravad alleelid «võidavad» oma vastavaid partnereid. Tuleb aga märkida, et geenid ei esine mitte ainult kahe vastandliku olekuna, kahe alleelina, vaid sageli paljudest alleelidest koosnevate gruppidena, kus üksikute alleelide osa vastava tunnuse kujundamisel ei taandu lihtsalt vahekorrale «kõik või ei midagi».

Organismi kõik geenid kokku moodustavad tema genotüübi. Genotüüp avaldub mitmesuguste omaduste ja tunnustena, mis omakorda moodustavad organismi fenotüübi. Fenotüüp ei tähenda ainult kuju ja mõõtmeid, vaid ka pisiku võimet esile kutsuda mõnda haigust, organismi vastupidavust või tundlikkust ravimitele, paljunemise kiirust, teatava toidu vajadust, käitumise iseärasusi jm.

Fenotüübi kujunemisele avaldavad tugevat mõju ka ümbritseva keskkonna tingimused. Kõigile on teada, kuivõrd erinev kuju, suurus ja saagikus tekib nisutaimedel erineva väetamise ja niisutamise tingimustes. Tundmatuseni erinevad üksteisest samast pesakonnast pärit, kuid isesugustes pidamistingimustes kasvanud sead, lambad või teised koduloomad. Need ja veel paljud üldiselt teada olevad tõsiasjad on ammusest ajast põhjustanud vaidlusi küsimuse üle, mis on fenotüübi kujunemisel olulisem: geenide toime või keskkonna mõju. Tänapäeva geneetika ei loe enam õigeks küsimuse püstitamist sellisel kujul. Fenotüüp kujuneb välja sisemiste ja väliste tegurite koosmõju



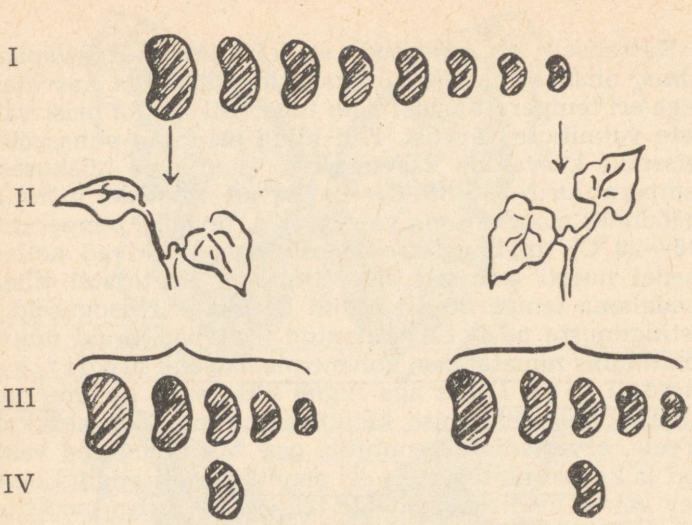
Joon. 7. Modifikatsiooniline muutlikkus.
Ülal — normaalne leinaliblikas, all — madala temperatuuriga mõjutatud nukust arenenud valmik.

tulemusena, kusjuures erinevate tunnuste osas võib nende tegurite toime vahekord kujuneda erinevaks: kord osutuvad määravamaks keskkonnategurid, kord genotüüp. Juba heterosügootsete genotüüpide olemasolu näitab, et genotüübid ei realiseeru täielikult fenotüüpides, s. t. kõikide geenide toime ei avaldu. On koguni andmeid, et fenotüübis avaldub vaid 1% genotüübi kõigist võimalikest külgedest. Viimane aitab mõista geneetikutele hästi tuntud tõsiasja, et sama genotüüp võib erinevates keskkonnatingimustes kujundada erinevaid fenotüüpe. Kuid tuntakse ka vastupidist nähtust: kahel väliselt sarnasel isendil võib olla erinev genotüüp.

Katseliselt on näidatud, et leinaliblika, päevapaabusilma, ohakaliblika jt. liblikaliikide nukkude kasvatamisega eri temperatuuridel võib tugevasti muuta neist väljuvate valmikute värvust. Kui hiina priimula punaseõielist teisendit kasvatada kasvuhoones (suuremas niiskuses ja temperatuuril 30—35 °C), hakkavad taimedel mõne aja möödudes moodustuma valged õied, tavalise temperatuuri (15—20 °C) tingimustesse tagasiviimisel tekivad neil taimedel uuesti punased õied. Paljudel imetajatel tiheneb madalama temperatuuri mõjul karvkate. Niisuguseid välistingimuste poolt esilekutsutud mittepäritavaid muutusi fenotüübis nimetatakse kohanemisteks ehk *modifikatsioonideks*. Oleks aga liigne lihtsustus, kui me modifikatsioonide tekkimise kirjutaksime ainuüksi keskkonna arvele, arvestamata genotüübi osa. Mitmesugused vaatlused ja katsed näitavad, et eri genotüübiga isenditel on erinev võime modifikatsioonide tekitamiseks. Ka modifitseeruvad ühed tunnused enam kui teised. Taimedel varieeruvad kõige kergemini vegetatiivsete organite mõõtmed, samuti kõrvalharude, lehtede ja õite arv. Harvem muutub lehekuju, samuti kroon- ja tupplehtede suurus ning kuju. Üldse iseloomustab generatiivseid organeid suurem püsivus, mistõttu süstemaatikud on neid alati eelistanud.

Kui organismide fenotüüp varieerub suhteliselt kergesti, siis geenid on väga püsivad. Tänu geenide vähesele muutlikkusele sünnivad hobustel alati varsad ja kooruvad kanamunadest tibud sõltumata sellest, kas neid kasvatatakse jahedamas või soojemas kliimas, metsa või stepi tingimustes, kõrgmäestikus või lauskmaal. Põlvkond põlvkonna järel säilivad isenditel liigiomased tunnused. Omal ajal kujunes niisuguste tähelepanekute põhjal veendumus, et liigid on muutumatud. Veel käesoleva sajandi algul rääkisid geneetikud geenidest kui pärilikkuse muutumatutest ühikutest. Alates aastaist 1925—1927, kui mitmel teadlasel (Nadson, Filippov, Muller, Stadler) õnnestus katseliselt esile kutsuda pärilikke muutusi, on selge, et ka geenid muutuvad.

Evolutsioonile annavad materjali ainuüksi genotüübi muutused. Seda tõestas veenvalt juba sajandi algul taani botaanik Johannsen. Aedoa mitmesuguse suurusega kauntest valis ta välja kõige suuremad ja kõige väiksemad ning külvas nende seemned eraldi maha. Kui neist arenenud taimed moodustasid kaunu, mõõtis ta uuesti seemnete



Joon. 8. Johannseni katse skeem.

suurust. Ilmnes, et mõlemas taimede rühmas moodustusid jälle nii suured kui ka väikesed seemned, võrdse keskmise suurusega (joon. 8). Valikut nagu poleks toimunudki. Katse tulemus seletub asjaoluga, et isetolmlev aeduba on homosügootne (s. o. samade alleelidega) peaaegu kõigi geenide poolest, mistõttu varieeruvus seemnete suuruses ei saa olla geneetiline ning kujutab endast vaid fenotüübi modifikatsioone, mida järglastele ei pärandata. Valik annab järgmiste põlvkondadeni ulatuvaid tagajärgi vaid siis, kui muutused tunnustes tähendavad ühtlasi muutusi genotüübis.

Kaasaegne geneetika pooldab seisukohta, et p ä r i l i k m u u t l i k k u s tekib kahel viisil: pärilikkuse materiaalsete kandjate muutumise ehk m u t a t s i o o n i d e tagajärjel ja pärilikkuse materiaalsete kandjate kombineerumise ehk r e k o m b i n a t s i o o n i d e teel. Kuidas ja millal tekivad mutatsioonid ja rekombinatsioonid? Püüame seda lähemalt selgitada, sest ilma pärilikku muutlikkust mõistmata on raske mõista evolutsiooni.

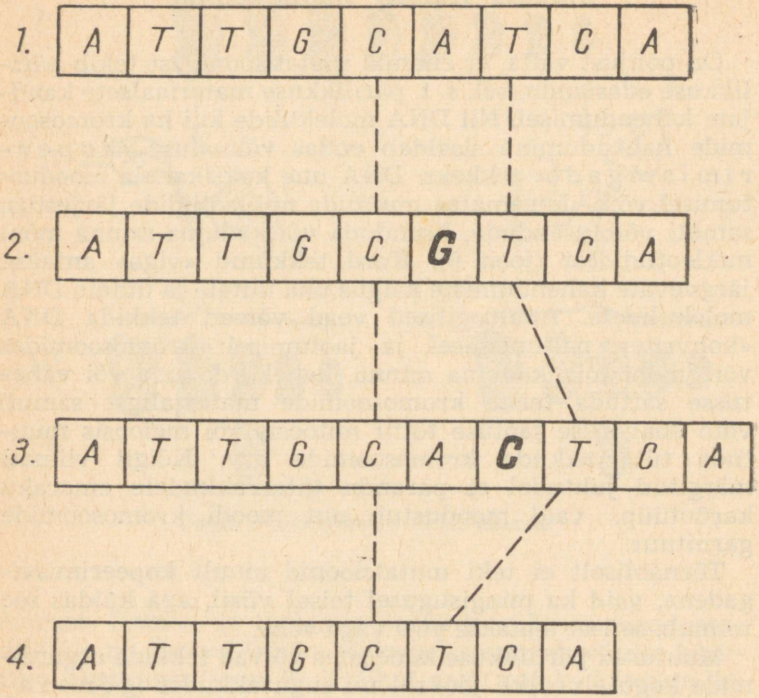
On põhjust väita, et enamik mutatsioonidest tekib pärilikkuse edasiandmisel, s. t. pärilikkuse materiaalsete kandjate kahendumisel. Nii DNA molekulide kui ka kromosoomide kahendumine sisaldab endas võimaluse «kopeerimisvigade» tekkeks. DNA uue kaksikahela moodustumisel võib «kogemata» muutuda nukleotiidide järjestus, samuti võib asenduda, lisanduda või kaduma minna mõni nukleotiididest (joon 9). Kord tekkinud «viga» antakse järgnevate kahendumiste käigus üha uutele ja uutele DNA molekulidele. Analoogilised vead võivad tekkida DNA «kohvrite» paljunemisel ja jaotumisel: kromosoomides võib mõni lõik kaduma minna, kahekordistuda või vahetusse sattuda teiste kromosoomide materjaliga; samuti võib ebavõrdse jaotuse tõttu mitoosis või meioosis muutuda tütarrakkude kromosoomide arv. Kõigil viimati märgitud juhtudel ei pärandu tütarrakkudele emaraku karüotüüp, vaid moodustub uut moodi kromosoomide garnituur.

Tõenäoliselt ei teki mutatsioonid ainult kopeerimisvigadena, vaid ka mingisugusel teisel viisil, aga kuidas see toimub, sellest teatakse veel väga vähe.

Muutused pärilikkuse kandjates võivad tekkida organismide kogu elutsükli jooksul nii sugurakkudes (generatiivsed mutatsioonid) kui ka keharakkudes (somaatilised mutatsioonid). Suguliselt paljunevatel organismidel antakse järglastele vaid need mutatsioonid, mis tekivad sugurakkudes. Somaatilised mutatsioonid (nagu hall tukk inimese juustes või klorofüllita laigud taimelehtedel) avalduvad tavaliselt ainult sellel isendil, kellel nad tekivad. Mittesuguliselt paljunevatel organismidel võivad aga ka somaatilised mutatsioonid kanduda järglastele. Nii on mitmed puuviljasordid tekkinud «pungavariatsioonidest» (on saanud alguse pärilikult muutunud rakkudega pungast). Evolutsioonis etendavad määravat osa kahtlemata sugurakkudes toimuvad pärilikkuse muutused.

Sõltuvalt sellest, kui suurt osa pärilikkuse materjalist haaravad vastavad muutused, eristatakse geen-, kromosoom- ja genoommutatsioone.

Geenmutatsioonide aluseks on keemilised muutused DNA molekulides, s. t. muutused nukleotiidide tüü-



Joon. 9. Geenmutatsioonid.
1 — normaalne DNA ahel; 2 — lämmastikaluse asendumine; 3 — uue aluse lisandumine; 4 — ühe aluse kadumine. A — adeniin, C — tsütosiin, G — guaniin, T — tümiin.

bis, arvus või asukohas. Geenmutatsioon võib piirduda ainult ühe nukleotiidi muutumisega, kuid võib hõlvata ka pikemat lõiku DNA ahelas. Selle tagajärjel asendub üks alleel teisega või muutub geenisisene struktuur. Muutused DNA koostises võivad kaasa tuua muutusi organismide mistahes tunnustes: keha suuruses ja kujus, üksikute organite ehituses ja füsioloogias, viljakuses, elu kestuses, käitumises. Mutatsioon mingis ühes nukleotiidis võib avalduda näiteks ühe aminohappe muutumisena. Viimasega kaasnevad muutused vastava valgu omadustes. Teiste sõnadega, algab «ahelreaktsioon», mis lõpeb mingi väliselt

eristatava tunnuse muutumisega. Näiteks asendub teatava geenmutatsiooni tagajärjel inimese hemoglobiini molekulis glutamiinhape valiiniga. Ühe aminohappe asendumisest 300 aminohappest koosneva hemoglobiini molekulis piisab, et kutsuda esile sirprakulise kehvveresuse nime all tuntud raske haigus. Muutub hemoglobiini molekulide laeng, nad kleepuvad kokku ning punased verelibled omandavad sirpja kuju. Sellised punalibled ei varusta rakke enam vajalikul määral hapnikuga ning sirprakulist kehvveresust põdevad inimesed surevad tavaliselt varases elueas.

Aminohapete kõrval võivad geenmutatsioonid põhjustada muutusi ka teiste ühendite ainevahetuses. Kui näiteks vastav geenmutatsioon blokeerib hormoon insuliini sünteesi, takistub glükoosi muutumine glükoos-6-fosfaadiks ning tekib süsivesikute ainevahetuse pärilik haigus — suhkurtõbi.

Paljud mutantsed geenid avaldavad samaaegselt mõju mitmele tunnusele. Näiteks lokkissulistel kanadel on munasarjad alaarenenud, jaapani tantsuhiirtel puudub kuulmisvõime.

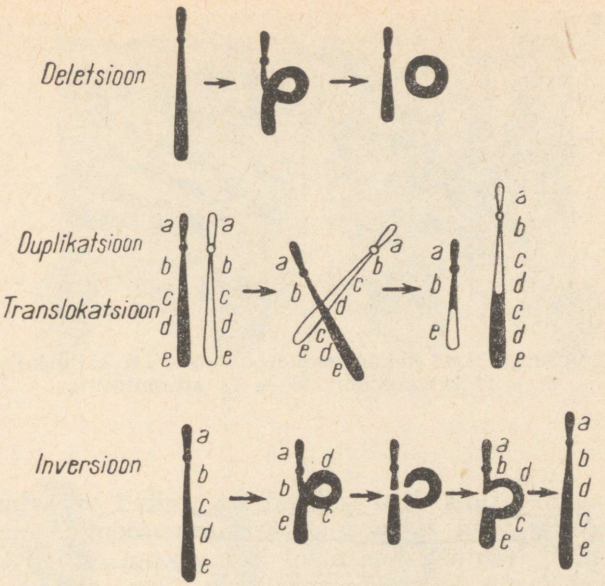
Muutusi kromosoomide ehituses (kromosoomisiseseid ümberkorraldusi) nimetatakse k r o m o s o o m m u t a t s i o o n i d e k s ehk kromosoomaberratsioonideks. Selliste aberratsioonide tekkimise aluseks on kromosoomide murdumine. Lihtsamal juhul murdub mõne kromosoomi küljest tükike ning kromosoom kaotab sellega osa oma pärilikkuse materjalist (lahtimurdunud tsentromeerita kromosoomiosake ei suuda iseseisvalt liikuda raku poolusele ning läheb raku jagunemisel kaotsi). Niisugust aberratsiooni nimetatakse d e l e t s i o o n i k s (deleetsiumiks). Suuremad deletsioonid on kahjulikud, eriti kui nad haaravad samaaegselt mõlemat homoloogilist kromosoomi. Leidub ju kromosoomi kõikides lõikudes geene, ilma milleta pole võimalik elada. Kui deletsioon tekib vaid ühes paarilistest kromosoomidest, võib sellise kõrvalekaldega isend ellu jääda ka suurema deletsiooni puhul. Nii leiti Inglismaal, et ühel vaimselt alaarenenud ja suguliste häiretega naisel oli deletsiooni teel kaduma läinud 2/3 ühe X-kromosoomi (sugukromosoomi) ainest.

Lahtimurdunud kromosoomisegment võib uuesti ühineda teise homoloogilise kromosoomiga, mis toob viimasel kaasa mõningate lõikude kahekordistumise ehk d u p l i-

katsiooni. Duplikatsioone loetakse deletsioonidest vähem kahjulikeks. Kui murdunud kromosoomilõik liitub mõne mittehomoloogilise kromosoomiga või toimub lahtimurdunud osade vastastikune vahetus mittehomoloogiliste kromosoomide vahel, räägitakse translokatsioonist. Selliste «vahetuste» tagajärjel võib mõni kromosoomidest omandada kaks tsentromeeri, teine võib aga jääda täiesti ilma tsentromeerita. Kahe tsentromeeriga kromosoome hakatakse samaaegselt tõmbama mõlemale rakupoolusele ning me näeme «silda» — kahe rakupooluse vahel väljavenitatud kromosoomi (joon. 10). Kui mingi kromosoomisegment lahti murdub ja enne sama kromosoomiga taasühinemist 180° võrra pöördub, tekib



Joon. 10. «Sild» telofaasis.

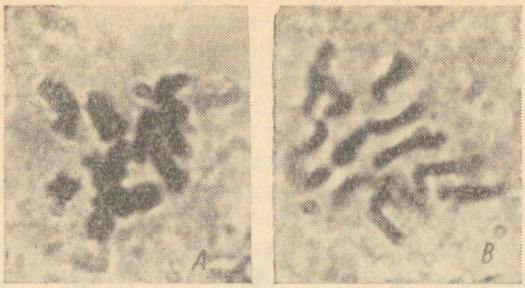


Joon. 11. Kromosoomaberratsioonid.

nn. inversioon. Kromosoomaberratsioonide tüüpe ja nende tekkimist selgitab joonis 11.

Kromosoomaberratsioonid põhjustavad muutusi geenide hulgas ja vahekorras, eriti geenide paigutuses. Geenide asetusest kromosoomides sõltub aga suurel määral nende aktiivsus, s. t. avaldumine. Muutused geenide aktiivsuses kajastuvad organismide fenotüübis. Aberratsioonide toime võib olla surmav, võib piirduda väikeste muutustega fenotüübis või üldse avaldumata jääda. Nii ei avaldu välistes tunnustes enamik translokatsioone ja inversioone. Küll vähendavad nad aga tavaliselt viljakust. Kui tolmuterade emarakkudes toimub translokatsioon, osutub 50% tolmuteradest abortiivseks.

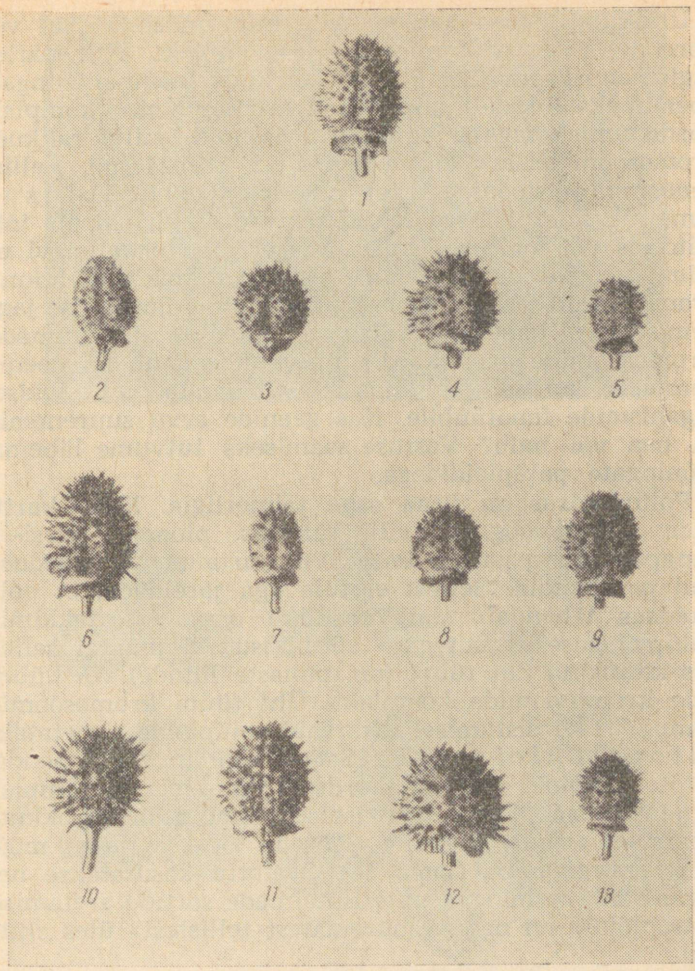
Kromosoomide jaotumisel tütarrakkude vahel võivad tekkida häired, mis viivad muutustele liigiomases kromosoomide arvus. Muutusi kromosoomide arvus nimetatakse genoommutatsioonideks. Kui mõni kromosoomide paar meioosis lahknematult liigub ühele rakupoolusele, saab üks tütarrakkudest (s. o. sugurakkudest) ühe lisakromosoomi, kusjuures teine tütarrakk jääb vastavast



Joon. 12. Aneuploidsed rakud aedherne (2n = 14) kalluskultuuris. A — 11 kromosoomi; B — 13 kromosoomi.

kromosoomist ilma. Kui sellised sugurakud viljastamisel osalevad, tekivad ebanormaalse kromosoomide arvuga organismid. Nähtust, kus mõni kromosoom esineb keharakkudes mitte kahekordsena, vaid ühe-, kolme- või neljakordsena või puudub üldse, nimetatakse geneetikas aneuploidsuseks. Vastavaid isendeid nimetatakse aga mono-, tri-, tetra- või nullsoomikuteks. Kui näiteks aedherne rakkudes esineb normaalse 14 kromosoomi asemel 15, on meil tegemist trisoomikuga. Kui kromosoomide (täpsemalt, kromatiidide) ebavõrdne lahknemine leiab aset mitoosis, tekivad nn. mosaiiksed koed ja isendid, kelle üksikud rakud erinevad oma kromosoomide arvu poolest. Nii sisaldavad koekultuuris kasvatatud taimerakud normaalse diploidse kromosoomide komplekti kõrval hulgaliselt aneuploidseid garnituure (joon. 12).

Aneuploidsus võib esile kutsuda olulisi muutusi organismide tunnustes. Näiteks ogaõuna trisoomikud erinevad normaalse diploidse karüotüübiga isenditest viljade ehituse poolest (joon. 13). Ka iseloomustab neid madalam viljakus ja mõnevõrra väiksem eluvõime. Madalam viljakus iseloomustab ka nisu nullsoomikuid. Kolmeteistkümnenda kromosoomi kolmekordistumisega kaasnevad inimese vastsündinul taandarenenud silmad, kaheksateistkümnenda kromosoomi kolmekordsel esinemisel ilmneb skeletilihaste alaareng, samuti nimetissõrme ebanormaalne asend ja mõned teised kõrvalekalded. Selliste häiretega lapsed elavad harva üle kuue kuu.

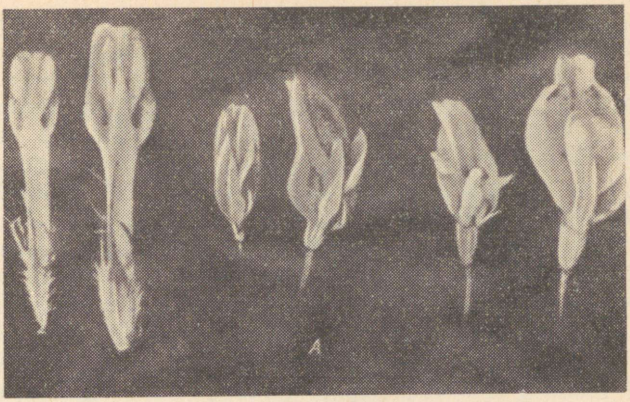


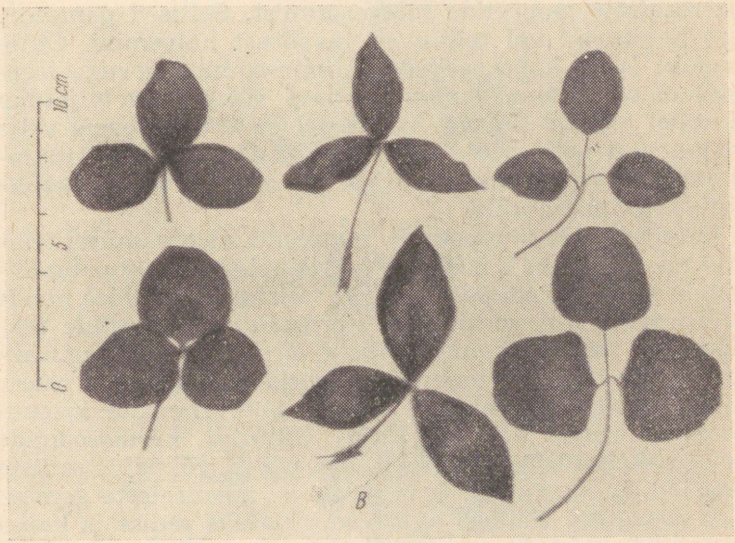
Joon. 13. Ogaõuna viljad. 1 — normaalne (2n = 24), 2 ... 13 — trisoomikud 25 kromosoomiga.

Üksikute kromosoomide arvu muutumise kõrval võib kordistuda terve kromosoomide komplekt. Kui näiteks liigiomane kromosoomide arv on kuus (nagu mõningatel koertubaka liikidel), siis võivad kromosoomide komplekti kordistumise tagajärjel tekkida isendid, mille rakkudes kromosoomide arv on vastavalt 12, 18, 24 jne. Selliste genoommutatsioonide teket tuntakse polüploidsuse nime all. Polüploidsed rakud tekivad sageli häirete tõttu mitoosis või meioosis, kusjuures ei moodustu käävi ega toimu kromosoomide lahknemist ning kõik kahendunud kromosoomid jäävad samasse rakutuuma. Iga sellise jagunemise järel kahekordistub kromosoomide arv tuumades. Kromosoomide arvu kordistumisel kordistub ka geenide komplekt, mis ei jäta mõju avaldamata polüploidsete organismide fenotüübile. Kas geenide arvu suurenemine on hea või halb? Vastuse saamiseks tutvume lähemalt mõningate polüploididega.

Polüploidsus on üsna sage taimeriigis. Nisu, kartul, kaer, suhkruroog, puuvill, tubakas, ploomi-, kirsi- ja õunapuud ning paljud teised kultuurtaimed on looduslikud polüploidid. Sellest ei tule aga järeldada, et polüploidsus tähendab alati kasulike omaduste tekkimist. Polüploidsuse «kasutegur» sõltub suurel määral sellest, kas kordistub üht tüüpi (nn. puhaste liikide) või hübriidide kromosoomide komplekt. Üht tüüpi kromosoomide komplekti kordistumisel tekkivaid polüploide nimetatakse autopolüploidideks. Sagedamini tuntakse nendest autotetraploide, s. o. neljakordse kromosoomide komplektiga organisme. Tetraploide iseloomustab üldiselt rakkude, tuumade, samuti organite (lehtede, õite, viljade) mõõtmete suurenemine (joon. 14). Seetõttu kasutatakse neid sageli lähtevormidena uute ilutaimede sortide aretamisel. Tetraploidid on nagu «suurematest tellistest» üles ehitatud.

Kui aga kromosoomide arv ületab tetraploidsuse, muutuvad tuumad liiga suureks, kaob tasakaal tuuma ja raku mõõtmete vahel ning see põhjustab mitmesuguseid häireid raku elutegevuses. Erinevad liigid reageerivad erinevalt kromosoomide arvu suurenemisele. Kui lähtevormil on juba küllalt kõrge kromosoomide arv (nagu näiteks 42 kromosoomiga harilikul nisul), osutuvad tetraploidid diploididest halvemini arenenuks. Seevastu ületab rukki tetraploid oma vegetatiivsete organite arengu poolest



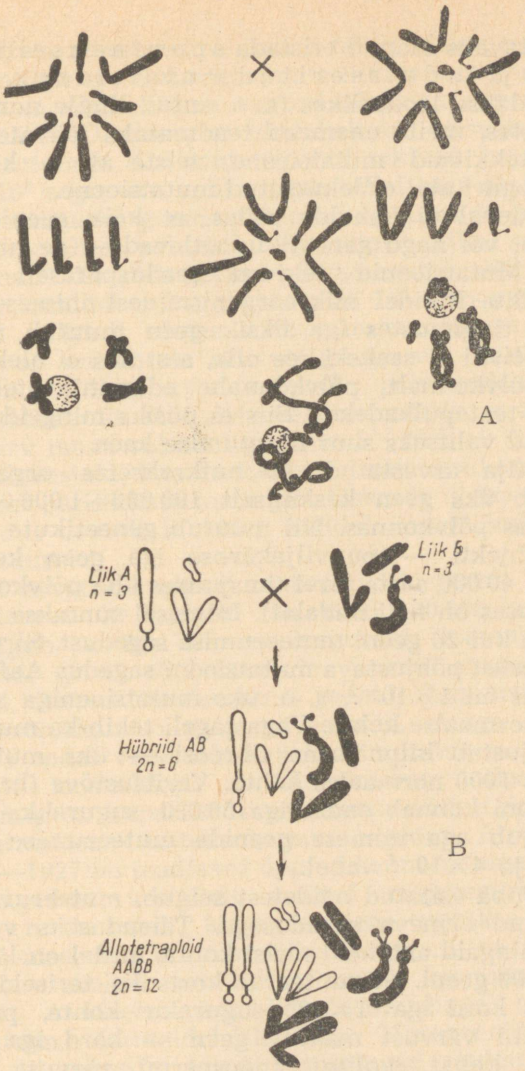


Joon. 14. Tetraploidsed taimed.
A. Di- ja tetraploidse ristiku õied (vasemalt paremale: punane ristik, rootsi ristik, valge ristik).
B. Diploidse (ülemises reas) ja tetraploidse punase ristiku lehed.

märgatavalt diploidi, millel on 14 kromosoomi. Kromosoomide arvu suurenemine viib ka füsioloogilistele muutustele. Sageli intensiivistub valkude, sahhariidide, vitamiinide jt. ainete süntees. Teiselt poolt võib autotetraploidide rakumahlas väheneda osmootne rõhk (ja sellega seoses külmakindlus), aeglustuda rakkude jagunemise tempo ja pikeneda vegetatsiooniperiood. Füsioloogilistest muutustest tingituna moodustub tetraploididel enamasti ka vähem õisi. Veelgi enam: autotetraploide iseloomustab reeglina madalam viljakus. Näiteks muutuvad tomatitaimed ploideerimisel praktiliselt steriilseteks, tetraploidse hariliku aruheina viljakus moodustab vaid 66,3% diploidse aruheina viljakusest. Enamikul juhtudel on selle põhjuseks häired meioosis: kolme-, nelja- või enamakordne kromosoomide arv ilmselt «segab» homoloogiliste kromosoomipartnerite omavahelist «tantsu» ja sellega ühtlasi normaalsete gameetide moodustumist. Sellised gameedid kas hukkuvad või talitlevad tavalisest halvemini. Oktoploidid (s. o. kaheksakordse kromosoomide arvuga isendid) ei ole enamasti eluvõimelised või jäävad viljatuks. Eespool toodust ilmneb, et liikidel on evolutsioonis välja kujunenud neile sobiv kromosoomide arv, mille muutumine (ka suurenemine) ei vii enamasti liigile kasulike tunnuste tekkimisele.

Hübriidide kromosoomide komplekti kordistumisel tekivad nn. allopolüploidid. Vastupidiselt autopolüploididele suureneb allopolüploidide viljakus, võrreldes nende hübriidsete lähtevormidega. Normaalsete gameetide tekkimiseks peavad homoloogilised kromosoomid sugurakkude valmimisele eelnevas meioosis moodustama paare, mida hübriidides takistab nende lähtevanemate kromosoomide erinev arv või kuju. Hübriidi kromosoomide arvu kahekordistumisel tekib aga uuesti võimalus selliste paaride moodustumiseks ja seega — normaalsete gameetide arenguks. Näiteks osutuvad viljatuks redise ja kapsa hübriidid, kuigi kummalgi liigil on isegi ühesugune kromosoomide arv — 18. Hübriidi kromosoomide komplekt koosneb 9 redise ja 9 kapsa kromosoomist, mis oma ehituse erinevuste tõttu meioosis vastastikku ei paaru (nagu ei sobi koos tantsima pikkuselt liiga erinevad partnerid). Kui aga hübriidi kromosoomide arv kahekordistada, tekivad viljakad taimed.

Nii geen-, kromosoom- kui ka genoommutatsioonide



Joon. 15. Allopolüploidsus.
A. — Hübriidide viljatuse tsütoloogiline alus. Ülemises reas — lähteliikide kromosoomid, keskmises reas — hübriidi kromosoomide komplekt, alumises reas — kromosoomide paardumine meioosis.
B. — Allopolüploidse kromosoomide komplekti moodustumine.

TRÜ Raamatukogu

seas on tavaks saanud eristada *spontaanseid* ehk looduslikke ja *indutseeritud mutatsioone*. Esimeste all mõeldakse looduslikes (s. o. antud liigile normaalseis) tingimustes, meile enamasti teadmatuks jäävate tegurite toimel tekkivaid mutatsioone, teiste all — katseliselt, kindla teguri abil esilekutsutud mutatsioone.

Tänapäeval ei kahelda selles, et kõik geenid võivad muutuda, või nagu geneetikud ütlevad — geenid muteeruvad. Mutatsioonid tekivad seaduspäraselt kõikidel elusolendite liikidel mikroorganismidest inimeseni. Looduslikes tingimustes iga üksik geen muutub aga väga harva. Teisiti ei saakski see olla, sest siis ei oleks geenid enam põlvkonnalt põlvkonnale edasiantavateks pärilikkuse «teatepulkadeks». Siis ei püsiks mingeid kindlaid liike, vaid valitseks suur muutumise kaos.

On välja arvestatud, et hulkraksetes organismides muteerub üks geen keskmiselt 100 000—1 000 000 geeni kohta igas põlvkonnas. Nii muutub geneetikute lemmikuurimisobjekti — puuviljakärbse iga geen keskmiselt üks kord 40 000 aasta järel (kusjuures ühe põlvkonna kestus looduses on neli nädalat). Inimesel tuntakse tänapäeval enam kui 20 geeni muteerumise sagedust. Sirprakulist kehvveresust põhjustava mutatsiooni sagedus Aafrika elanikkonnas on 1×10^{-2}, s. o. üks mutatsiooniga sugurakk iga 100 normaalse kohta. Väga sageli tekib ka mutatsioon, mis põhjustab kilpnäärme fibroosi — üks muteerunud sugurakk 1000 normaalse kohta. Veritsustõve (hemofiilia) mutatsiooni kannab endas iga 50 000. sugurakk. Keskmiselt kõigub aga inimese geenide muteerumise sagedus 4×10^{-6} ja 4×10^{-4} vahel.

Nagu juba esitatud näidetest selgub, muteeruvad üksikud geenid erineva sagedusega. Täienduseks võib veel tuua mõningaid andmeid maisi kohta, millel on läbi uuritud ligi 500 geeni. Nii muteerub kortsulisi teriseid määrav geen üks kord iga 1×10^6 suguraku kohta, purpurset endospermi värvust määrav geen — kord iga 11×10^6 suguraku kohta, kollast endospermi värvust määrav geen — kord iga 492×10^6 suguraku kohta, vahasust määrava mutantse geeni sagedus on aga 1 000 000 suguraku kohta null.

Vaatamata mõningale varieeruvusele jääb üksikute geenide muteerumise sagedus looduslikes tingimustes üldiselt madalaks. Paratamatult kerkib küsimus: kas sellise

madala muteerumissageduse juures tekib küllalt materjali evolutsioonilisteks muutusteks, uute liikide kujunemiseks? Vastuse saamiseks esitame tuntud nõukogude geneetiku Dubinini näite. Oletame, et ühel hektaril kasvab 2×10^6 üksikut nisutaime. Kui mutatsioonid tekivad sagedusega üks kord 10^6 suguraku kohta, peab sellel maa-alal olema neli taime mistahes geeni muteerunud vormiga (s. t. iga üksiku geeni suhtes kohtame nelja taime, millel see geen on muutunud). Et kõik geenid võivad muteeruda, kõrgematel organismidel on aga vähemalt 10^4 erinevat geeni, peab ühel hektaril olema 4×10^4 mutatsiooniga taime. Tegelikult on mutantide arv veelgi suurem, sest uutele mutatsioonidele lisanduvad eelmistes põlvkondades tekkinud mutatsioonid. Kui siis veel meenutada, et nisutaimede üldarv maakeral on ligikaudu 5×10^{14}, ei jää enam põhjust kahtlusteks, kas mutatsioonid suudavad anda küllaldaselt uut pärilikkuse materjali. Geenide üldine muteerumissagedus osutub kõikidel liikidel üsnagi aukartustäratavalt suureks.

Inimesel arvatakse olevat umbes 10 000 geeni. Kui iga geen muteerub keskmiselt üks kord 100 000 suguraku kohta, selgub, et iga kümnes sugurakk kannab endas muteerunud geeni. Põlvkondade jooksul mutatsioonid kogunevad, mistõttu muteerunud geenide koguarv osutub veelgi suuremaks. On välja arvestatud, et iga inimene võib kanda endas vähemalt kaheksat mutatsiooni.

Erinevalt looduslikest mutatsioonidest iseloomustab katsetingimustes kunstlikult esilekutsutud (nn. indutseeritud) mutatsioone suhteliselt suur sagedus. Alates aastaist 1925—1927 on teadlased õppinud suurendama muteerumise sagedust vastavalt valitud mõjutegurite ehk mutageenide abil. Mutageenidena tuntakse mitmesuguseid ioniseeriva kiirguse liike (röntgeni- ja gammakiired, alfa-osakesed, neutronid), samuti keemilisi ühendeid (ipriit, metüleensinine, lämmastikushape, etüleenimiin, kofeiin, formaldehüüd jt.). Mutageenideks on osutunud nii mõnedki laialt kasutatavad ravimid (nagu urotropiin) ja taimekahjurite tõrjevahendid (2,4-D).

Mutatsioonide sagedust tõstavad sageli mitmesugused ebanormaalsed keskkonnategurid, millega antud organism tavaliselt kokku ei puutu. Nii on tähele pandud, et kõrgema temperatuuri toimel suureneb mutatsioonide arv mitte üksnes eksperimendi, vaid ka looduslikes tingi-

mustes. Näiteks iseloomustab mõningate Alpides kõrgematel kohtadel kasvavate koertubaka liikide seemneid suurem mutatsioonide sagedus (kimäärsete võsude näol) kui madalamatest piirkondadest pärinevaid seemneid. Seda seletatakse asjaoluga, et mägedes leidub kohti, kus soodsa nõlvuse tingimustes soojeneb mullapind sageli väga tugevasti (kuni 50 °C). Kõrge temperatuur indutseeribki mutatsioone seemnetes, mis enne idanema hakkamist on sageli pikemat aega mullas. Temperatuurišokkide mõju tuntakse hästi ka eksperimentides. Näiteks suureneb mutatsioonide sagedus kahekordseks, kui puuviljakärbse kolmepäevaseid vastseid mõjutada 12—24 tunni jooksul temperatuuriga 36—38 °C. Vastsete hoidmisel 20—40 minutit temperatuuril —6 °C tõuseb mutatsioonide sagedus koguni kolmekordseks.

Teistest mutatsiooniliikidest suudetakse kindlamini katseliselt esile kutsuda polüploidsust. Usaldusväärseks vahendiks on siin kujunenud kolhitsiin — sügislillest (*Colchicum autumnale*) pärinev alkaloid, mis takistab käävi moodustumist ja sellega kromosoomide jaotumist tütarrakkudesse.

Mitmesuguste mutageenide kindlakstegemine on uuesti päevakorda tõstnud ühe vana, juba küllaltki palju vaidlusi põhjustanud küsimuse: kas ja kuidas on võimalik suunata mutatsioonide teket? Paljud mutageenid (näiteks röntgenikiired) suurendavad vaid loomulikult (spontaanselt) toimuvate mutatsioonide sagedust, muutmata seejuures nende tüüpi. Viimasel ajal on aga õnnestunud kindlaks teha, et teatud keemilised mutageenid avaldavad mõningatele organismidele (eeskätt mikroorganismidele) ka erilist toimet, s. t. kutsuvad sagedamini esile teatud kindlat tüüpi mutatsioone. Nii indutseerib etoksükofeiin põhiliselt kromosoomaberratsioone, peaaegu mõjutamata geenmutatsioonide sagedust. Samal ajal nebulariin tõstab järsult geenmutatsioonide arvu, kutsumata esile kromosoomide murdumisi. Formaldehüüd indutseerib puuviljakärbsel suurel hulgal duplikatsioone. Peamiseks ülesandeks on leida võimalikult kitsa toimealaga mutageene, mis mõjutaksid väheseid geene või koguni ühtainsat geeni. Praegu selliseid aineid ei tunta, kuigi on üldiselt teada, et ühe keemilise mutageeni suhtes peaaegu «tundetud» geenid võivad osutuda väga muutlikeks (mutabiilseteks) mõne teise aine suhtes. Selle aluseks on nukleotiidide

erinev tundlikkus. Ka sellisele suhteliselt üldise toimega mutageenile nagu röntgenikiired ei reageeri kõik geenid ühesuguse muutlikkusega. Etüleenoksiid indutseerib odral sagedamini *viridis*-tüüpi klorofüllmutatsioone, nebulariin aga rohkem *albina*-tüüpi mutatsioone. Lämmastikushappe toimel muutub tubakamosaiigi viiruse RNA-s tsütosiin uratsiiliks (aminorühm asendub hüdroksüülrühmaga). Viimast ei saa aga kaugeltki pidada ühe geeni «tabamiseks», sest nukleiinhappe molekulis on sadu tsütosiini sisaldavaid nukleotiide, mis kõik samaaegselt kaotavad aminorühma.

Mutageenide teatud valikulise toime kõrval erinevatele geenidele on täheldatud ka mutageenide erinevat toimet erinevatele organismidele. Ühed mutageenid on üldisema, teised — suhteliselt kitsama toimega. Ipriit kutsub esile mutatsioone kõigil katseobjektidel, enamik mutageene toimib aga ainult teatud rakkude ja organismide tüübile. Näiteks formaldehüüd kutsub esile mutatsioone puuviljakärbse isasloomadel, mõjutamata emasloomi.

Kõik see ei anna aga veel põhjust rääkida mutatsioonide suunatud, soovikohasest esilekutsumisest. Põhiliseks saavutuseks selles suhtes jääb siiski ainult mutatsioonide sageduse tõstmine. Senised teadmised lubavad öelda, et mutatsioonid ei teki vastavalt (adekvaatselt) mõjuvatele teguritele. Kuid nad ei teki ka vastavalt organismide vajadustele, nagu arvavad lamarkistid. Õhu kuivus ei kutsu esile põuakindlust suurendavaid mutatsioone, lühilaineline kiirgus ei tekita kiirgusele vastupidavust. Üks ja sama tegur võib esile kutsuda väga erineva fenotüübilise efektiga mutatsioone. Nii võib puuviljakärbsel röntgenikiirte toimel tekitada pärilikke muutusi silmades, tiibades, keha suuruses ja värvumises, elukestuses, viljakuse astmes. Teiselt poolt võivad erinevad tegurid sama liigi isenditel põhjustada sarnaseid pärilikke muutusi. Näiteks põhjustavad nii vastav temperatuur, ultravioletkiirgus kui ka mitmesugused kemikaalid lõvilõual sarnaseid mutatsioone: kääbuskasvu, kitsalehisust jm. Kõik see sunnib ülima ettevaatlikkusega suhtuma küsimusse mutatsioonide tekkimise põhjustest, millel alljärgnevalt lühidalt peatume.

Küsimus «miks» on igasuguse teaduse kõige sügavamaks küsimuseks. Iga teadlaste põlvkond vastab sellele küll mõnevõrra erinevalt, kuid seejuures ikkagi oma aja tead-

miste ja arusaamade kõige põhjalikuma uurimise ja analüüsi alusel. Käesolev töö endale niisugust ülesannet ei võta ning me piirdume mõningate kõige üldisemat laadi seisukohtade esitamisega, jättes pärilikku muutlikkuse põhjuste üksikasjalikuma selgitamise geneetikute hooleks.

Tuleb tunnistada, et kuigi tänapäeval teatakse mutatsioonide tekkimise üldisi seaduspärasusi, ei suudeta siiski ühegi mutatsiooni puhul veel täpselt ära näidata selle tekkimise konkreetseid põhjusi. Viimastel aastatel on mitmed juhtivad geneetikud avaldanud mõtet, et mutatsioon on keeruline mitmeastmeline protsess, milles DNA molekuli keemiline muutus (s. o. geeni struktuuri muutmine) on ainult esimeseks sammuks pärilikult muutunud tunnustega isendi ilmumise suunas. See esmane muutus peab kõigepealt püsima jääma, sest sageli on tegemist nn. potentsiaalsete muutustega, mis «paranevad». Teadaolevatel andmetel kaob sellise «paranemise» käigus kuni 99% kõigist mutageenide poolt esilekutsutud pärilikkuse materjali esmastest muutustest. Edasi tuleb «viga» muteerunud DNA ahelalt «ümber kirjutada» RNA ahelale ja sealt «tõlkida» valkude keelde. Samuti tuleb muteerunud nukleotiid kahendumiste teel edasi anda uutele DNA ahelatele ja seejärel — uutele rakkudele. Mutatsiooni tegelik avaldumine mingi tunnuse muutusena sõltub kõigist neist astmetest ning viimaste kaudu võivad mitmesugused tegurid mutatsiooni kulgu mõjustada.

Katsed mitmesuguste mutageenidega lubavad väita, et teatavad pärilikkuse materjali suhtes *välised tegurid* nii tsütoplasmast kui organismi ümbritsevast keskkonnast mõjutavad mutatsioonide tekkimist. Keskkonnateguritest kuuluvad siia ioniseerivad kiirgused, temperatuur, keemilised ained. Kiirguse voog tabab esmalt raku tsütoplasmat ning viimases tekivad mitmesugused häired, mis omakorda põhjustavad muutusi ka kromosoomide aines. Peamiseks ohuks kiiritamisel jääb siiski kromosoomide otsene mõjutamine ilma tsütoplasma vahenduseta. Kromosoomide sees tekivad ioonid, mis kogunedes põhjustavad kromosoomide murdumisi. Selliseid murdeid tekib kromosoomis palju, kuid enamik neist «paraneb», s. t. murdepinnad ühinevad taas. Kui murdepinnad liiga suure kauguse tõttu või mõnel muul põhjusel ühineda ei saa, tekivadki eespool kirjeldatud kromosoomaberratsioonid.

Tänapäeval tuntakse mitmeid keemilisi ja füüsikalisi tegureid, mis muudavad kiiritusmutatsioonidele viivate protsesside käiku. Näiteks tugevdab hapnik röntgenikiirte mutageenset toimet. Kiirituse toimet saab mõjutada mitte ainult vahetult toimimise ajal, vaid ka sellele järgneval perioodil. Kui baktereid kohe pärast mutageeniga mõjutamist allutada madala temperatuuri toimele või pesta 0,15M NaCl või $MgCl_2$ lahuses, väheneb tunduvalt mutatsioonide avaldumine.

Kõik organismid alluvad elu jooksul mitmesugusele looduslikule kiirgusele (kosmiline kiirgus, Maa kiirgus, organismidesse sattunud radioaktiivsed isotoobid, nagu K^{40}, Ra jt.), mis kokku moodustab umbes 0,12—0,23 r/aastas. Geneetikute uurimused on näidanud, et puuviljakärbsel tekib loodusliku kiirguse toimel vähem kui 0,1% spontaansetest mutatsioonidest. Algul arvati, et kiiritusmutatsioonid moodustavad kõikidel organismidel sellise tühise osa, kuid hiljem selgus, et kiiritusmutatsioonide tekkimise sagedus sõltub organismide elueast (suurenedes eluea pikenemisega), aga samuti ka rakkude kiirgustundlikkusest, mis eri liikidel on erinev. Nii tekib hiirel sama kiiritusdoosi puhul 10—20 korda enam mutatsioone kui puuviljakärbsel. Inimesel kuulub loodusliku kiirgusfooni arvele umbes 25% spontaansetest mutatsioonidest. Veelgi suureneb loodusliku kiirgusfooni toimel tekkinud mutatsioonide osatähtsus sellistel organismidel nagu männid, eukalüptid ja mammutipuud, mille eluiga mõõdetakse tuhandete aastatega.

Mitmed tuntud geneetikud (Dubinin, Olenov jt.) on arvamusel, et mutatsioonide tekkimise tähtsaimaks põhjuseks tuleb lugeda raku ainevahetust. Tõepoolest, tänapäeval tuntakse küllalt fakte, mis tõendavad mutatsioonide sõltuvust raku füsioloogiast ja keemiast. Nii on teada, et polüploidsed rakud esinevad eelkõige diferentseerunud taimekudedes, mis näitab, et genoommutatsioonide tekkimine on mingis seoses rakkude diferentseerumisega. Maapirni tolmu vananemisel suureneb tolmuterades mutatsioonide sagedus. Puuviljakärbsel on näidatud spontaanse muteerumise sõltuvust toitumisrežiimist, soost ja vanusest. Pikemat aega seisnud seemnete kromosoomides esineb üldiselt sagedamini kromosoomaberratsioone kui äsja kogutud seemnetel, kus ei ole veel jõudnud kuhjuda ainevahetuse kahjulikud saadused.

Niisugused seigad räägivad selle kasuks, et mutatsioonide teke elusas rakus sõltub mingisugusel viisil raku ainevahetuse produktide toimest.

On kindlaks tehtud, et taimedel tekib ainevahetuse käigus rida mutageenseid aineid — nn. automutageene[1]. Rakusisene regulatsioonisüsteem ei lase tavaliselt vastavatel ainetel koguneda toimekontsentratsioonideni. Tingimuste muutumisel võivad nad aga saavutada vastava kontsentratsiooni ja mõjutada pärilikkuse materjali. Nii sisaldavad paljude ristõieliste liikide isendid mutageenina tuntud sinepiõli, mis tingimuste muutumisel võib koguneda mutageense toimega kontsentratsioonini. Mõnikord, näiteks seoses muutustega tuuma membraani läbilaskvuses, avaldub automutageense aine toime ka tavalisel kontsentratsioonil. Sügislille rakud on tavalistes tingimustes hästi vastupidavad neis sisalduva kolhitsiini suhtes. Kuid Jaapanis, 25—35 °C juures esineb häireid selle taime tolmuterade moodustumisel, mille võib kirjutada kolhitsiini arvele.

Kõrvuti automutageenidega tuntakse rakkudes ka mitmesuguseid antimutageene — aineid, mis suruvad alla mutatsioonide avaldumist. Viimaste hulka kuuluvad mitmed aminohapped, samuti ribonukleosiidid. Looduslikuks antimutageeniks on ka ferment katalaas, mis lagundab hingamisel moodustuva mutageense vesinikülihapendi. Antibiootikum streptomütsiin võib osutuda kaitsevahendiks teatud kiiritusmutatsioonide vastu (kuigi kõrgemate kontsentratsioonide juures kutsub streptomütsiin ise esile mutatsioone).

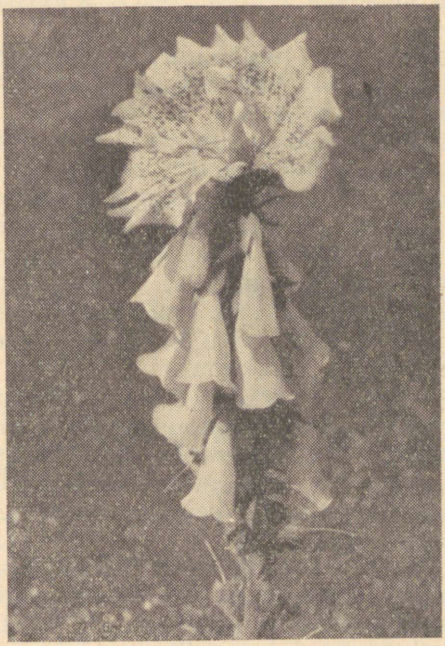
Kui suur ei oleks ka raku mitmesuguste ainevahetusproduktide osa mutatsioonide tekkimisel (jätame selle iõpliku otsustamise geneetikutele), etendavad mutageneesis küllaltki märgatavat osa pärilikkuse materjali enda struktuur ja tema elementide vastastikune toime, s. t. sisemised tegurid. Üheks tuntumaks sisemiseks teguriks on nn. mutaatorgeenid, mille ülesandeks on reguleerida teiste geenide muteerumise sagedust. Igal looduslikul liigil on evolutsiooni kestel välja kujunenud oma mutaatorgeenid, mis hoiavad liigi muteerumise kindlates, antud tingimustele sobivates piirides. Muteeru-

[1] Automutageenid — ained, mis kutsuvad esile mutatsioone sama liigi organismidel, millest nad pärinevad.

missageduse reguleerimise kõrval mõjutavad geenid vastastikku oma toime avaldumist ja sellega koos ka mutantsete geenide avaldumist. Teiste sõnadega — naabergeenide toime on oluliseks teguriks mutatsioonide avaldumise teel.

Geneetikud on kindlaks teinud, et mutatsioone tekib palju rohkem, kui neid tegelikult avaldub. Puuviljakärbse spontaansetest mutatsioonidest avaldub näiteks vaid üks protsent.

Mutatsioonide vähese avaldumise põhjuste mõistmiseks pöördugem korraks tagasi pärilikkuse materjali ühikute (geenide, kromosoomide) paarsuse juurde suguliselt paljunevatel organismidel. Iga isend saab kummaltki vanemalt mistahes tunnuse jaoks oma geeni (või geenide grupi). Kui mingi isend saab ühelt vanemalt muteerunud geeni, siis on vähe tõenäoline, et ta saaks samasuguse muteeru-



Joon. 16. Aktinomorfne õis sõrmkübaral (*Digitalis grandiflora*).

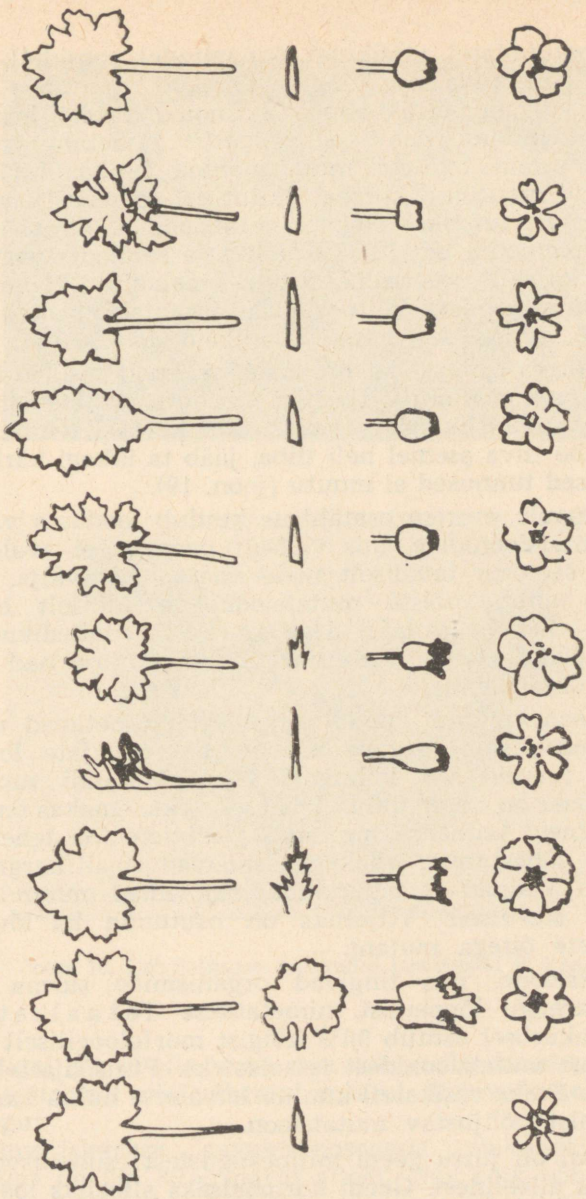
nud geeni ka teiselt vanemalt. Üksikute geenide harva muteerumise tõttu osutub partnergeen teise vanema homoloogilises kromosoomis enamasti normaalseks. Nüüd oleneb kõik sellest, kumma — muteerunud või normaalse geeni toime pääseb mõjule, s. t. kujundab vastava tunnuse. Enamikul uuritud mutantidest on muteerunuks osutunud retsessiivne geenialleel. Kui partneriks osutub normaalne dominantne alleel (nagu see tegelikult enamasti on), siis retsessiivse muteerunud alleeli toime fenotüübis ei avaldu, sest normaalne geenialleel jätkab oma tegevust. Muteerunud geen avaldub alles siis, kui viljastumisest võtab osa teine samasuguse retsessiivse geeniga sugurakk. Vastasel korral antakse retsessiivne geen varjatud (s. o. heterosügootses) olekus edasi paljude põlvkondade jooksul. Eespool toodud näide, et iga kümnenda inimese sugurakk sisaldab mingit uut mutatsiooni, ei tähenda seega veel, et iga kümnes laps on mingil määral ebanormaalne. Taanis tehtud uurimiste alusel on tõsisemate pärilike vigadega umbes 2—3% kõigist vastsündinuist.

Puuviljakärbse 200 hästi uuritud mutatsioonist on dominantseid vaid 6,1%, ülejäänud on retsessiivsed. Küülikul tuntakse 32 retsessiivse mutatsiooni kohta kuut (15,3%) dominantset. Kõige suurem dominantsete mutatsioonide protsent on selgroogsetest kanal — 59.

Ka dominantsed ja pooldominantsed mutatsioonid ei vii alati selgelt mutantse järglaskonna ilmumisele, mis võib olla tingitud mitmesugustest teguritest. Ühe mutatsiooni toime võib teise oma alla suruda; ühe mutatsiooni tagajärjel tekkinud muutust mingis valgumolekulis võib korvata muutus mõne teise valgu molekulis. Mutatsioonide avaldumine sõltub ka keskkonnast.

Paljude mutatsioonide efekt on raskesti märgatav või sarnaneb mõne keskkonnateguri toimega, nii et selle võib panna viimase arvele. Eriti kehtib see niisuguste paljugeeniliselt (polügeenselt) määratletud tunnuste osas nagu teraviljade saagikus, kanade munevus, inimese vaimsed võimed.

Suhteliselt vähe tuntakse suuri, fenotüübis teravalt avalduvaid mutatsioone. Suurtest mutatsioonidest võiks nimetada taimedel esinevat kirjulehisust (vahtral, humalal, geraaniumil, hortensial, maisil), punalehisust (harilikul pöögil, kukerpuul, sarapuul) ja täidisõielisust (alpikan-



Joon. 17. Pärisleht, kõrgleht, õietupp ja -kroon hiina priimula (*Primula sinensis*) normaalsel vormil (ülemises reas) ja mutantidel.

nidel, petuuniatel, virsikutel, õunapuudel, roosidel). Lõvilõua ja sõrmkübara mõningate taimede varretipus ilmub tavalise sügomorfse õie asemel aktinomorfne õis (joon. 16). See botaanikute poolt peloorsuseks nimetatav nähtus kuulub samuti suurte mutatsioonide hulka. Mõnikord haaravad muutused korraga mitut eri organit (joon. 17). Loomariigis tuntakse suurte mutatsioonide näitena albinismi (pigmendi puudumine nahas ja selle derivaatides), samuti ka selle vastandnähtust — melanismi (pigmendihulga suurenemist). Võib esineda mutantseid sabata koeri ja kasse, lühijalgseid kanu ja lambaid (joon. 18).

Kui tugev poleks ka mutatsiooni poolt esilekutsutud muutus, see ei ulatu välja liigi piiridest. Mutatsioonid on liigisisese muutlikkuse vormiks. Kui kärbsel tekibki näiteks kahe tiiva asemel neli tiiba, jääb ta ikkagi kärbseks, sest teised tunnused ei muutu (joon. 19).

Tunduvalt suurem osatähtsus kuulub looduses väikestele mutatsioonidele, mis väliselt peaaegu ei avaldu ja jäävad seetõttu tavaliselt meie vaatepiirist välja. Selle põhjust aitab mõista mutatsioonidele üldiselt omane joon — nende kahjulikkus. Mida ulatuslikum on mutatsioonide toime, seda kahjulikumat mõju nad avaldavad organismidele.

Aedherne mutant, mida geneetikud nimetavad *unifoliata*, moodustab hernele iseloomulike sulgjate lehtede asemel terveid või kolmetisi lehti. Mutandi tupp- ja kroonlehed on muundunud lehetaolisteks, emakas on ebanormaalne. Aedherne mutandil *laciniata* on lehekesed tugevalt lõhestunud, lehekesi asendavad sageli hargnevad köitraod, kaunad on muundunud. Mõlemad mutandid on üldiselt steriilsed. Viljatuks on osutunud ka lõvilõua peloorsete õitega mutant.

Mutatsioone, mis tingivad organismide surma enne nende arengu lõppemist, nimetatakse letaalseteks. Puuviljakärbsel osutub 90% kõigist morfoloogiliselt eristatavatest mutatsioonidest letaalseteks. Püsisoojastel loomadel (näiteks vasikatel) kuulub letaalsete hulka karvade puudumist põhjustav mutatsioon.

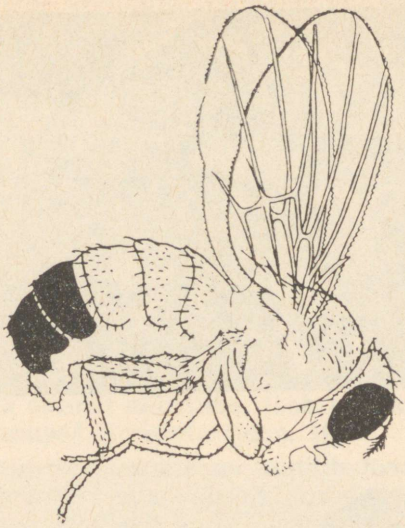
Eespool oli juttu geeni mitmesugustest esinemisvormidest ehk alleelidest. Geeni normaalseks alleeliks loetakse seda, mis kindlustab vastava tunnuse soodsa arengu antud tingimustes. Normaalse ja letaalse toimega alleelide vahel



Joon. 18. Lühijalgsuse mutandid lammastel ja kanal.

võib igal geenil olla terve rida vahepealse toimega alleele, mis suuremal või vähemal määral häirivad normaalset arengut.

Puuviljakärbse sugukromosoomis paikneval geenil «white» on ligi 30 erinevat alleeli, mis kõik põhjustavad erinevaid varjundeid silmade värvuses alates punasest ja lõpetades valgega. Mutatsioone, mis märgatavalt nõrgendavad normaalset arengut, nimetatakse poolletaalseteks.



Joon. 19. Puuviljakärbse neljatiivaline mutant.

Viimaste näiteks võib tuua inimesel esineva veritsustõve, samuti sulgede puudumise tibudel (joon. 21).

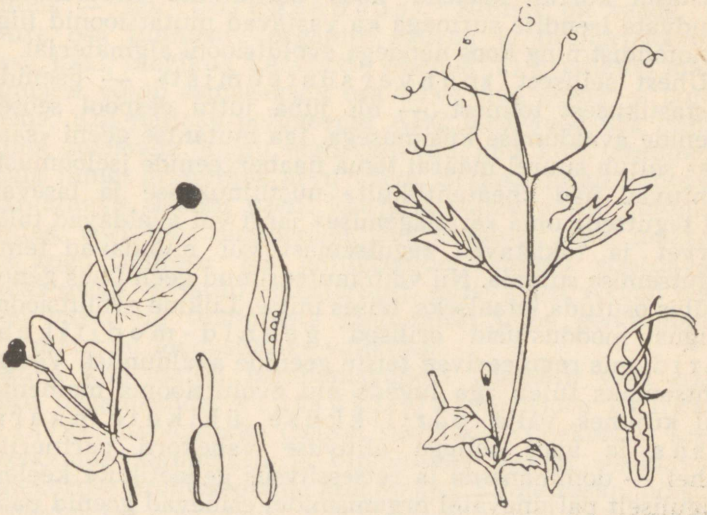
Et mutandid ei suuda enamasti konkureerida oma normaalsete liigikaaslastega, seletub suurel määral vastavate liikide eelneva evolutsiooniga. Liigi pikaajalise arengu vältel on kõik mutatsioonidena tekkida võivad kasulikud alleelid juba lülitatud liigi üldisesse pärilikkuse fondi, mida geneetikud nimetavad genofondiks. Kui selline staadium on saavutatud, võivad uute mutatsioonide tagajärjel tekkida vaid kahjulikud või vähemalt antud tingimustes vähem väärtuslikud alleelid. Teatavasti on enamikul kõrbeloomadest kollakashall karvkate, mis on suurepäraseks kohastumiseks kõrbetingimustega. Uued mutatsioonid võivad neil loomadel esile kutsuda vaid heledamaid või tumedamaid värvitoone, mis suuremal või vähemal määral erinevad sellest kõige sobivamast kaitsevärvusest.

Valdavalt suurema osa mutatsioonide kahjulik toime on korduvalt põhjustanud vaidlusi selle üle, kas mutatsioonid suudavad niisugusel kujul olla evolutsiooni mater-

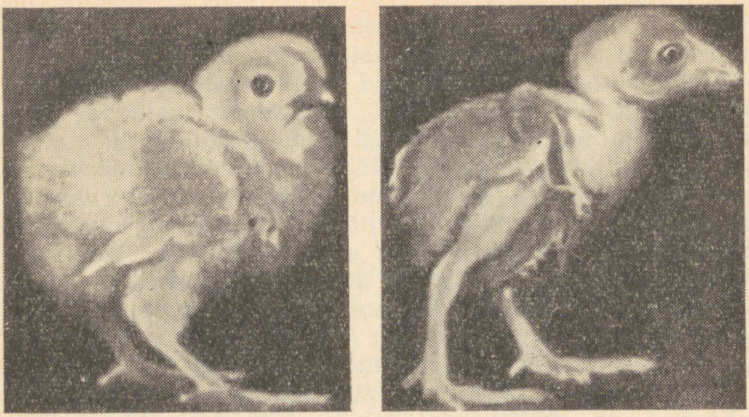
jaliks. Tähendab ju organismide evolutsioon eelkõige mitmesuguste kasulike tunnuste kujunemist.

Enamik kaasaja geneetikuid ja evolutsioniste on siiski veendunud, et mutatsioonid, vaatamata valdavas osas kahjulikule toimele, suudavad anda küllaldaselt materjali looduslikule valikule. Kõigepealt väärib märkimist tõik, et kahjulike mutatsioonide kõrval tekib vähesel määral ka kahjutuid (indiferentseid) või otseselt kasulikke mutatsioone. Nende protsent ei ole küll suur (kultuurtaimedel arvatakse tekkivat umbes 1% kasulikke spontaanseid mutatsioone ja looduseski ei tohiks see arv oluliselt erineda), kuid see-eest on kõigi uuritud geenide suhtes leitud eluvõimelisi mutante.

Vähese hulga kasulike mutatsioonide olemasolu ei lahenda aga kahtlemata kogu probleemi. Ikkagi jääb püsima suur, esimesel pilgul lahendamatuna tunduv vastuolu: pärilik muutlikkus on paratamatuks eelduseks organismide täiustumisele evolutsioonis, enamik mutatsioone aga hoopis vähendab organismide eluvõimet ja viljakust. Selle vastuolu lahendamiseks on loodus valinud omapärase, kuid «targa» tee. Nimelt on evolutsiooni käigus organismidel kujunenud terve rida mehhanisme, mis



Joon. 20. Aedherne mutandid *unifoliata* (vasemal) ja *laciniata* (paremal).



Joon. 21. Normaalne kanapoeg ja sulgedeta mutant.

vähendavad ja tasakaalustavad mutatsioonide kahjulikku toimet ning teevad sellega võimalikuks suure hulga mutatsioonide pikemaajalise säilimise liigi genofondis. Vastasel korral kaoksid koos kahjulikke mutatsioone kandvate isendite surmaga ka vastavad mutatsioonid liigi genofondist ning koos nendega evolutsiooni algmaterjal.

Ühest sellisest «puhversüsteemist» — geenide vastastikusest toimest — oli juba juttu eespool seoses geenide avaldumise küsimusega. Iga mutantse geeni «saatus» sõltub suurel määral tema naabergeenide iseloomust: suhtuvad nad «heatahtlikult» uustulnukasse ja lasevad tal tegutseda oma «äranägemise» järgi või avaldavad talle survet ja takistavad tegutsemast või muudavad tema tegutsemise suunda. Nii võib muteerunud geen ühes genotüübis osutuda letaalseks, teises mitte. Liikide evolutsiooni käigus moodustusid erilised geenid-modifikaatorid, mis reguleerivad teiste geenide avaldumist. Veelgi tähtsamaks tuleb aga lugeda elu evolutsioonis momenti, mil kujunes välja pärilikkuse ühikute paarilisus ja koos sellega alluvuse vahekord partnerite vahel — dominantsus ja retsessiivsus geneetikute keeles. Suguliselt paljunevatel organismidel esinevad geenid paariviisi, millest enamasti muteerub korraga vaid üks partner. Normaalne alleel surub oma tegevusega alla mutee-

runud partneri kahjustava toime ja me räägime heterosügootsetest mutantidest kui muutlikkuse varjatud reservist. Mõnes teises kombinatsioonis (näiteks koos omasugusega) võib muteerunud geen avalduda ja mis veelgi olulisem: teatud uutes tingimustes võib muteerunud geeni avaldumine osutuda isegi organismile kasulikuks. Kuulsa nõukogude geneetiku Tšetverikovi sõnade järgi «liik imeb nagu käsn endasse mutatsioone». Mida vanemad on liigid, seda rohkem nad sisaldavad heterosügootses olekus varjatud mutatsioone. Need on muutused «igaks juhuks», mida liik võib vajada, kui elutingimused ootamatult hakkavad mingis uues suunas muutuma. Kliima muutumisel, uude elupaika siirdumisel või mõnel muul põhjusel vajavad organismid ka selliseid mutantseid alleele, mis seni oma kahjuliku toimega vaid tüli tekitasid. Ainult lamarkistid võivad uskuda, et uutes tingimustes tekivad organismidel vajaduse järgi kohe sobivad pärilikud tunnused.

Geenide-modifikaatorite ja heterosügootsuse kõrval tuleb nimetada veel üht nähtust pärilikkuse materjali sisemises struktuuris, mis võib osutuda üsna tugevaks piduriks mutantsete alleelide kahjuliku toime avaldumise suhtes — nn. polügeensust. Nimelt on teada, et suure osa tunnuste (organite suurus ja proportsioonid, kasv, kaal, saagikus, karvkatte tihedus jt.) pärilikust määramisest võtab samaaegselt osa terve rida geene — polügeene. Kui näiteks polügeenid ABC määravad ära mingi taime seemnete kaalu, suurendavad nad kõik seemnete kaalu mingi grammide arvu võrra. Sellisel juhul väheneb märgatavalt üksiku geeni kahjulik toime antud tunnuse suhtes, võrreldes olukorraga, kus üksainus geen määrab ära kogu tunnuse. Ka polügeenide rühmad sisaldavad endas seega varjatud muutlikkust, mille arvel võivad tekkida vastavate tingimuste saabumisel uued genotüübid, s. t. materjal looduslikuks valikuks.

Juba kirjeldatud mehhanismidele lisandub veel enamiku organismide elutsükli jaotumine kaheks faasiks: haploidseks (rakud sisaldavad ühekordse kromosoomide komplekti) ja diploidseks (rakud sisaldavad kahekordse kromosoomide komplekti). Ei ole raske mõista, et haploidses staadiumis, kus iga geen esineb ühekordselt, ilma vastaspartnerita, tähendab iga mutatsioon vastava geeni «täistabamust» ja seega — avaldumist. Diploidses

faasis ei osutu mutatsioonide tagajärjel tekkinud «vead» enam nii oluliseks, sest naabergeenid võivad neid «parandada» või «maha suruda». Sellega seoses on kõrgemate organismide elutsüklite evolutsioonis pidevalt lühenenud haploidne faas, piirdudes õistaimedel mõnerakulise lootekoti ja idaneva tolmuteraga, kõrgematel loomadel aga ainult sugurakkudega. Mutatsioonide suhtes «tundlik» faas on muutunud minimaalseks nii ajaliselt kui suuruselt.

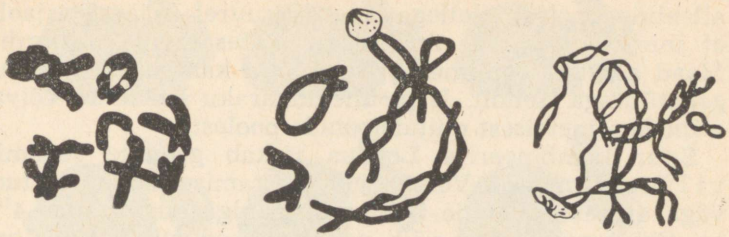
Sisemiste mehhanismide kõrval sõltub mutatsioonide kahjulikkus mõnevõrra ka elutingimustest. Ei leidu mutatsioone, mis oleksid kasulikud või kahjulikud mistahes tingimustes. Näiteks erkroheline klorofüllimutant odral annab Põhja-Rootsis suuremat saaki kui maa lõunaosas. Mutandi muutunud reaktsiooninorm sobib ilmselt paremini põhjapoolse pika päevaga. Tubakal tuntakse mutanti, mis Sumatral kasvades moodustab värdjalikke kääbustaimi, Madalmaadel areneb aga normaalselt.

Kromosoomide tantsust ja geenide rändamisest

Ettekujutus organismide pärilikust muutlikkusest jääks üsna puudulikuks ja ühekülgseks, kui me lisaks mutatsioonidele ei tutvuks pärilikkuse materjali kombineerimisega, nn. kombinatsioonilise muutlikkusega.

Sugurakkude valmimisele eelnevas meioosis toimub omapärane nähtus — geenivahetus. Mikroskoopiliselt avaldub see nn. kromosoomide tantsus: homoloogilised kromosoomid keerduvad üksteise ümber kui kõige pöörasemad tvistipartnerid ja vahetavad mõningates tihedalt kokku puutuvates kohtades lõigukesi enda küljest, jättes partnerile «mälestuse» nende esimesest ja viimasest tantsust. «Mälestuseks» on vastavad geenid. Et üks homoloogilistest kromosoomidest pärines isalt, teine emalt, kombineeruvad vanemate geenid selle tvisti käigus.

Kui ühel vanemal (ühes homoloogilises kromosoomis) olid algselt koos tumedat juustevärvust ja tumedaid silmi



Joon. 22. Kromosoomide «tants» meioosis — paardunud homoloogilised kromosoomid metafaasis.

määravad geenid, teisel vanemal (teises homoloogilises kromosoomis) aga heledat juustevärvust ja heledaid silmi määravad geenid, siis võivad geenide rände tagajärjel tekkida sugurakud, mis sisaldavad ühes ja samas kromosoomis näiteks tumedaid juukseid ja heledaid silmi määravaid geene.

Geenivahetuse tulemusena võib tekkida tohutu ulatusega muutlikkus. On ju enamikul liikidel tuhandeid geene, kusjuures suurem osa nendest esineb kahe või enama alleelina. Üldiselt n geeni poolest heterosügootne isend annab 2^n erinevat sugurakku. Kui genotüübis on 1000 geeni, igal geenil omakorda neli alleeli, võib tekkida 4^{1000} erinevat sugurakku.

Pärilikkuse materjali kombineerumine ei piirdu kaugeltki geenivahetusega sugurakkude moodustumisel. Kromosoomide ühisele tantsule järgneb nende lahkuminek, rändamine ühele või teisele rakupoolusele ja seega — ühte või teise tulevasse sugurakku. Mõlemal partneril on võrdne võimalus liikuda ühele või teisele poolusele. Seda õigust kasutavad ka kõik kromosoomid teistest paaridest. Järelikult tekib võimalus kromosoomide kombineerumiseks. Koos kromosoomidest «kohvritega» satuvad kombinatsioonidesse ka neis sisalduvad geenid. Tsütoloogid ja geneetikud ütlevad, et toimub kromosoomide sõltumatu lahknemine.

Inimesel on 23 kromosoomide paari. Kui kromosoomid erineksid ainult ühe alleelide paari poolest, annaks 23 paari kromosoomide sõltumatu lahknemine juba 8 388 608[2] erinevat kombinatsiooni, s. o. geenide komplekti. Tegelikult võivad aga kromosoomid erineda väga paljude

alleelide poolest. Sellega seletub suurel määral asjaolu, et inimese kui liigi ilmumisest alates ei ole miljardite Maad asustanud inimeste seas olnud kaht täiesti sarnase genotüübiga isendit. Isegi ühemunaraku kaksikud võivad erineda teineteisest mutatsioonide poolest.

Suur kombineerija Loodus jätkab geenide segamist viljastamisel. Võivad ju viljastamisel kokku sattuda väga erineva geenide kombinatsiooniga sugurakud. 4^{1000} eri tüüpi sugurakust võib näiteks moodustuda 10^{1000} erinevat diploidset genotüüpi.

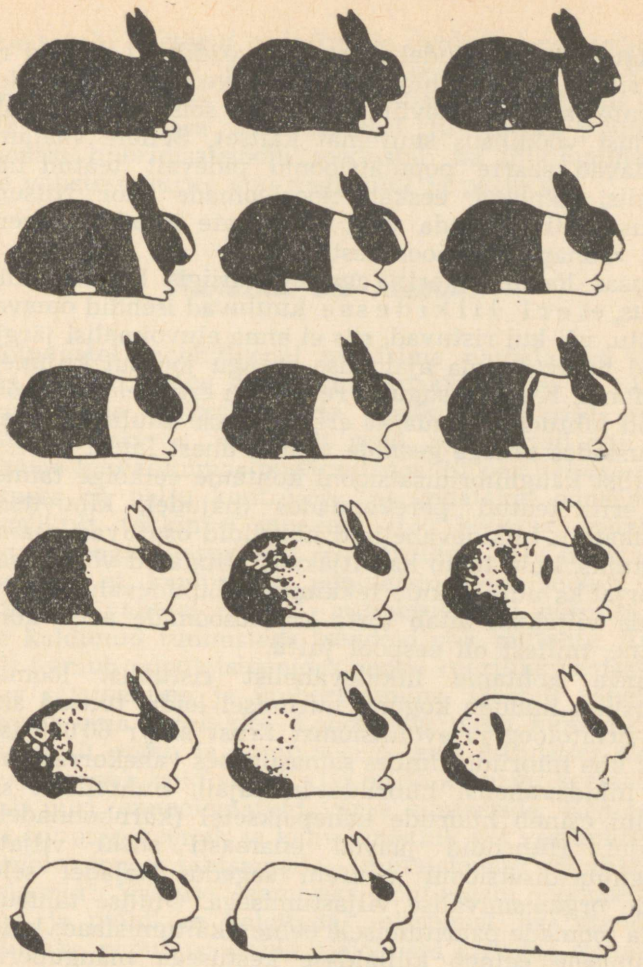
Teadaolevail andmeil määratakse hollandi küülikute karvkatte värvus nelja paari geenialleelide poolt. Sõltuvalt polügeenide kombineerumisest võib küülikute «kasuka» värvus ja muster varieeruda peaaegu ühtlaselt tumedatest täiesti valgeteni (joon. 23).

Pärilikkustegurid võivad kombineeruda vaid neil organismidel, kes on heterosügootsed suurema või väiksema arvu geenide poolest. Püsivalt iseviljastuvatel ja seega homosügootsetel organismidel puudub kombinatsiooniline muutlikkus.

Rekombinatsioone tuntakse ka bakteritel ja viirustel, kuigi nende tekkeviis erineb kõrgemate organismide omast.

Enamasti piirdub geenide kombineerumine sama liigi teatud piirkonda asustavate isendite rühmaga, mida geneetikud nimetavad populatsiooniks. Üksik männitukk moodustab ühe populatsiooni, selles männikus pesitsevad hallid rästad moodustavad omaette populatsiooni. Ühte populatsiooni kuuluvad isendid võivad omavahel pidevalt ristuda ja selle tagajärjeks ongi nende geenide pidev kombineerumine. Toimub ju paarumine enam-vähem juhuslikult.

Kuid looduses leidub ka rändureid, kes vahetavad oma kodupaika. Nii kohtuvad vahel paljunemisel isendid erinevatest populatsioonidest. Sellise üksikute isendite rändamise tagajärjel rändavad ka geenid liigi ühest populatsioonist teise. Geenide siire on jälgitav, kui vastavad geenid (alleelid) põhjustavad erinevates populatsioonides mõnevõrra erinevaid tunnuseid. Näiteks erinevad eri pinnasevärvusega piirkondi asustavad valgejalg-hiire üksikud populatsioonid oma karvkatte värvuse poolest (võivad olla roosakashallid, punakad jne.). Kui mõni hiir roosakashalli karvavärvusega hiirte populat-



Joon. 23. Geenide kombineerumise avaldumine küülikute fenotüübis.

sioonist punaka tooniga hiirte populatsiooni rändab, viib ta sinna ka roosakashalli karvavärvuse.

Erie' järve saarte lubjastel rannakaljudel esinevad põhiliselt vöötideta vesinastikud, järve ümbritseval soisel alal aga vöödilised isendid. Erinevus nende populatsioonide vahel on kujunenud elutingimuste erinevuse tõttu;

heledatel rannakaljudel paistavad vöödilised isendid rohkem silma ja neid hävitatakse kergemini kalakajakate, haigrute ja teiste röövlindude poolt, soistel aladel pakub aga just vöödilisus suuremat kaitset. Sellele vaatamata sisaldavad saarte populatsioonid pidevalt teatud hulga vöödilisi isendeid, eeskätt noorloomade näol. Niisugust nähtust võib seletada vaid mõningate isendite sisserännuga rannapopulatsioonidest.

Elusas looduses, eriti aga loomariigis kehtib üldiselt seadus, et eri liikidesse kuuluvad isendid omavahel ei ristu, või kui ristuvad, siis ei anna eluvõimelisi järglasi. Liigid hoiavad oma ajaloolise arengu jooksul kujunenud genofondi. Kuid igasugusel reeglil on erandeid. Nii võivad teatud juhtudel ristuda ka eri liikidesse kuuluvad isendid, põhjustades sellega geenide rännet ühest liigist teise.

Sellist kaughübridisatsiooni kohtame eelkõige taimeriigis, eriti teatud perekondades (pajudel, kibuvitsadel, murakatel). Liikidevahelised hübriidid osutuvad enamasti viljatuiks, kuid tekib ka viljakaid. Viimased võivad saada materjaliks uute liikide tekkimisel. Liikidevaheliste hübriidide viljakust aitab tõsta kromosoomide arvu kordistumine, millest oli eespool juttu.

Harva kohtame liikidevahelist ristumist loomadel. Juhusliku lindude kogumi uurimisel leidis tuntud ameerika ornitoloog ja evolutsionist Ernst Mayr 60 000 isendi seast ühe hübriidi. Umbes samasuguses vahekorras on leitud liikidevahelisi hübriide imetajail. Suhteliselt sagedamini esineb hüdriide kahepaiksetel (kärnkonnadel) ja kaladel. Hübriidid jäävad enamasti siiski viljatuks. Kaughübridisatsiooni suurem sagedus kaladel seletub nende organismivälise viljastumisega. Olulise tähtsusega on ka loomade paaritumisele eelnev käitumislaad: kui viljastumisele eelneb küllaldase kestusega mänguperiood, väheneb hübriidide tekkimise võimalus. Kui «tutvus» emas- ja isaslooma vahel osutub aga lühiajaliseks, võib hõlpsamini ette tulla «vigu» partnerite valikul, s. t. ristumist mõne teise liigi isendiga.

Erinevused hübridiseerumise sageduses taimedel ja loomadel seostuvad erinevustega nende elutalitlustes, käitumises, populatsiooni struktuuris ja pärilikkuse materjali ehituses. Oma liikuvuse tõttu suudavad loomad kergemini leida nii sobivat partnerit paljunemiseks kui ka elupaika. Taime seeme peab aga idanema hakkama seal,

kuhu satub. Seetõttu on taimede evolutsioonis soodustatud mitmesuguste pärilikkuse kombineerumise viiside arengut, nende seas ka liikidevahelist ristumist, mis osaliseltki teevad tasa liikumatusest tulenevad puudused. Sagedast hübridisatsiooni soodustab ka tolmlemine selliste väliste tegurite abil nagu tuul ja putukad.

Kunstnik või keemik?

Eelnevatel lehekülgedel püüdsime näidata, et vaatamata pärilikkusaine korralikule «pakkimisele» ja rangele korrale, mis valitseb nende «pakkide-kohvrite» edasisaatmisel, tekivad aeg-ajalt vead, mis võivad ette tulla ka kõige korralikumas postiasutuses. Et pärilikkuse postiasutuses on palju kontrolöre, parandatakse suurem osa juhuslikult tekkinud vigadest «töö käigus», mõningad suudavad aga igasugusest «kontrollist» läbi lipsata. See tähendab, et looduslikes populatsioonides leidub, kuigi suhteliselt vähesel määral, mitmesuguseid normist kõrvale kaldunud tunnustega isendeid ehk mutante. Teiselt poolt toimub populatsioonides nende «pärilikkusepakkide» pidev segunemine ja ümbertõstmine. Geenid vahetavad pidevalt oma omanikke. Loodus on nagu kunstnik, kes oskuslikult segab ja kombineerib tema kasutuses olevaid värve (geene), kuid samal ajal on ta ka nagu keemik, kes oskab uusi, enneolematuid värve sünteesida. Kes ta siis õieti on: osav keemik ja kehv kunstnik või vastupidi? Mis on evolutsioonis tähtsamad — mutatsioonid või rekombinatsioonid? Vastuse saamiseks pöördugem looduse enda poole ja püüdkem selgitada, missugust osa etendavad looduslike populatsioonide ajaloolises arengus mutatsioonid ja rekombinatsioonid.

Sajandite vahetusel arvasid nii mõnedki tuntud teadlased (näit. Bateson ja Weismann), et pärilikkusaine evolutsioonis ei teki midagi uut ning toimub vaid algselt olemasolevate geenide kombineerumine või väljalangemine. Elu lõpul mõistis Weismann isegi, et kui ulatuslikult ei kombineeruks ka pärilikkustegurid sugulisel paljunemisel, ei saa sellega seletada kõigi uute omaduste tekkimist organismide kohastumisel. Õiget lahendust küsimusele Weismann aga ei leidnudki.

Kaasaegne darvinism, tuginedes meie sajandi geneetika saavutustele, ei kahtle selles, et elusa looduse evolutsioonis on tekkinud ja tekivad täiesti uued pärilikkusaine osad — uued geenid ja geenialleelid. Ühtlasi on ilmne, et uus pärilikkuse materjal võib algselt tekkida ainuüksi geenmutatsioonide tagajärjel.

Mutatsioonide kui evolutsiooni materjali tähtsus ilmneb eriti selgelt juhul, kui mingi mutatsioon levib oma tekkekolde ümbruses, olles aluseks hästi eristatava geograafilise rassi kujunemisele. Näiteks on hamstritel Venemaa metsastepi suhteliselt jahedas ja niiskes kliimas tekkinud must rass, mis näib antud tingimustega paremini sobivat kui normaalne pruun vorm. Kesk-Euroopas tuntakse põlduruhiirel retsessiivse mutatsiooniga rassi, keda iseloomustab purihammaste erinev ehitus. Mudateol on üksikmutatsiooni alusel välja kujunenud vasemale või paremale keerduva kojaga rassid.

Igal liigil on piiratud geenide arv ja iga geen võib anda vaid piiratud arvu mutantseid alleele. See tähendab, et pika põlvnemislooga liikidel hakkavad teatud mutatsioonid korduma. Eriti selgelt võib seda näha suure arvukuse ja lühikese elueaga mikroorganismidel. Teiste sõnadega: on olemas vanad, s. o. korduvad, ja uued, esmakordselt tekkivad mutatsioonid.

Kromosoommutatsioonide kohta arvatakse, et need, erinevalt geenmutatsioonidest, tekivad üksikmuutustena, mis praktiliselt ei kordu. Nõuavad ju kromosoommutatsioonid enamasti mitut samaaegset murdumist ning on vähe tõenäoline, et korduksid ühed ja samad murdumised. Seetõttu esineb looduslikes populatsioonides suhteliselt vähe kromosoommutatsioone, kuigi ei saa täielikult eitada nende osa evolutsioonis. Et muutused kromosoomide ehituses võivad saada materjaliks evolutsioonilistele muutustele, selle kasuks räägivad mitmed tähelepanekud. Nii erinevad liiliatel ja tubakatel mitmed lähedased liigid kromosoomide inversioonide või translokatsioonide poolest, mis lubab arvata, et need muutused olid kunagi lähtematerjaliks liigitekkele. Translokatsioone on leitud ka mõningate skorpionide ja rohutirtsude looduslikes populatsioonides.

Et inversioonide ja translokatsioonidega ei kaasne enamasti märgatavaid muutusi organismide tunnustes, on nende evolutsiooniline tähendus üldiselt jäänud siiski

küsitavaks. Mõningat uut valgust heidab küsimusele asjaolu, et suuremad kromosoomaberratsioonid vähendavad enamasti organismide viljakust. Sellest võib järeldada, et muutused kromosoomide ehituses aitavad kaasa sugulise isoleerituse kujunemisele. Isolatsioonist ja selle mehhanismidest tuleb aga edaspidi pikemalt juttu.

Kromosoommutatsioonidest ilmselt suuremat osa on evolutsiooni materjalina etendanud muutused kromosoomide arvus. Eriti kehtib see taimeliikide kohta. Polüploidsed liigid moodustavad 30—50% kõigist katteseemnetaimedest. Kuid polüploidsust kohtame ka teistes taimerühmades: vetikatel, seentel, samblikel, sõnajalgadel. Erandi moodustavad paljasseemnetaimed, millel polüploidseid liike esineb väga harva. Kõige sagedamini kohtame polüploidseid liike mitmeaastastel rohttaimedel, vähem — üheaastastel rohttaimedel ja kõige vähem — puittaimedel.

Polüploidsete vormide teke sõltub suurel määral keskkonnatingimustest. Kromosoomide arvu kordistumine on evolutsioonis ilmselt seostunud mitmesuguste äärmuslike tingimustega — kõrgmäestike, subarktiliste ja arktiliste aladega. Mõõdukalt sooja kliimaga piirkondades, kus pole olnud jääaegu ja kus puuduvad kõrgmäestikud, moodustavad polüploidse kromosoomide komplektiga liigid umbes 30% kogu taimestikust. Arktilistes ja subarktilistes piirkondades suureneb polüploidide osa taimestikus, ulatudes 70—75 protsendini. Õistaimede osas on välja kujunenud koguni küllaltki märgatav parallelism polüploidsete liikide protsendi ja levila laiuskraadi vahel. Viimase tõenduseks esitame väljavõtte P. Hanelti (1966) koostatud tabelist (tabel 1).

Seevastu ei ole polüploidsus etendanud kuigi suurt osa uute loomaliikide tekkimisel. Ühe põhjusena nimetatakse sugukromosoomide olemasolu, mis puuduvad enamikul taimeliikidel. Väheseid polüploidsuse juhte tuntakse vaid mõningatel mittesuguliselt paljunevatel või mõlemasuguli stel loomaliikidel rõngusside, vähilaadsete ja liblikate hulgas.

Erandi moodustavad polüploidsuse suhtes ainuraksed. Eriti kõrge polüploidsuse poolest paistavad silma kiirikloomad, kelle tuumades võib sisalduda enam kui tuhandekordne kromosoomide komplekt. Ripsloomadel osutub tugevalt polüploidseks nende suurtuum (mõnedel liikidel

Tabel 1

Polüploidide protsent kõrgemate taimede liikide üldarvust

Maakoht	Laiuskraad	Polüploidide %
Sitsiilia	36,5—38,5	37
Rumeenia	43,7—47,5	46,8
Kesk-Ungari	46—49,5	48,6
Inglismaa	50—61	52,8
Taani	54,5—58	53
Rootsi	56—69	56
Norra	58—71	76
Soome	60—70	57,3
Island	63,5—66,5	71,2
Edela-Gröönimaa	60—62	74
Teravmäed	77—81	74
Franz Josephi maa	80—82	75

kuni 12 000 kordse kromosoomide komplektiga), kuna pisituum jääb normaalselt diploidseks. Arvatakse, et kõrge polüploidsusega seostub teatud määral ka ripsloomade erakordne vastupidavus kiirituse toimele.

Suurem osa looduslikes populatsioonides tekkivatest mutatsioonidest, nii uutest kui vanadest, geen- kui ka kromosoommutatsioonidest jääb varjatud olekusse ega avaldu vastavate isendite tunnustes. See on loodusliku muteerumise üks põhilisi omapärasid, mis tagab populatsioonidele vajaliku muutlikkuse reservi. Kuigi mutatsioonid kujunevad enamasti juhuslikeks kõrvalekalleteks ja ebasoovitavateks häireteks üksikute isendite ehituses ja elutegevuses, on nad paratamatult vajalikud populatsioonide ja liikide säilitamiseks ning arenguks. Veelgi enam: mutatsioone ei saa käsitleda kui üksikute organismide juhuslikke muutumisi, kuigi mutatsioonid võivad tekkida vaid ühes või teises konkreetses isendis ja rakus. Kui mutatsioonid oleksid ainult juhuslikud vead keemik Looduse töös, ei tohiks nende tekkimises ilmneda mingisugust korda ega seaduspärasust. Tegelikkus näitab aga vastupidist. Kui tähelepanelikumalt uurida üksikute populatsioonide, samuti erinevate liikide mutatsioonilise muutlikkuse ulatust, siis ilmneb, et eri populatsioonid ja liigid erinevad

oma muteerumise astme ja tempo poolest ning et viimased on mingisuguses seoses vastavate liikide eelneva evolutsiooniga. Siinkohal on sobiv meenutada küllaltki keerulisi, kuid otstarbekaid mehhanisme, mille abil reguleeritakse mutatsioonide avaldumist. Kas on mõeldav, et need on tekkinud vaid üksikute isendite ellujäämise soodustamiseks? Pigem võib küll arvata, et mutatsioonide kahjulikkust ja avaldumist reguleerivad mehhanismid on liikide ajaloolise arengu tulemus, liigi elutingimustega sobiva muteerumise astmega genotüüpide pikaajalise eelistamise ehk valiku tagajärg. Evolutsiooni erinevatel perioodidel, sõltuvalt tingimustest, võib mutatsioonide tempo muutuda. Kuid ka kõige püsivamates tingimustes ei saa muteerumine täielikult katkeda. Geenide muteerumine on elusmateeria lahutamatuks omaduseks. Ainevahetus rakutuuma ja tsütoplasma ning keskkonna vahel, samuti uue pärilikkusaine pidev süntees tsütoplasma ainetest viivad paratamatult muutustele pärilikkuse materjali ehituses.

Kõige seniöeldu põhjal ei teki kahtlust, et mutatsioonid on päriliku muutlikkuse esmaseks materjaliks. Kuid mutatsioonid tekivad väga harva ja kui võrrelda orgaanilise evolutsiooni saavutusi selleks kulunud mõne miljardi aastaga, selgub, et mutatsioonidest ilmselt ei jätku kogu päriliku mitmekesisuse kujundamiseks. Eeskätt kehtib see kõrgemate organismide kohta. Kestvad vaheajad põlvkondade vahel ja suhteliselt vähene järglaste arv piiravad rangelt mutantsete isendite hulka kõrgematel organismidel. Tekib ju enamik mutatsioonidest vigadena pärilikkuse materjali kopeerimisel paljunemise käigus.

Lühikese elueaga organismide evolutsioonis etendavad mutatsioonid hoopis suuremat osa. Bakter, mis võib jaguneda iga poole tunni järel, võib päeva lõpuks anda 10^{22} järglast. Tekkinud mutatsioonid avalduvad kohe fenotüübis, sest tegemist on haploidsete organismidega. Järelikult avaneb kiiresti võimalus kontrollida tekkinud mutatsiooni sobivust elutingimustega. Kui mutatsioon annab baktereile vähimaidki eeliseid, levib ta kiiresti populatsioonis. Mikroorganismide suure arvukuse ja põlvkondade vaheldumise kiiruse tõttu suudab ka madal muteerumise sagedus pakkuda küllaldaselt materjali looduslikuks valikuks, ning me võime öelda, et loodus tegutseb siin peamiselt keemikuna.

Veelgi enam: organismide lühike eluiga ei võimalda

vastavatel populatsioonidel «otsida» uusi võimalikke geenikombinatsioone. Niisuguste organismide säilimine sõltub eelkõige sellest, kas nad suudavad sobivates tingimustes anda võimalikult kiiresti endasarnaseid järglasi, s. t. kas nad suudavad võimalikult muutumatult paljundada kord tekkinud sobivaid geenikombinatsioone. Neil ei ole aega uute, seejuures enamasti kahjulike geenikombinatsioonide «katsetamiseks». Sellega seletub ka paljude isetolmlejate liikide olemasolu üheaastaste taimede hulgas (kõrrelistel, kaunviljalistel, karelehelistel, mailaselistel, maavitsalistel jt.).

Geenide kombineerumist vähendavat isetolmlemist kohtame ka taimeliikidel, mis elavad tugevalt kõikuvate keskkonnatingimustega piirkondades või osutuvad pioneerideks mõne uue ala asustamisel. Selliste populatsioonide arvukus väheneb teatud ebasoodsatel perioodidel (näiteks põua ajal) märgatavalt, kusjuures mõnel teisel perioodil peavad nad kiiresti taastama oma isendite arvu. Isetolmlemine tagab risttolmlemisest kindlamini viljastamise ja seega suurema arvu seemnete moodustumise.

Suurel määral korvab pärilikkustegurite kombineerumise puudumist sellistel organismidel nende fenotüübi muutlikkus mitmesuguste modifikatsioonide näol. Sama genotüüp võib anda väga erinevaid fenotüüpe, sõltuvalt keskkonnatingimustest.

Pikema eluea ja väiksema järglaste arvuga kõrgemate organismide puhul tegutseb aga loodus peamiselt kui värve segav ja kombineeriv kunstnik. Enamik taime- ja loomaliike paljuneb ristumise teel. Ka üheaastastel isetolmlevatel taimeliikidel esineb aeg-ajalt risttolmlemist, mille tagajärjeks on uute geenikombinatsioonide teke. Nii on teada, et mõningatel nisusortidel võib 1—3 protsendil juhtudest esineda risttolmlemist. Mutatsioonid on vaid esmaseks toormaterjaliks, millest võib moodustada väga palju erinevaid kombinatsioone. Võimalike kombinatsioonide hulk võib olla nii suur, et annab pikema aja jooksul looduslikule valikule materjali ka ilma mutatsioonideta. E. Mayri (1963) andmeil moodustavad teistest populatsioonidest «sisse rännanud» geenid vähemalt 90% antud populatsiooni kõigist «uutest» geenidest.

Mutantsed geenid kombineeruvad teiste geenidega, kus-

juures ebasobivad kombinatsioonid ei jää püsima, sobivamad saavutavad aga ülekaalu. Mutantse geeni püsivaks «koduks» saab see genotüüp, milles antud geen tagab organismile parima eluvõime ja viljakuse. Isegi algselt dominantse geeni kahjulik toime võib nõrgeneda teiste geenidega rekombineerumise tagajärjel.

Loomulikult ei taandu kõrgemate organismide pärilik muutlikkus ainuüksi rekombinatsioonideks, ei toimu ainult kord tekkinud geenide ja geenialleelide lõputu ringlemine paljunemiste loosirattas. Tekivad ka uued «loosid» — uued pärilikkuseühikud, mida varasem evolutsioon ei tundnud. Sellised uued «loosid» võivad tekkida vaid mutatsioonide tagajärjel. Nii et ka kõrgematel organismidel tegutseb loodus aeg-ajalt sünteesiva keemikuna, kuigi oma igapäevases töös jääb ta siiski valmisvärve kasutavaks kunstnikuks.

*

Enne kui siirduda järgmise ja seejuures väga olulise peatüki juurde, püüame teha lühikese kokkuvõtte sellest, millega tutvusime käesolevas peatükis.

Pärilikkuse kandjate (kromosoomide, geenide) muutumise ja kombineerumise tõttu sisaldavad looduslikud populatsioonid mitmeti erinevate genotüüpidega isendeid. Pärilikud muutused toimuvad üldiselt juhuslikult, mitte organismide vajaduste järgi ega vastavalt mõjuvatele teguritele. Viimane ei välista aga asjaolu, et nii mutatsioonide sagedus kui suund sõltuvad teatud määral muutuvate organismide eelnevast evolutsioonist ja mõjuvate tegurite iseloomust. Pärilikud muutused avaldavad vastavatele isenditele enamasti kahjulikku mõju (vähendavad viljakust või põhjustavad antud tingimustes ebasobivaid tunnuseid), kuid võivad osutuda teatud juhtudel ka kahjutuiks või koguni kasulikeks. Evolutsioonis on välja kujunenud mitmesugused keerukad, kuid otstarbekad mehhanismid (geenide vastastikune toime, elutsükli jagunemine haploidseks ja diploidseks faasiks jt.), mis vähendavad mutatsioonide kahjulikkust ning võimaldavad populatsioonides säilitada vajalikku mutatsioonide hulka. Pärilik muutlikkus annab materjali looduslikule valikule ning on seega evolutsiooni paratamatuks eelduseks.

Esmase materjali annavad evolutsioonile geenmutatsioonid, sest ainuüksi nende tagajärjel tekivad uued pärilikkusaine osakesed (uued geenid ja alleelid). Mahult moodustavad geenmutatsioonid aga väikese osa looduslike populatsioonide isendite pärilikust varieeruvusest. Suurem osa pärilikust muutlikkusest tekib pärilikkusaine osakeste kombineerumisel (geenivahetusel, kromosoomide sõltumatul lahknemisel, viljastamisel). Viimane kehtib eriti kõrgemate organismide kohta.

Suur osa pärilikest muutustest jääb fenotüübis avaldumata ning säilib varjatud kujul populatsiooni genofondis. Need on muutused «igaks juhuks», mis mingisugustes uutes tingimustes võivad avalduda ja anda täiendavat materjali looduslikule valikule.

3. Kõikidel ei ole ühepalju järeltulijaid

Eelmises peatükis tutvusime organismide üldise võimega muutuda. Nägime, et hoolimata esivanematelt pärandatud «eeskirjade» rangusest ja «pärilikkuse postkontori» võimalikult täpsest tööst võivad kõikide liikide isenditel, sealhulgas ka inimestel, tekkida suuremad või väiksemad kõrvalekalded, mis muudavad nad erinevaks oma vanematest ja teistest liigikaaslastest. Kui kõik pärilikult muutunud isendid jääksid ellu ja annaksid endasarnaseid järglasi, kaoksid loodusest peagi igasugused püsivad vormid, kustuksid piirid üksikute liikide vahel ja kogu biosfääris hakkaks valitsema mitmekesisuse lõpmatu kaos. Et elusas looduses esinevad siiski organismide kindlad liigid, mis vaatamata üksikute isendite muutlikkusele säilitavad tuhandete ja miljonite aastate jooksul oma iseloomulikud tunnused, tuleneb sellest, et kõik individuaalsed pärilikud muutused ei kandu järgmisse põlvkonda. Pärilikud muutused alluvad populatsioonides pidevale kontrollile ja «parandamisele» looduslike tegurite poolt, mida me Darwini järgi nimetame lühidalt looduslikuks valikuks.

Kui tahame olla darvinistid, peame kõigepealt mõistma, et üksikute isendite pärilikud muutused (kui nad ka avalduvad fenotüübis) ei vii iseendast liikide ajaloolisele muutumisele, ei tähenda veel evolutsiooni. Ei vaatlused ega katsed ole kinnitanud Lamarcki seisukohta, nagu võiks organismide järkjärguline muutumine elutingimuste otsesel toimel põhjustada uute liikide tekkimist. Individuaalsed pärilikud muutused osutuvad enamasti kahjulikeks nende kandjatele ega kujuta oma tekke-

momendil mingeid liigiomaseid kasulikke kohastumisi. Viimased kujunevad üksnes pikaajalise valiku käigus, päriliku muutlikkuse poolt pakutava toormaterjali proovimise ja parandamise teel tuhandete põlvkondade kestel. Evolutsioon on «aeglaselt ja raskelt kulgev protsess», nagu ütleb tuntud nõukogude teadlane Tahtadžjan. Kuidas see kõik toimub, tahamegi rääkida käesolevas peatükis.

Iibe probleemist looduses

Viimasel ajal on üha sagedamini hakatud rääkima rahvastiku arvukusest ja seda mõjutavatest teguritest. Maakera mõningates paikades kasvab inimeste arv mõtlema paneva kiirusega, teistes piirkondades tuntakse jälle tõsist muret liiga madala iibe pärast. Raske on öelda, kuidas inimkond lahendab ühel või teisel juhul oma juurdekasvu probleemid ning milliseid vahendeid hakkab ta kasutama paljunemise reguleerimiseks.

Looduses on see probleem lahendatud aga üsnagi radikaalsel viisil: organismid püüavad küll piiramatult paljuneda, kuid nende potentsiaalne sigimisvõime ei realiseeru kunagi. Tegelik paljunemine määratakse alati konkreetsete elutingimuste poolt. Kokkuvõttes tähendab see, et organismid asustavad visa järjekindlusega kõiki vähegi sobivaid paiku meie Maal, kuid kusagil ei teki looduses kestvamat «üleasustust».

Liigi isendite sõltuvust nende ellujäämist ja paljunemist takistavatest teguritest nimetas Darwin omal ajal olelusvõitluseks. Seda mõistet kasutatakse ka tänapäeval, kui tahetakse öelda, et suur hulk seemneid, looteid ja noori isendeid hukkub enneaegselt ning et ellujäänudki annavad erineval hulgal järglasi. Ainult sellises darvinlikult laias, metafoorses tähenduses säilitab sõna «olelusvõitlus» oma mõtte ja koha kaasaegses evolutsiooniõpetuses.

Iibe probleemi «lahendamine» looduses algab meile juba tuttavast individuaalsest muutlikkusest. Mistahes populatsiooni isendid ei ole üldisele ühetaolisusele vaatamata kunagi täiesti sarnased, vaid erinevad üksteisest oma ehituse, eluavalduste, käitumise, sigimisaegade, tem-

peratuurikindluse, haigustele ja parasiitidele vastupidavuse ja paljude teiste omaduste poolest. Põlvnemise ja üldiste eluviiside poolest ühtse populatsiooni isendid puutuvad kokku enam-vähem ühesuguste elutingimustega, s. t. alluvad suhteliselt ühetaolistele paljunemist piiravatele teguritele. Individuaalsete iseärasuste tõttu ei ole populatsiooni üksikud isendid aga kaugeltki võrdseteks partneriteks võitluses enda ja oma järglaste elu pärast. Ühed nendest osutuvad edukamaiks ja annavad suuremal arvul järglasi, teised peavad leppima tagasihoidlikuma kohaga looduse «majapidamises», kolmandad on sunnitud sootuks lahkuma elu areenilt, jätmata vähimatki jälge oma liigi järgnevale arenguteele.

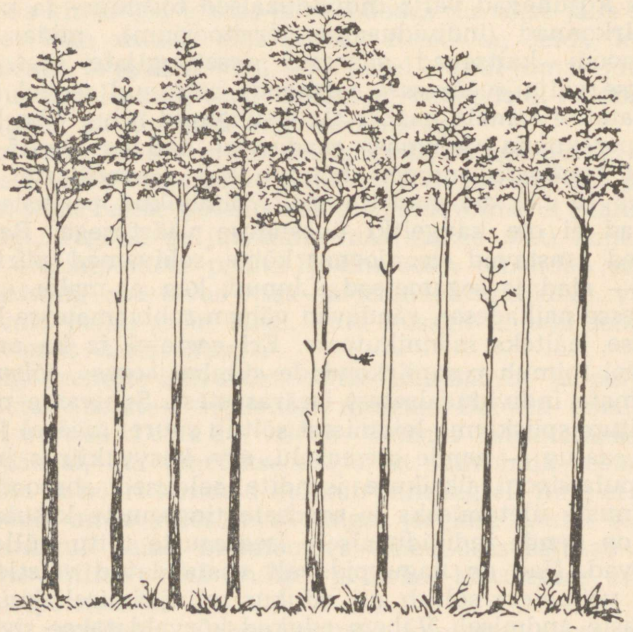
Ühe lihtsama ja otsesema olelusvõitluse nähuga puutume kokku kõrgematel loomadel, näiteks huntidel, oravatel, lõokestel, tihastel ja isegi mõnedel kilpkonnadel, kellel kujunevad välja individuaalsed toitumis- ja pesitsuspiirkonnad (individuaalne territoorium), mida nad omamoodi kaitsevad võõraste sissetungijate eest. Nii aetakse välja «võõrasse» piirkonda sattunud soobel ning peletatakse eemale naabri alale tunginud rähn. Ühe huntide perekonna «jahimaa» raadius on näiteks 10—15 km. Taani teadlaste andmeil hõlmab üks rasvatihaste paar umbes 10 hektari suuruse ala. Võimalikud pesitsuspiirkonnad ei ole kaugeltki ühesuguse väärtusega. Rasvatihased asustavad esmajoones kõige sobivamad piirkonnad — aiad ja segametsad. Linnud, kes ei mahu enam nendesse paikadesse, rändavad vähem sobivamatesse kohtadesse, näiteks männikutesse. Eri aastatel ja ka aastaaegadel toimub pesapiirkondade «ümberjaotus», sõltuvalt vanemate individuaalsetest iseärasustest. Sobivama pesa- ja toitumispiirkonna leidmisest sõltub suurel määral järglaste saatus — nende olemasolu, arv, kasvu kiirus jm.

Populatsiooni üksikute isendite eeldused ebasoodsate tingimuste ületamiseks ja soodsate tingimuste kasutamiseks on nende individuaalsete iseärasuste tõttu küllaltki erinevad. Nad on nagu pidevalt vastandatud võistlejad, kelle võimetest sõltub nii edukus ellujäämisel kui ka järglaste andmisel. Vähem edukad kõrvaldatakse sigimisest.

Bioloogiline võitlus ei saa läbi ilma hukkumisteta: olelusvõitlus seostub alati vähem kohasemate või antud tingimustega mittesobivate isendite e l i m i n a t s i o o n i g a.

Organismide hukkumine võib olla tingitud eluta looduse teguritest. Nii põhjustab enneaegse lumesajuga või lumerikka talvega kaasnev toidupuudus metskitsede, metssigade, põhjapõtrade ja teiste loomade massilist hukkumist. Vähene lumi tekitab palju häda mullas elavatele loomadele (muttidele) ja lumikattes varjuvatele lindudele (tetredele, laanepüüdele), kes jäävad ilma tavalisest külmakaitsest. Tugev tuul või rahevihm võib mõnikord täielikult hävitada lindude populatsiooni. Hapnikupuudusel võib jääga kaanetunud veekogus hukkuda massiliselt kalu. Samasugust stiihilist toimet võivad populatsioonidele avaldada ka biootilised tegurid: jänesed võivad hävitada noorte puude istandiku, tugeva vähikatku epideemia tõttu võib välja surra terve vähkide populatsioon.

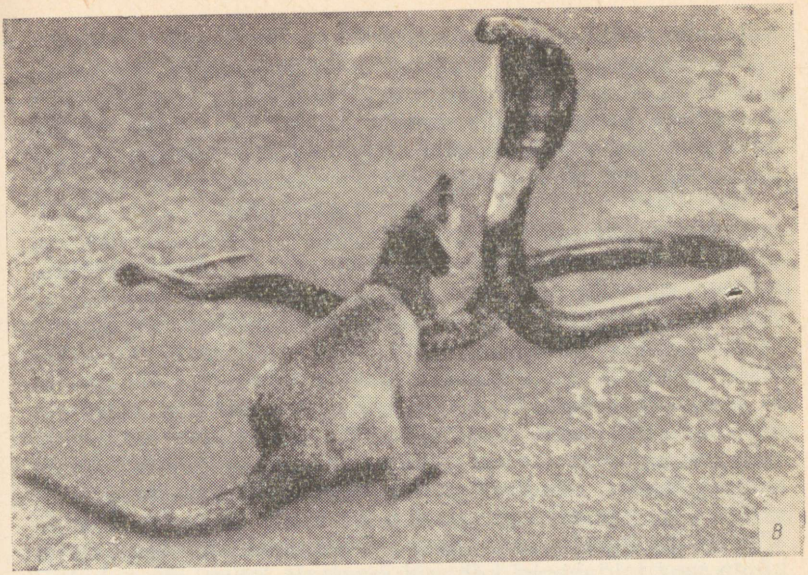
Kõigil viimati märgitud juhtudel ei otsusta elu ja surma



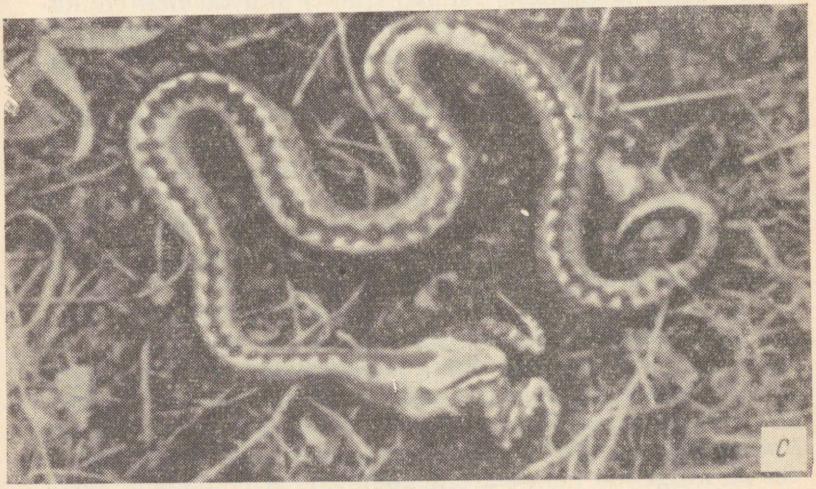
A

Joon. 24. Olelusvõitlus.

A — võrdse vanusega männid samast puistust;



B — mungo ja prillmadu;



C — rästik ja konn.

küsimust vastavate organismide individuaalsed omadused, sest elimineeriv tegur võib hävitada kõik antud liigi isendid. Üldiste elimineerivate tegurite hulka kuuluvad ka niisugused stiihilised loodusjõud nagu üleujutus, metsapõlemine või vulkaanipurse. Nende tõttu hukkub hulgaliselt organisme, ilma et sellega kaasneks valikut.

Harilikult toimivad elimineerivad tegurid aga teisiti: individuaalselt, valikuliselt. Hukkuvad isendid erinevad millegi poolest populatsiooni ülejäänud isenditest. Olelusvõitlus individuaalse eliminatsiooni tagajärjel esineb igal pool ja alati, kuni on olemas individuaalsed erinevused populatsiooni üksikute isendite vahel ning kuni liigikaaslased erinevad oma võimete poolest ületada ebasoodsaid ja kasutada soodsaid tingimusi. Kiskjate saagiks langevad eelkõige nõrgemad ja haigemad saakloomad; toitainete, vee ja valguse puuduse all kannatavad kõigepealt kiduramad taimed. Individuaalse eliminatsiooni tagajärjel säilivad ja annavad järglasi need isendid, kes suudavad kõige edukamalt vastu panna ebasoodsatele teguritele: kõige vastupidavama kehaehitusega ja kõige enam kaitstud, kõige liikuvamad, paremini arenenud meeleelunditega, kaitsevärvusega, kaitsekilbiga või immuunsemad isendid. Eelistatuks osutuvad samuti isendid, kelle vastavad instinktid (näiteks rändeinstinkt) aitavad neil edukamalt vältida ebasobivaid mõjutusi. Ka suurem viljakus soodustab muudel võrdsetel tingimustel järglaste ellujäämist ja paljunemist.

Ei maksa aga arvata, et ühtede isendite eelised teiste ees kindlustavad esimestele absoluutse ellujäämise ja vaieldamatu eesõiguse järglaste andmisel. Ka soodsamate tunnustega isendid võivad aeg-ajalt hukkuda (nagu me juba nägime eeltoodud näidete puhul) või jätta teistest vähem järglasi. Neil on suuremad ainult võimalused järglaste andmiseks.

Populatsiooni isendite suurehulgalisem hukkumine kompenseeritakse uute isendite sünniga. Iga looma- või taimeliiki iseloomustab teatav paljunemise intensiivsus, millest esineb vaid suuremaid või vähemaid kõrvalekaldeid. Paljunemise intensiivsus oleneb suurel määral keskkonna tingimustest, milles liigi isendid elavad ja millistes on kulgenud nende areng eelnevate põlvkondade jooksul. Kui mingi liigi isendid elavad põlvkondade vältel tingimustes, kus neid massiliselt hävitatakse, kujuneb

vastuseks viimasele kõrge viljakus. Seda näeme me kõikidel suhteliselt abitutel loomadel, nagu ainuraksed, alamad vähid ja putukad, keda pidevalt kasutavad toiduks kalad, linnud või teised maismaa-selgroogsed. Tingimuste sesoonsete kõikumiste puhul kahaneb populatsiooni arvukus tavaliselt juba enne ebasoodsa perioodi saabumist, kui toitu on veel küllaldaselt.

Populatsioonid reageerivad oma isendite arvukuse muutumisega ka lühemaajalistele mõjutustele. Snyderi (1961) andmeil võeti Ameerikas vaatluse alla ümiseja liigi (*Marmota monax*) kaks enam-vähem võrdset populatsiooni. Kahe aasta kestel eemaldati ühest populatsioonist enam kui 500 isendit. Mõlema populatsiooni täiskasvanud isendite asustustihedus jäi aga ühesuguseks, selles ei täheldatud märgatavaid erinevusi. Kõrvaldatud isendite arvu kattis suurem sündimus, suurema arvu noorte isendite jõudmine täisikka ja noorte loomade sisseränne naaberaladelt. Viimane toimus muidugi juhuslikult: noored loomad jäid populatsiooni lihtsalt sellepärast, et asustustihedus oli väike. Vastasel korral oleksid nad tagasi tõrjutud. Toodud katsest võib teha järelduse, et loomade sündimus, suremus ja liikuvus muutuvad sõltuvalt populatsiooni asustustihedusest. Arvatakse, et niisuguse keeruka regulatsiooni aluseks on mitmesugused füsioloogilised (eeskätt hormonaalsed) mehhanismid. Evolutsiooni käigus eelistatakse ilmselt selliseid organismide rühmi, mis suudavad paljunemise, suremuse ja liikumise reguleerimisega otstarbekalt vastata muutustele populatsiooni tiheduses.

Asustustiheduse suurenemisel teravneb organismide võitlus toidu, vee, hapniku, vastassugupoole ja elupaiga pärast, mida nad kõik vajavad võrdsel määral. Niisugust olelusvõitluse vormi nimetatakse k o n k u r e n t s i k s. Konkurents ei avaldu ainuüksi toiduhankimise viisides, vaid ka toiduvarude kogumises ja otstarbekas kasutamises. Mida märgatavamaks muutuvad erinevused toitumisviisides, seda enam nõrgeneb konkurents. Sama eesmärki teenivad ka ränded ja taliuinak. Seejuures jäävad ellu ja annavad järglasi kõige vähem kurnatud isendid. Et ka kõrge viljakus nõrgestab organisme, viib konkurents lõppude lõpuks viljakuse langemisele.

Konkurentsi kõrval toob suurenev asustustihedus kaasa taudide leviku, alandab organismide kasvutempot ja pal-

junemise intensiivsust (näiteks närilistel, kaladel, putukatel). Esineb isegi kannibalismi: täiskasvanud mardikad hävitavad oma vastseid ja nukke, vanad metssead söövad karmidel talvedel noori. Teiselt poolt kaasnevad suurema asustustihedusega ka teatavad hüved: paraneb kaitse kiskjate vastu (näiteks lindudel), samuti liigse valguse ja tuule vastu (taimedel). Kuid suureneva asustustiheduse positiivne mõju avaldub vaid teatud piirini. Üle selle algab «üleasustus». Raske on kindlaks määrata piiri, mille ületamisel algab ühel või teisel liigil, ühtedes või teistes tingimustes üleasustus. Ilmne on aga see, et üleasustus ei saa looduses kesta pikemat aega. Mingisugune tegur paneb varem või hiljem piiri mistahes liigi isendite ülemäärasele paljunemisele. Näiteks (kuigi mitte tüüpiliseks) võib tuua putukad, kes paljunevad vahel sellisel määral, et hävitavad täielikult oma toidubaasi, mille tagajärjel hukkuvad paratamatult ka ise. Nii hävitas kahjurliik paaritu kedrik USA-s 1953. a. täielikult metsa ligi 600 000-hektarilisel pindalal ja seejärel hukkusid ka kahjurid.

Seega näeme, et looduses toimub pidev regulatsioon: kui organismide paljunemise intensiivsus ületab olemasolevate elutingimuste poolt lubatava piiri, kõrvaldatakse üleliigsed isendid. Sõltuvalt hävitavate ja kahjustavate tegurite ulatusest kujuneb välja populatsioonile antud tingimustes optimaalne isendite viljakus, millega tagatakse järeltulev põlvkond ja sellega — liigi pidevus.

Seega ei tunne looduslikud liigid reeglina «iibe probleemi». Olelusvõitlus selle sõna laias metafoorses tähenduses reguleerib kõikide liikide kõikides põlvkondades isendite arvukust ja hoiab seda enam-vähem sobival tasemel.

Olelusvõitlus ja geenid

Juba Darwinile oli selge, et peamine võit olelusvõitluses on järglaste andmine, osavõtt järeltulevate põlvkondade kujundamisest. Võidavad need organismid, kelle järeltulijaid jõuab kõige rohkem täisikka ja annab omakorda järglasi. Eluta looduse ebasoodsad tingimused (temperatuur, valgus, niiskus jne.), vaenlased, konkurendid,

parasiidid ja nakkushaigused toovad organismide ellu nende sündimisest sigimiseni igasuguseid hädaohte, mida populatsiooni üksikud isendid ületavad erineva edukusega, sõltuvalt oma individuaalsetest iseärasustest. Edukamateks osutuvad tugevamad, väledamad, vastupidavamad, kaitstumad või mõnel muul viisil kohasemad organismid.

Seda kõike mõistis Darwin, kui ta pani kirja oma «Liikide tekkimise», ning suurte teaduslike avastustega harjunud tänapäeva bioloogki ei saa tunnustamata jätta Darwini mõtte suurust ja selgust. Seejuures jäid suurele inglise loodusteadlasele mõistetamatuks nii olelusvõitluse aluseks oleva liigisisese varieeruvuse olemus kui ka seaduspärasused, mille järgi individuaalsed kõrvalekalded kanduvad järgmisse põlvkonda. Darwini töö ilmumisest möödunud aastasada andis muude saavutuste kõrval teadusmaailmale võtme ka selle probleemi avamiseks. Te võite juba arvata, et jutt pöördub nähtavatelt tunnustelt ja omadustelt uuesti nende taga seisvatele pärilikkusteguritele — geenidele. Järgnevalt püüamegi näidata, mida tähendab organismide ebavõrdne paljunemine populatsiooni genofondi suhtes.

Iga organism pärib sündimisel oma vanemailt kindla geenide komplekti, mis kujuneb talle omamoodi «eeskirjaks» või «programmiks» kogu elu jooksul ja millele vastavalt ta ehitab üles oma keha, reageerib teda mõjutavatele soodsatele või ebasoodsatele teguritele, võitleb konkurentidega, otsib endale sobiva soopartneri, sigib ja hoolitseb oma järglaste eest. Oma geenide komplekti pärandab ta teatepulgana ka järglastele. Ja nii «ringlevad» geenid põlvkonnast põlvkonda, tuhandete ja miljonite aastate jooksul.

Et sugulisel paljunemisel leiab aset erinevate geenikomplektide kõikvõimalik kombineerumine, ei sisalda suguliselt paljunevate isendite populatsioon kahtki täiesti sarnast (samade alleelidega) genotüüpi. See tähendab, et populatsiooni isendid saavad algusest peale erineva «programmi», millele vastavalt kujuneb suuremal või vähemal määral erinevaks ja ebavõrdseks ka nende elukäik ja saatus. Ühtede geenide ja geenikombinatsioonide kandjad osutuvad suures eluvõitluses edukamateks, suudavad jõuda täisikka ja annavad rohkelt järglasi; teised peavad leppima tagasihoidlikuma osaga järgmise põlvkonna

kujundamisel; kolmandad hukkuvad enneaegselt ning nende geenide komplekt langeb välja populatsiooni pärilikkuse ühikute «ringest». Viimasel juhul räägitakse «geneetilisest surmast».

Genotüüpide ebavõrdne taastumine järgmises põlvkonnas tähendab teisiti öeldes, et pärilikkuse informatsiooni teatud tüübid hakkavad populatsioonis esinema sagedamini, teised — harvemini. Esimesed moodustavad populatsioonis enamiku ja annavad talle üldise ilme, s. t. kujundavad populatsioonile iseloomuliku «keskmise tüübi». Seega on olelusvõitluse vahetuks tagajärjeks populatsiooni genofondi komponentide — geenialleelide ja -kombinatsioonide — ebavõrdne taastekkimine järgmises põlvkonnas.

Elu mitme miljardi aastase olemasolu vältel on vaheldunud miljoneid põlvkondi organismide väga erinevatel liikidel. Üha uute ja uute populatsioonide eneseuuendamine isendite paljunemise läbi on kindlustanud elu järjepidevuse meie päevadeni. Selle aja jooksul on toimunud küllaltki suuri muutusi emakese Maa pinnal ja teda ümbritsevas atmosfääris: on kerkinud uusi mäekurde ja vajunud vee alla suuremaid või väiksemaid maismaa piirkondi, on tekkinud ja kadunud kõrbeid ja soid, on tõusnud ja langenud õhutemperatuur ja -niiskus, on peale tunginud ja taandunud mandrijää. Tuleb aina imetleda vastupidavust ja visadust, millega elu on ületanud neid muutusi ning asustanud kõik mõeldavad ja mõeldamatud paigad meie planeedil, tungides isegi kuumaveeallikatesse ja igijääle.

Sellise leviku ja mitmekesisuse on elu saavutanud miljardite pärilikkustegurite pideva muutumise ja kombineerumise tõttu lõpmata hulgal järgnenud populatsioonides. Genofondide «mustrid» on vaheldunud nagu kaadrid kinolinal. Kuivõrd ei saa pidada juhuslikuks erinevate geenikombinatsioonide ebavõrdset taastootmist mistahes populatsiooni igas üksikus põlvkonnas, ei või lugeda juhuslikeks ka kestvamaid muutusi liigi genofondi koostises. Sõltuvalt genofondi eelnevast evolutsioonist ja olelusvõitluse konkreetsetest tingimustest (nende püsimisest või muutumisest) säilib põlvkondade vaheldumisel geenialleelide vahekord enam-vähem muutumatuna, muutub järk-järgult mingis kindlas suunas või kõigub vastavate piirsageduste vahel. Ühed genotüübid levivad ja palju-

nevad, teised kaovad genofondist. Teiste sõnadega, populatsioonides toimub pidevalt erinevate genotüüpide mittejuhuslik ebavõrdne taastekkimine ehk diferentseeritud reproduktsioon. See ongi loodusliku valiku tänapäevane määratlus.

Looduslik valik — evolutsiooni peakohtunik

Heitnud põgusa pilgu geenide riiki ja selgitanud, kuidas peegeldub olelusvõitlus populatsiooni genofondis, pöördume taas tagasi meie meeleelunditele tuttavamasse fenotüüpide maailma ning püüame viimase najal lähemalt tutvuda loodusliku valiku olemuse ja avaldustega.

Orgaanilist evolutsiooni on võrreldud mänguga organismide ja keskkonna vahel. Täienduseks sellele metafoorilisele võrdlusele võib lisada, et igal mängul peavad olema oma reeglid ja seadused, reeglitest kinnipidamise tagatisena aga kontrolör või kohtunik. Evolutsiooni «peakohtuniku» kohustusi täidab looduslik valik.

«Loodusliku valiku all mõistame teatud isendite valikulist säilimist nende järglastes, s. t. ellujäämist ja järglaste andmist isendite poolt, kes millegagi erinevad elimineeritud või järglasteta jäänud isenditest,» ütleb üks silmapaistvamaid nõukogude evolutsioniste I. I. Schmalhausen. Selgitagem määratluse mõtet esmalt ühe oletusliku näitega. Oletame, et mingis madude populatsioonis on 1000 isendit, nendest 400 ühevärvilist, 300 vöödilist ja 300 täpilist. Kui oletada, et vaenlased märkavad ja hävitavad rohkem vöödilisi ja täpilisi madusid, sisaldab järgmine põlvkond neid juba vähem (näiteks 200 vöödilist ja 200 täpilist 600 ühevärvilise kohta). Samade vaenlaste säilimisel väheneb järgmistes põlvkondades kirjude madude hulk veelgi ning mõne aja möödudes võib populatsioon koosneda peaaegu tervenisti ühevärvilistest isenditest, kellel parema kaitstuse tõttu on enam võimalusi ellujäämiseks ja järglaste andmiseks. Pidevalt ebavõrdse paljunemise kaudu juhibki looduslik valik organismide ja keskkonna «mängu», põhjustades kindlasuunalisi muutusi populatsioonide koostises.

Järglaste andmise eelduseks on ellujäämine vähemalt

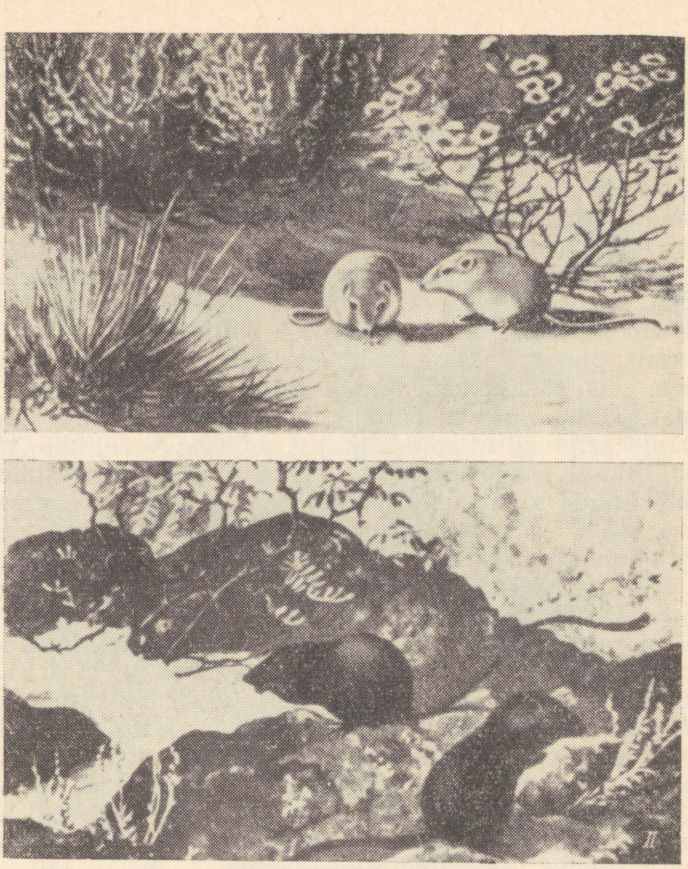
suguküpsuse saabumiseni, kuid pikaealisusega ei kaasne tingimata arvukam järglaskond. Oletame, et metsas elab üks puu 40 aasta vanuseks, teine samast liigist puu — saja-aastaseks. Sõltuvalt seemnete paremast idanevusest, soodsamatest idanemistingimustest esimese puu ümber ja teistest järglaste ellujäämist määravatest teguritest annab esimene puu teisest rohkem järglasi. Järelikult võtab lühema elueaga taim antud juhul suuremal määral osa järgmise põlvkonna kujundamisest ja me võime öelda, et valik «töötab» sellele isendile omase genotüübi kasuks.

Meie, inimesed, kaldume enamikul juhtudel eelistama pikka iga ja lükkame oma mõttes surma kui elu ebasoovitava ja vägivaldse lõpu võimalikult kaugele, otsime igasuguseid teid elu pikendamiseks. Küllap see on mõnelgi juhul mõjutanud meie hinnanguid taim- ja loomorganismide «edukuse» määramisel looduse majapidamises. Loodus on aga meie arusaamadest ja tunnetest sõltumata kujundanud oma liikidel (paraku ka inimesel) sellise elukorralduse, mis võib küll tunduda julmana üksiku isendi seisukohast, kuid mis tervikuna tagab liikide pikaajalise kestvuse Maa küllaltki kapriissetes tingimustes. Surm vahetab välja olemasolevad põlvkonnad, andes sellega võimaluse uute ja paremate kujunemiseks. Raske on kujutleda organisme, kes oleksid elanud Maal elu koidikust kuni tänase päevani. Igav ja hall oleks elu nende «raukade» riigis.

Sellepärast rõhutavadki kaasaegsed evolutsionistid, et loodusliku valiku olemus avaldub peamiselt e b a v õ r d s e s p a l j u n e m i s e s (ja mitte niivõrd ellujäämise ja hukkumise ebavõrdsuses, nagu vahel väljendatakse).

Järgnevalt püüame selgitada, kas eespool mainitud teoreetilised seisukohad ja meie poolt esitatud hüpoteetilised näited leiavad kinnitust looduses. Juba ette peame seejuures leppima tõsiasjaga, et harva õnnestub vahetult jälgida loodusliku valiku toimet. Peamiseks takistuseks on inimeste liiga lühike eluiga loodusliku valiku mõjul tekkivate muutumistega võrreldes. Isegi inimese kui liigi kogu olemasolu osutub tühiseks hetkeks elusa looduse ajaloo kõrval. Inimese liigi ajaline kestus vastab umbes poolele minutile, kui kogu orgaanilise looduse evolutsiooni kestust võrrelda ühe ööpäevaga.

Enamasti tulebki meil piirduda loodusliku valiku taga-



Joon. 25. Kaitsevärvus.
Hiirlase *Perognathus* rassid liival ja laaval.

järgede kindlakstegemisega ning kaudsete tõenditega loodusliku valiku mehhanismist.

Loodusliku valiku üheks ilmekamaks tõendiks loetakse loomadel esinevat k a i t s e v ä r v u s t. Nii sarnaneb oma elukeskkonna põhifooniga kõrbe- ja polaarloomade, rohurinde putukate, metslindude ja paljude teiste organismide kehavärvus. Vees hõljuvad väikesed organismid (nn. planktonorganismid) on enamasti värvusetud ja läbipaist-

vad — see kaitseb neid mõningal määral kalade eest. Heaks näiteks loodusliku valiku toimel kujunenud kaitsevärvusest on hiired perekonnast *Perognathus* heledal liivasel pinnal ja tumedal laaval (joon. 25).

Kaitsevärvuse kõrval esineb looduses ka hoiatusvärvus, mis signaliseerib mitmesugustest teistest, tugevamalt toimivatest kaitsevahenditest (ebameeldivast maitsest või lõhnast, torkivatest harjastest või mürgist). Hoiatusvärvuse näitena võib tuua kõigile tuntud herilase tema kaugele paistva musta-kollasetriibulise kehaga. Vähem teatakse, et samasugusel põhjusel on lepatriinu erksalt punased kattetiivad varustatud mustade täppidega, mis kõik kokku annab suurepärase, otse karjuva hoiatussildi — see olen mina, ärge puutuge mind! Lepatriinud eritavad nimelt lehkavat mürgist vedelikku, millest linnud saavad, paraku, teada alles pärast esimeste lepatriinude allaneelamist oma elus, kuigi nad ebameeldiva saagi üsna kiiresti välja sülitavad. Erksavärviline rüü võimaldab aga lindudel järgmistel «kohtumistel» juba eemalt ära tunda söödamatu lepatriinu ja säästa viimast allaneelamise ohust.

Kui kaitsetud või halvasti kaitstud liigid matkivad oma värvusega hästi kaitstud liike, räägime mimikrist. Mitmed kahjutud või peaaegu kahjutud maod sarnanevad erksa hoiatusvärvusega mürkmadudega. Mitmed putukaliigid (klaastiib-liblikas, käguvaablane, herilkärbes, sirelane jt.) jäljendavad herilasi, kägu — raudkulli. Mõningaid mimikritaolisi nähtusi tuntakse ka taimedel. Nii meenutavad paljud umbrohud kultuurtaimi, mille sees nad kasvavad (näit. linatuder ja lina).

Sageli kohtame looduses niivõrd täiuslikke ja keerulisi kohastusi, et tahtmatult tekib mõte kellegi mõistusest ja suunavast käest. Niisugusele järeldusele on bioloogia ajaloos jõutud enam kui üks kord, ja seda oma aja tuntumate teadlaste poolt.

Erilise keerukuse ja omamoodi «salapärasusega» paistab silma mitmesuguste loomade käitumine, mis tundub olevat esimesel pilgul ühendamatu meie igapäevase ettekujutusega «loomade arust». Nimetagem kas või lindude ja kalade rändeid, paljude loomade taliuinakut, samuti hoolitsust oma järglaskonna arengu eest. Teame, kuidas hoolitsevad oma poegade eest kassid, kängurud, ahvid või mõned teised kõrgemad loomad. Kuid seda ürgset ema-



Joon. 26. Mimikri.
1 — erakherilane, 2 — kärbsehunt, 3 — klaastiib-liblikas, 4 — käguvaablane, 5 — herilkärbes, 6 — sirelane, 7 — ogakärblane, 8 — herilasetaoline lehevaablane.

armastust võime kohata ka loomariigi üsna madalatel arenguastmetel. Näiteks putukas skarabeus voolib sõnnikust kera (keral on kõige väiksem kuivamispind!) ja muneb sellesse muna, millest arenev vastne leiab oma vanglas esialgu küllaldaselt toitu ja kaitset ning väljub alles kõige sobivamal aastaajal. Mõned käguvaablased munevad liblikate munadesse või elusate lehetäide kehasse, kindlustades teise organismi hukkumise hinnaga oma järglaste esialgse arengu.

Mõnevõrra kainestavalt mõjub äsja nimetatud näidete kõrval paljude kohastuste suhtelisus ja isegi ebaotstarbekus. Oravad, tehes lühiajalisi peatusi pikematel rännakutel, kuivatavad «harjumuslikult» seeni ja peidavad pähkleid paikadesse, kuhu nad enam iial tagasi ei pöördu. Paljud putukad lendavad valguse suunas, sealjuures ka lahtisele leegile või mõnele teisele kuumale valgusallikale, ja hukkuvad sageli massiliselt. Mitmed linnuliigid toidavad käopoegi. Sügisene temperatuuri tõus äratab paljusid taimeliike teistkordsele viljakandmisele. Kaitsevärvus ei kaitse kõigil juhtudel ja hoiatusvärvus ei hirmuta alati. Ka herilased ja kimalased satuvad aeg-ajalt linnunokka.

Kohastatus ei saa kunagi olla absoluutne, ta on seotud vaid teatud tingimustega ja kehtib teatud aja vältel. Liikide ajaloolises arengus tekivad pidevalt uued kohastused, vanad kaotavad aga oma tähtsuse.

Kui tertsiaari ajastu lõpul, veidi üle miljoni aasta tagasi Põhja-Ameerika ühines Panama maakitsuse kaudu Lõuna-Ameerikaga, rändas osa imetajaid põhjast lõunasse ja vastupidi. Põhja-Ameerika liigid osutusid enamikul juhtudel võidukamateks konkurentideks ja mitmed Lõuna-Ameerikale iseloomulikud loomad, nagu lõuniskabjalised ja lihatoidulised kukkurloomad, surid välja. Viimane räägib meile sellest, et paljud liigid ei ole oma elutingimuste suhtes küllalt täiuslikult kohastunud, nii et olelusvõitluses osutuvad sageli võitjateks hoopis uustulnukad.

Mitmesuguste kohastuste kujunemise põhjusi mõistatades on sageli kerkinud (ja kerkib praegugi) küsimus, kas ei ole siin tegemist organismide otsese muutumisega erinevate elutingimuste mõjul. Kas ei põhjusta kõrbetingimused liivakarva kehavärvuse tekkimist või veekeskkond planktonorganismide muutumist läbipaistvaks?

Vastuseks sellele vanale lamarkistlikule küsimusele

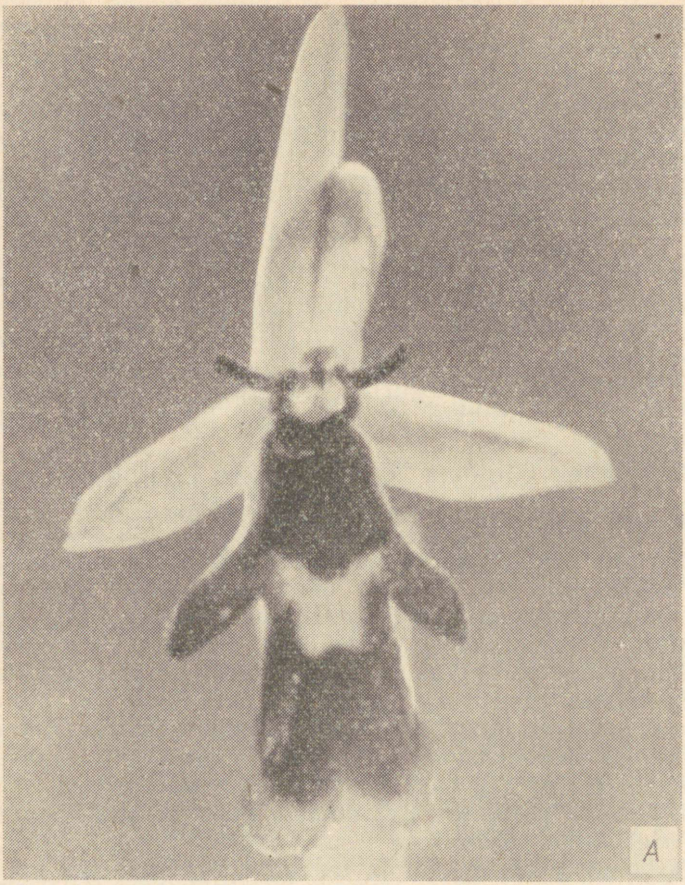
püüame näidata, et individuaalse muutlikkuse põhjuseks ei ole (vähemalt enamikul juhtudel ei tarvitse olla) samad tegurid, mis määravad isendite erineva ellujäämise ja ebavõrdse paljunemise ning järelikult — rühmaviisiliste kasulike evolutsiooniliste muutuste ehk kohastuste väljakujunemise.

Eriti ilmekalt avaldub see juhtudel, kui ühtede isendite säilimise ja teiste hukkumise määravad biootilised tegurid, s. o. teised organismid. Nii hävitavad linnud valikuliselt igasuguseid putukaid, sõltuvalt viimaste kehavärvuse erinevusest vastava tagapõhja suhtes. Rohelise lehestiku taustal hävitatakse rohkem pruunitoonilisi putukaid, pruuni kõdu sees — rohekaid putukaid. Linnud täidavad neil juhtudel valikutegurite osa, kuid nad ei põhjusta mingil juhul putukate individuaalset muutlikkust kehavärvuse osas.

Samuti ei põhjusta mitmesugused putukad-tolmeldajad vastavate taimede individuaalset muutlikkust, küll on nad aga etendanud valikutegurite osa nende taimede õite evolutsioonilises muutumises. Ei ole saladuseks, et putuktolmlejate taimede õied on pidevalt arenenud putukate edukama juurdemeelitamise suunas. See peegeldub eelkõige õite võimalikult erksates värvustes, samuti nende kujus, meenäärmete ehituses ja paigutuses ning teistes tunnustes. «Meeldida tahtmine» on läinud mõnel juhul nii kaugele, et õied (näiteks orhideel *Ophrys*, putukõis) meenutavad tolmeldajate putukate emaseid isendeid (joon. 27). Õisi tolmeldavad ainult isased putukad ja seda perioodil, mil emaste hulk populatsioonides on veel väike. Sarnasuse poolt petetud isased putukad külastavad meeleldi õisi ja teevad õitele laskudes kopulatsioonile iseloomulikke liigutusi. Õielt õiele lennates teostavad nad ühtlasi tolmeldamist. Putuktolmlejad taimed omakorda osutuvad valikuteguriteks putukate suhtes — putukate suised arenevad nektari ja õietolmu parema kasutamise suunas.

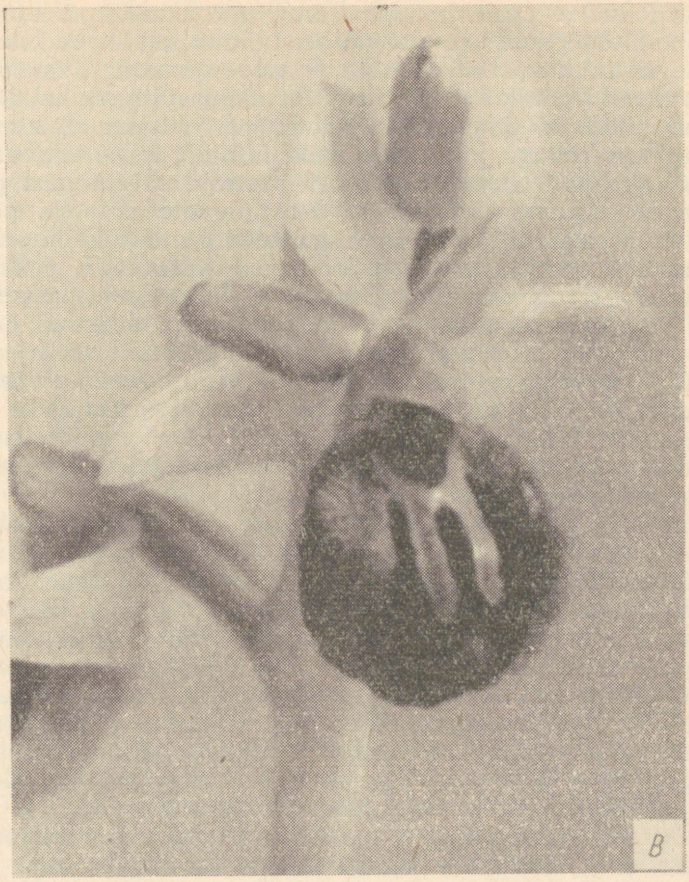
Ka eelnevalt kirjeldatud mimikrinähtused räägivad küllaltki veenvalt otsese kohastumise, s. o. elutingimuste otsese mõju vastu: ühed liigid ei saa esile kutsuda kehavärvuse muutusi teistel liikidel viimastele kasulikus suunas.

Omamoodi tõendiks loodusliku valiku osast mitmesuguste kohastuste väljakujunemisel on ka asjaolu, et vastavad kohastused ilmnevad sageli enne, kui neid tege-



Joon. 27. Orhidee *Ophrys*.
A — kärbesõis, *O. muscifera;*

likult vaja on, s. t. mingil varasemal eluperioodil. Nii võivad vastsekohastused kujuneda juba looteeas, täiskasvanud isenditele vajalikud omadused aga vastsejärgus. Kui solkme munad väljuvad koos haige väljaheidetega, osutuvad nad juba pigmenteerunuks. See on kaitsekohastus valguse vastu, mis kujuneb enne munade otsest kokkupuutumist valgusega. Ussnugiliste munade mitmekihiline



B — ämblikõis, *O. araneifera.*

kest moodustub juba emaslooma suguteedes, kus ta on veel täiesti kasutu, kuid osutub vajalikuks muna sattumisel väliskeskkonda. Kõigil niisugustel juhtudel ei saa rääkida elutingimuste otsesel toimel kujunenud kohastustest, sest muutuste tekkimise periood ei lange ajaliselt või ruumiliselt kokku teguritega, millele vastuseks tekivad vastavad kohastused.

Nii kaitse- kui hoiatusvärvus, nii täiuslikud kui ka vähem täiuslikud evolutsioonilised muutused leiavad tänapäeval seletuse looduslikU valiku abil. Üksteisele järgnenud põlvkondade kestel on olelusvõitluses eelkõige hukkunud ja järglasteta jäänud või teistest väiksema järglaste arvuga piirdunud need isendid, kelle tunnused või talitlused teistest halvemini vastasid paljunemist piiravate tegurite iseloomule. Järeltulevate põlvede peamisteks «sepistajateks» said aga need isendid, kelle omadused ja käitumine (kasulik värvuseimitatsioon, paksem munakest, tugevam juurestik, tihedam karvkate, paremini väljakujunenud haistmis- ja nägemismeel, pidevam hoolitsemine oma järglaste eest, kiirem liikumisvõime jm.) mingisuguselgi määral kindlustasid neile edukama vastupidavuse mitmesugustele ebasoodsatele tingimustele ja ohtudele. Põlvkond põlvkonna järel toimub populatsioonides fenotüübilt suuremal või vähemal määral erinevate isendite ebavõrdne paljunemine.

Niisugune pidev ja «seaduspärane» ebavõrdsus teostub seetõttu, et populatsioonis leidub alati isekeskis erinevaid isendeid, kes osutuvad ebavõrdseteks vastasteks olelusvõitluses. Herilaste erksatriibuline «kuub» ei ole tekkinud selle järkjärgulisel värvumisel mingi keskkonnateguri toimel; kõrbetaimedel ei ole lehed taandarenenud kuivuse otsesel mõjutusel; põhjapoolsete loomade «kasukat» ei ole külmataat vähehaaval tihendanud, nagu see võib näida esimesel tutvumisel nende ja paljude taoliste, sageli väga keerukate ja täiuslike kohastustega. Kõik need kohastused on evolutsioonilised muutused, mis on tekkinud organismide pikemaajalise ebavõrdse paljunemise, s. o. loodusliku valiku toimel. Looduslik valik on orgaanilise evolutsiooni peamine suunav tegur, kohtunik organismide ja keskkonna vahelises mängus. Loodusliku valiku tegurite suunitlusel hakkasid herilaste kunagiste eellaste populatsioonides teistest edukamalt paljunema need isendid, kes individuaalse varieeruvuse tõttu osutusid veidigi erksavärvilisemaks ja pääsesid suurema tõenäolisusega vaenlaste «eksimuste» eest. Kõrbetingimustes suutsid püsima jääda vaid need taimed, millel individuaalse muutlikkuse tõttu olid tekkinud mõnevõrra väiksemad lehed, tugevam juurestik või mõned muud kasulikud kõrvalekalded.

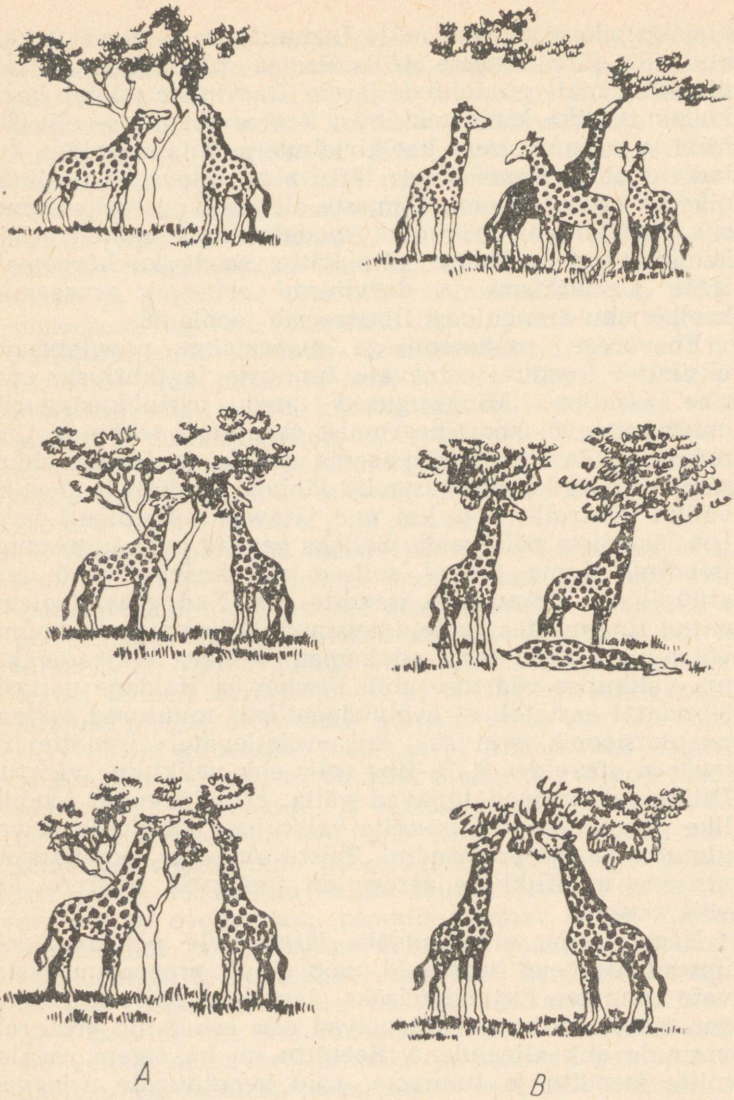
Ei ole ülearune meelde tuletada kuulsat näidet kael-

kirjaku pikast kaelast, mille Lamarck arvas olevat tekkinud selle järkjärgulise sirutamise ja väljavenitamise teel üha kõrgemate puulehtede järele. Darvinism seletab kaelkirjakute pika kaela tekkimist kestva ebavõrdse ellujäämise ja paljunemisega kaelkirjakute populatsioonides, kus individuaalse muutlikkuse tõttu alati esines ka üksikuid pikema kaelaga loomi. Viimaste olemasolu ja eelis ilmnes siis, kui lehtede hävimine madalamatelt okstelt seadis kaelkirjakud vajaduse ette kätte saada ka kõrgemaid lehti. Lamarkismi ja darvinismi erinevat arusaamist kaelkirjaku arenguloost illustreerib joonis 28.

Ebavõrdse paljunemisega määratakse populatsiooni üksikutel isenditel esinevate tunnuste ja talitluste edasine «saatus». Mingisugused uued, pärilikkustegurite muutumise või kombineerumise tagajärjel tekkinud tunnused suudavad populatsioonis säilida ja levida ainult siis, kui neid kandvad isendid läbivad edukalt loodusliku valiku kontrolli, s. o. kui nad jätavad küllaldaselt järglasi järgmisse põlvkonda. Selleks peavad uute tunnustega isenditel olema teatud eelised nn. keskmiste või seni «tüüpiliste» tunnustega isendite ees. Nad peavad olema antud tingimustes vastupidavamad, kohasemalt värvunud või mingil muul moel edukamad. Viimast väljendatakse nn. valikulise väärtuse abil. Fischer ja Haldane näitasid 30-ndatel aastatel, et evolutsioonilised muutused tekivad populatsioonis isegi siis, kui «võistlevatel» isenditel on teistega võrreldes 0,1 %-line eelis ehk valikuline väärtus. Hilisemad andmed lubavad väita, et erinevused looduslike populatsioonide isendite valikulises väärtuses võivad ulatuda 30—50 protsendini. Teiste sõnadega, populatsioonisisene muutlikkuse reserv on tunduvalt suurem, kui võis arvata.

Nagu teada, ei pärandata järgmistele põlvkondadele ühtesid või teisi tunnuseid, vaid ainult programm vastavate tunnuste kujundamiseks. Järglased pärivad teatava genotüübi, milles geenid võivad olla esindatud erinevate vormide ehk alleelidena. Seetõttu on ka õigem rääkida mitte isendite ja tunnuste, vaid genotüüpide erinevast valikulisest väärtusest. Kuigi lubasime piirduda selles osas vaid fenotüüpide ja tunnustega, on kasulik antud lubadust veidi murda ja teha veel kord väike retk geenide maailma.

Sõltuvalt vanemate genotüüpide koostisest ja ristumiste



Joon. 28. Kaelkirjaku kaela pikenemine Lamarcki (A) ja Darwini (B) järgi.

iseloomust kujuneb populatsiooni iga põlvkonna genofondis kindel suhe ükskõik millise geeni alleelide vahel. Nii et tegelikult toimub loodusliku valiku käigus geenialleelide ebavõrdne taastumine, nagu me seda märkisime ka peatüki alguses.

Selgituseks toome jälle ühe hüpoteetilise näite. Oletame, et mingi populatsiooni antud põlvkonnas n esinevad võrdse sagedusega alleelid A ja a. Kui kummalgi alleelidest ei ole teise ees märgatavat eelist ehk valikulist väärtust (ega esine ka juhuslikke kõrvalekaldeid paljunemisel, millest tuleb juttu tagapool), säilib vahekord 1:1 ka järgmises (n+1) põlvkonnas. Kui populatsioonis on näiteks 500 diploidset isendit, tähendab see, et ka järgmise põlvkonna genofondis on 500 A-alleeli ja 500 a-alleeli. Kui aga oletada võimalust, et alleelil A on üheprotsendiline valikuline väärtus alleeli a ees, saame n+1 põlvkonnas suhte 505A:495a. Aleeli A eelistava valikuteguri säilimine ka järgmistes põlvkondades aina suurendab ebavõrdsust nimetatud alleelide vahekorras ja võib lõpuks viia alleeli a täieliku kadumiseni populatsioonist. Me ütleme siis, et alleeli a suhtes leiab aset geneetiline surm ja ta võib populatsiooni uuesti sattuda ainult sisserändamise teel mingist naaberpopulatsioonist või uue mutatsiooni tagajärjel.

Muutused geenialleelide sagedustes kaasnevad muutustega loodusliku valiku tegurite suundades. Üksikutel isenditel tekkinud pärilikest muutustest kujunevad aja jooksul, loodusliku valiku toimel populatsioonile, liigile või organismide teistele rühmitustele omased evolutsioonilised muutused, mis enamasti kujutavad endast kohastumisi. Geenide seisukohalt tähendab see vastavate (mutantsete) geenide või geenikombinatsioonide paljunemist ja levikut üksikutelt isenditelt tervetele populatsioonidele, liikidele või veelgi ulatuslikumatele rühmitustele. Looduslik valik «töötab» sobivate geenide levitamise kaudu.

Mingisuguste uute geenide või geenikombinatsioonide levik võib anda alguse uuele, antud tingimustega enam kohastunud omadustega populatsioonile ja edasi — uuele alamliigile või liigile.

Pärast loodusliku valiku kui liikide tekkimise peamise teguri avastamist Darwini poolt kaldusid paljud 19. sajandi lõpupoole darvinistid mõistma loodusliku valiku

toimet mõnevõrra ühekülgselt ning kirjutasid iga väiksemagi tunnuse ja käitumise omapära loodusliku valiku otsesele arvele. Sellega tehti nii mõnigi karuteene darvinismile ja ergutati tahtmatult vastandliku suuna — loodusliku valiku eitajate mõttelendu.

Kõikides populatsioonides osutuvad üldiselt eelistatuks need genotüübid, mis kujundavad kohalikele tingimustele hästi sobivaid fenotüüpe. Sellest ei või aga järeldada, et fenotüübi iga üksikosa on maksimaalselt kohastunud. Kui lepatriinu ühel alamliigil on kattetiibadel rohkem täppe kui teisel alamliigil, ei tähenda see veel, et lisatäpid annavad vastavatele putukatele eeliseid ellujäämisel ja paljunemisel. Vaevalt on põhjust kirjutada loodusliku valiku otsese toime arvele ka kõiki värvivarjundeid tuvide, papagoide või teiste linnuliikide sulestikus.

Tänapäeval on selgunud, et loodusliku valiku toime mitmesuguste erinevuste kujundamisel populatsioonide, liikide ja organismide teiste rühmituste vahel on olnud sageli pigem kaudne kui otsene. Paljud omadused ja tunnused ei ole tekkinud seetõttu, et nad on otseselt kasulikud või vajalikud neid kandvatele isenditele ning et looduslik valik soodustab nende levikut, vaid seetõttu, et nad on mitmesuguses seoses mõnede teiste, organismidele kasulike ja valiku poolt eelistatavate omadustega. Niisuguseid k o r r e l a t s i o o n e märkas ja kirjeldas juba Darwin. Tänapäeva geneetika seletab korrelatiivset muutlikkust geenide pleiotroopse toimega (üks geen kontrollib enam kui ühe tunnuse kujunemist).

Kui muutuse tõttu keskkonnas (näiteks põhjavee taseme langemisel) omandavad teatava taimeliigi mingis rassis valikulise väärtuse pikad juured, kinnistuvad seal mutatsioonid, mis tingivad juurerakkude pikenemist. Mõned nendest mutatsioonidest mõjustavad peaaegu kindlasti ka rakkude pikenemist lehtedes ja õites ning tekitavad sellega rassidevahelisi erinevusi ka viimati märgitud organites, kuigi need muutused iseendast ei ole vajalikud kohastumiseks olemasolevate tingimustega.

Võib arvata, et sellisel korrelatiivsel viisil on tekkinud paljud suuremad või väiksemad erinevused eri taimeliikide ja -perekondade vahel. Seejuures võib nimetada mitmeid sarnaseid korrelatiivseid muutusi, mis on paralleelselt tekkinud üksteisest küllaltki kaugetes taimerühmades: seos seemnete levitamise efektiivsuse ja vegeta-

tiivse kasvu intensiivsuse vahel, korrelatsioon seemnete suurenemise ja seemnete arvu vähenemise vahel.

Meie iseloomustus looduslikust valikust jääks puudulikuks, kui me lisaks looduse vaatlustest saadud näidetele ei kirjeldaks ka mõningaid katseid, mis tõendavad loodusliku valiku olemasolu ja tähtsust. Hoolikalt läbiviidud eksperiment on ja jääb kõige veenvamaks tõendiks mistahes loodusnähtuse selgitamisel. Paraku tuleb aga tunnistada, et vajalik ajaline kestus ja isendite hulk piiravad loodusliku valiku toimet demonstreerivate katsete korraldamise võimalusi enamikul organismidel. Seetõttu ei ole vastavate katsete arv kuigi suur.

Üks teadaolevaid katseid loodusliku valiku toimest risttolmlejatele taimedele on tehtud Kesk-Euroopast pärinevate valge ristiku sortidega, mida sissetooduna hakati kasvatama Lõuna-Rootsi karmimas kliimas. Vähem vastupidavate isendite valikulise kõrvaldamise teel kohastus ristik nimetatud tingimustega paari aasta jooksul. Kohastumisest andis eelkõige tunnistust vegetatiivse massi suurenemine. Viimane toimus aga ainult kahel sordil, mis olid eksperimendi alguses tugevalt heterosügootsed. Tugevamini selekteeritud, suhteliselt homosügootsemad sordid ei suutnud enam kohastuvalt reageerida kliimamuutustele — nendes ei olnud küllaldaselt varjatud muutusi «igaks juhuks». Otsese kohastumise korral ei oleks need erinevused sortide pärilikkuse materjali iseloomus pidanud mõjutama katsete tulemusi.

Inglise teadlase Waddingtoni katsed puuviljakärbestega demonstreerivad loodusliku valiku toimet laboratooriumitingimustes. Puuviljakärbse vastseid kasvatati paljude põlvkondade kestel tugeva keedusoolakontsentratsiooniga söötmel, mis võimaldas ainult 20—30 protsendil munadest areneda täiskasvanud isenditeni. Kahekümne esimese põlvkonna järel mõõdeti vastsete pärakunäsasid, mis reguleerivad kehavedelike osmootset rõhku. Ilmnes, et kõrge soolasisaldusega oli kaasnenud pärakunäsade suurenemine, ning ühtlasi oli mõnevõrra suurenenud ellujäävate isendite arv. Suurenenud pärakunäsad säilisid ka vastavate isendite üleviimisel normaalsöötmele. Võiks arvata, et suurema soolakontsentratsiooni otsesel toimel «omandati» uus tunnus ning anti edasi järglastele. Tegelikult toimus aga paarikümne põlvkonna jooksul pidevalt valik, mis soodustas suurema kohanemisvõimega (suuremate

näsade moodustamise võimega) isendite paljunemist ja levikut populatsioonis.

Kõrgematest organismidest märksa sobivamateks katseobjektideks on osutunud mõned seened ja bakterid. Suhteliselt kerge on näidata, et leivahallituse vastupidavus sulfoonamiid-tüüpi ravimitele tõuseb seenekultuuride kasvatamisel droogi sisaldaval söötmel. Kõrgemate organismidega võrreldes tunduvalt kiiremini vahelduvate põlvkondade jooksul säilivad ja paljunevad ravimi suhtes vastupidavad mutantsed isendid. Mõni mutantidest võib veelgi edasi muteeruda ja moodustada lõpuks tüve, mille optimaalne kasv kulgeb ainult ravimit sisaldaval söötmel. Ja niisugune äärmuslik kohastumine leiab põlvkondade kiire vaheldumise tõttu aset kõigest paari päeva jooksul.

Nii loodusest valitud näidete kui ka mõningate laboratoorsete katsete varal püüdsime näidata, et populatsioonides, rassides ja liikides toimuvate evolutsiooniliste muutuste peamiseks suunajaks on looduslik valik. Looduslik valik on selleks kohtunikuks, kes isendite ebavõrdse ellujäämise ja paljunemise kaudu juhib organismide ja keskkonna vahelise «mängu» võimalikke suundi läbi aastatuhandete. Organisme võib seejuures võrrelda suuremate või väiksemate «petturitega», kes ikka ja jälle püüavad rikkuda «mängureegleid» ja pidevalt panevad mängu «võltstäringuid» ja «valekaarte» oma muteerunud geenide näol. Looduslikku valikut ei ole aga lihtne «petta», rangelt heidab ta kõrvale enamiku võltsitud täringutest.

Looduslik valik — suur kombinaator

«Võltstäringute» kõrvaldamisel näitab looduslik valik ennast range ja sirgjoonelise kohtunikuna. Kui aga looduse riik oleks kogu oma mõne miljardi aastase olemasolu kestel allunud ainult sellisele paindumatule «tsentraliseeritud juhtimisele», osutuks ta meie päevil tunduvalt vaesemaks ja üksluisemaks, kui me teda näeme. Geneetikute keeles tähendaks see populatsioonide päriliku varieeruvuse pidevat ahendamist momendil ebasobivate geenide ja geenikombinatsioonide «väljasõelumise» teel.

Osa evolutsioniste (nende seas Weismann, de Vries ja Morgan) ongi pidanud ebasobivate geenide kõrvaldamist

loodusliku valiku peamiseks teeneks. Looduslikku valikut on võrreldud suure sõelaga, mis kõrvaldab genofondist kahjulikud mutantsed alleelid (ja enamik mutatsioone ongi kahjulikud!), eraldab antud tingimustele sobivamad isendid ja populatsioonid vähemsobivamatest ega loo seejuures midagi uut. Kahetsusväärne opritšniku osa!

Kaasaegne darvinism ei jaga sellist seisukohta. Kui kasulikuks ei osutu ka teatud momentidel vabanemine kahjulikest geenidest, ei kaalu see üles nendesamade geenide vajalikkust momendil, kui elutingimustes midagi muutub. Järgnevalt püüamegi näidata, et looduslik valik ei ole üksnes «kiretu suunanäitaja» ja «mehaaniline sorteerija», vaid ka suur kombinaator ja andekas konstruktor, kes vajaduse korral kasutab oskuslikult ära petturist mängupartneri «võltstäringuid» ning kujundab nendest väga keerukaid ja täiuslikke täringute kombinatsioone, mõtleb välja järjest uusi käike, millisteni organismid ei suudaks iseendast jõuda ka kõige suuremate kõrvalehüpetega.

Loodusliku valiku loova osa mõistmiseks tuletame kõigepealt meelde, et enamik organisme saab alguse mitte ühest, vaid kahest vanemast. Pärilikult erinevate sugurakkude liitumine viljastamisel annab loodusliku valiku kätesse tohutud võimalused üha uute ja uute geenikombinatsioonide loomiseks. Kõik kombinatsioonid ei osutu kaugeltki õnnestunuiks, paljud jäävad isegi olemasolevatest kehvemateks. Kuid looduseski kehtib inimesele tuntud tõsiasi, et kes uue proovimisega ei riski, see midagi senisest paremat ei saavuta. Loodusel on aega proovida ja riskida, õigemini: kui palju ei esineks proovimisel ka «tühikäike», neile kulutatud aeg tehakse tasa väärtuslike kombinatsioonide tekkimisega, millisteni jõudmiseks ainuüksi mutatsioonide kaudu kuluks palju kordi rohkem aega.

Mitmesuguste geenikombinatsioonide näol luuakse muuseas ka mutantsetele geenidele erinevad «geenilised keskkonnad». Milline tähtsus on aga mutantsete geenide avaldumise seisukohalt naabergeenidel, sellest on meil eespool küllalt juttu olnud (vaata mutatsioonide kahjulikkust neutraliseerivaid tegureid). Mutantne geen, mis osutub kahjulikuks ühes geenide kombinatsioonis, võib kahjutult säilida või isegi kasulikuks osutuda mõnes teises kombinatsioonis. Loodusliku valiku põhiliseks osaks ongi olnud sobivate geenikombinatsioonide kujundamine. Selles aval-

dub loodusliku valiku korrigeeriv ja loov iseloom. Mittejuhuslikult ebavõrdse paljunemise kaudu viib looduslik valik mitte üksnes ühtede geenide asendamisele teistega, vaid uute, terviklike geenikombinatsioonide kujunemisele, mis avalduvad vastavatel isenditel senisest sobivamate ja täiuslikumate tunnustena.

Uute geenikombinatsioonide loomisega muudab looduslik valik korrapäraselt populatsioonide geneetilist koostist ja petturist mänguril jääb üle vaid imestada, mida kõike ei või saada võltstäringutest, kui need satuvad konstruktori kätesse. Tänu loodusliku valiku loovale iseloomule on tunduvalt kiirenenud Maa elusa looduse evolutsioon. Juhuslike mutantide «sorteerimisega» piirdudes ei oleks 2—3 miljardi aasta jooksul suutnud välja kujuneda kõik need äärmiselt mitmekesised organismide liigid, kes praegu meie planeeti asustavad või kes kunagi on seda asustanud. Selle mõtte selgitamiseks esitame G. Simpsoni poolt kirja pandud analoogia.

Kujutleme, et meil on suur kogum tähestiku kõiki tähti. Tähistagu tähed üksikuid geene. Ülesandeks on tõmmata sellest kogumist korraga kolm tähte s, a, i, mis moodustaksid sõna «sai» (s. o. mingisuguse kohastatud genotüübi). Küllalt suure tähtede kogumi puhul kuluks tõenäoliselt päevi, nädalaid ja võib-olla aastaidki, enne kui õnnestuks kolme tähte korraga võttes samaaegselt välja tõmmata kombinatsioon «sai». Kui aga igast väljatõmmatud valest kombinatsioonist võiks vajalikud tähed kogumisse tagasi panna ning mittevajalikud kõrvaldada, suureneks iga järgmise korraga võimalus õigete tähtede väljatõmbamiseks. Teatud aja järel jäävad kogumisse ainult tähed s, a, i. Ühesande lahendamine kiireneb veelgi tunduvamalt, kui võib paari jätta ja kogumisse tagasi panna kaht soovitavatest tähtedest, kui need koos ühe ebasoovitava tähega välja tulevad. Lühikese ajaga on kogumis hulk kombinatsioone «sa», «si», «ai», samuti üksikuid puuduvaid tähti s, a, i. Õigete kombinatsioonide väljatõmbamine muutub peagi üsna tõenäoliseks.

Pärilikkustegurite kokkusobitamise ja kombineerimisega parandab looduslik valik hoolika korrektorina pidevalt üsna «pimedate», kuid «kavalate» organismide poolt tehtud vigu. Hulga võltstäringuid peidab ta petturisse endasse ja võtab neid sealt, kui on vaja luua midagi uut ja seniolematut. Varjatud pärilik muutlikkus paljude

heterosügootsete isendite näol kujutabki populatsiooni seisukohalt neid «peidetud võltstäringuid», mis tingimuste ootamatu muutumise korral võivad osutuda vägagi vajalikeks ja anda neid kandvatele isenditele uutes tingimustes kasulikku informatsiooni. Ühe niisuguse juhuga puutusime kokku valge ristiku sortide puhul, mida hakati kasvatama senisest tunduvalt karmimates tingimustes.

Loodusliku valiku konstruktoritööst annavad tunnistust need paljud keerukad kohastused, mis on välja kujunenud mitmete tunnuste kombineeritud muutumise teel. Vastupidavus kuivusele tähendab näiteks selliste erinevate omaduste kujunemist nagu tugevam juurestik, lehtede ja varte vähenenud auramispind, muutused õhulõhede arvus, suuruses ja jaotuvuses, protoplasma keemilised iseärasused, mis võimaldavad paremini vastu panna kuivusele. Samasugusel keerulisel viisil arenevad välja külmakindlus, viljakus, seemnete levimisviis ja paljud teised üldiselt tuntud kohastused. On vähe tõenäoline, et sellised tunnuste kogumid tekiksid «ühekordsete täringuvisete» — mutatsioonide — tagajärjel, kui suurte mutatsioonidega meil ka tegemist poleks. Erinevate tunnuste kombineerimine on üks põhilisi viise loodusliku valiku töös.

Kõigele vaatamata leidub kahtlejaid loodusliku valiku loovas osas. Ühe vastuväitena nimetatakse sageli asjaolu, et looduslik valik ei paista olevat küllalt mõjukas. Väidetakse, et kohastused ei ole küllalt täiuslikud. Näiteks küsitakse, miks ei kujune vastavatel loomaliikidel loodusliku valiku mõjul senisest suuremat jooksukiirust — see aitaks neil ju edukamalt pääseda vaenlaste küüsist; miks ei moodustu veelgi rohkem järglasi jne. Niisuguste küsimuste puhul unustatakse, et organismidele ei toimi mingi üks, vaid terve hulk loodusliku valiku tegureid, kusjuures need tegurid mõjuvad sageli üksteisele risti vastu. Organismide üldine edukus ei saa niisugusel juhul sõltuda mõnest üksikust omadusest, vaid oleneb paljude omaduste kombinatsioonist. Fenotüübid kujutavad endast kompromissi kõigi neile samaaegselt mõjuvate valikutegurite toime suhtes.

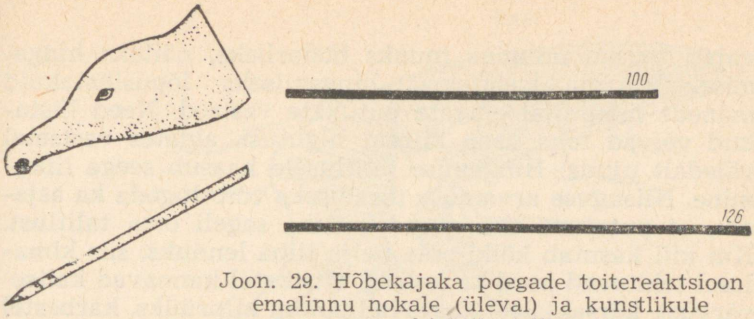
Nii võib üks ja sama tunnus omandada samades keskkonnatingimustes positiivse või negatiivse valikulise väärtuse, sõltuvalt teistest tunnustest, millistega ta koos esineb. Näiteks võib raudrohu alpi ökotüübi vegetatiivsete

osade suurele külmatundlikkusele vaadata kui kasulikule kohastusele, mistõttu taimede maapealsed osad sügisel küllalt varakult surevad ja nii pääsevad tugevamatest külmakahjustustest. Niisuguste aeglaselt kasvavate taimede nagu *Eriogonum* ja *Pentstemon* alpi rassidel aga, mis elavad talve üle roseti kujul, osutub kasulikuks lehtede külmakindlus.

Munade arv lindude pesas on selline, mis kindlustab maksimaalse järglaste arvu. Kui mune oleks rohkem, ei suudaks vanemad poegi küllaldaselt toita ja kokkuvõttes tekiks vähem elujõulisi järglasi. Näljane hõbekajaka poeg ajab oma noka toidu saamiseks laiali, kui ta näeb emalinnu kollast nokka punase laiguga tipul. Katsetest ilmneb, et kui noka asemel näidata mingit pikemat ja peenemat, kontrastsemalt värvitud objekti, kutsub see linnupoegadel esile tavalisest tugevama reaktsiooni (joon. 29). Kuid nokk, kuigi ta on stiimuliks maksimaalsele toitereaktsioonile, ei ole selles suunas enam edasi arenenud, sest siis ta vähendaks märgatavalt hõbekajaka kui röövlinnu toitumisvõimalusi. Kaks erinevat valikutegurit põrkavad kokku ja kujundavad kompromisliku fenotüübi.

Küllalt selgelt ilmneb erinevate valikutegurite kokkupõrkamine ka peremeesorganismi ja parasiidi vahekordades, näiteks taimede ja pahku tekitavate putukate suhetes. Ühelt poolt tegutseb valik vastavate putukate populatsioonis, soodustades neid isendeid, kes indutseerivad küllaldast kaitset pakkuvaid pahku oma vastsetele. Viimasest oleneb nende putukate elu või surm ja loodusliku valiku surve on seetõttu tugev. Vastupidiselt toimiva loodusliku valiku surve taimedele on tunduvalt nõrgem, sest mõningate pahkade olemasolu ei häiri kuigi tugevalt nende elutegevust. «Kompromiss» kaldub seega putukate kasuks. Kui parasiidid liiga edukalt paljunevad, toob see kaasa peremeesorganismi ja järelikult ka parasiitide endi hukkumise. Seetõttu on evolutsioonis välja kujunenud vastavad mehhanismid parasiitide paljunemise piiramiseks (näit. peremeeste vaheldumine parasiidi elutsükli jooksul). Juhul kui parasiidid kutsuvad esile oma toitja peatse surma, on ilmselt tegemist noore parasitismiga, kus valik ei ole veel jõudnud välja kujundada sobivat tasakaalu peremehe ja parasiidi suhetes.

Ühe vastuväitena loodusliku valiku loovale iseloomule nimetatakse ka asjaolu, et mitmed keerulised organid ja



Joon. 29. Hõbekajaka poegade toitereaktsioon emalinnu nokale (üleval) ja kunstlikule objektile (all).

talitlused on oma evolutsioonilise arengu algstaadiumidel nii väikese valikulise väärtusega (ei anna neid kandvatele isenditele vajalikke eeliseid), et looduslik valik ei saa neid soodustada, enne kui nad saavutavad juba teatud arengutaseme. Niisuguste tunnuste areng näib toimuvat esialgu nagu ilma loodusliku valiku mõjuta. Näiteks võib tuua kalade elektrielundeid, mis on välja arenenud lihastest ning mis ei saanud sisaldada esialgu sellisel hulgal laengut, et neid oleks võinud kasutada kaitse- või kallaletungivahenditena. Kaasaegne darvinism seletab selliste organite arenemist funktsiooni de vahetumisega. Nendel organitel oli algselt teistsugune ülesanne. Kalade elektrielundid tegutsesid tõenäoliselt radarina informatsiooni saamiseks vees olevaist objektidest. Olles radarina evolutsioneerumise tagajärjel saavutanud küllaldase laenguhulga, võisid nad muutuda loodusliku valiku objektiks juba kaitse- ja kallaletungivahendina.

Tulika kroonlehed on nii kooldunud, et nad peegeldavad päikesekiiri ja koondavad neid õie keskel asuvale sigimikule, mistõttu seal tekib veidi kõrgem temperatuur, nagu näitavad täpsemad uurimused. See on uus talitlus, mille edasisel täiustumisel võib õiekroon edaspidi täita täielikult soojendusaparaadi ülesannet. Siis oleks kahtlemata põhjust imestada: kuidas võis küll tekkida niisugune kummaline seadeldis.

Kuid samuti võib praegu küsida, kuidas on välja arenenud putukate tiivad. Nad ei saanud tekkida järsku eimillestki, vaid pidid algul olema mingiteks kasututeks lisanditeks. Paleontoloogia ei anna meile sellele küsimusele vastust, sest juba kivisöeajastu iidsetel putukatel olid lennuks täiesti sobivad tiivad. Võib aga arvata, et tiibu

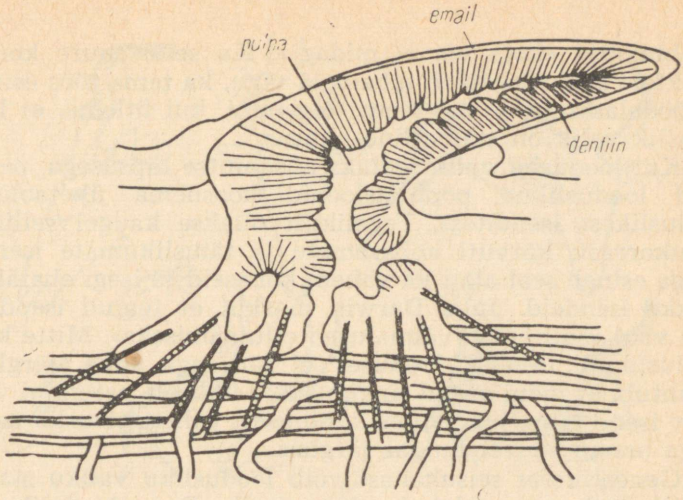
vajati varem mingiks muuks otstarbeks, näiteks hingamiseks, nagu kasutavad hingamiseks lõpusliistakuid mõnede meie ajal elavate putukate vastsed. Need liistakud võivad teha üsna kiireid liigutusi, aidates vastsetel väledalt ujuda. Hingamise talitlusele kaasub seega liikumine. Niisuguse arvamuse tõestuseks võib lugeda ka asjaolu, et putukate tiib muudab üsna sageli oma talitlust. Kui kiil kasutab kõiki oma nelja tiiba lennuks, siis kimalasel tekitavad need ka helisid, ritsikatel kannavad kaitsevärvust, kärsaklastel kasvavad kokku kilprüüks, kärbestel muunduvad sumistiteks.

Juba Goethele oli selge, et õie kroonlehti tuleb käsitada kui teisenenud lehti, mis on kaotanud võime klorofülli moodustamiseks ja orgaanilise aine sünteesimiseks, omandanud aga võime tekitada teisi pigmente ning meelitada nende abil ligi putukaid tolmeldamiseks. Niisuguse muundumise algust võib näha hariliku härgheina kõrglehtedel, mis on omandanud violetse värvuse — kontrastiks oranžkollastele kroonlehtedele. Enne putukate ligimeelitamist kaitsesid kroonlehed tõenäoliselt lihtsalt õie õrnu seesmisi osi ümbritseva keskkonna muutlike tingimuste eest.

Putukate juurdemeelitamise ülesannet täidavad ka lepiklille kollaseks värvunud kõrglehed, mis eemalt vaadates jätavad petlikult kroonlehtede mulje. Kroonlehed ja õietupp on sellel taimel niivõrd tagasihoidlikud, et ei suuda ühtegi putukat ligi meelitada.

Õistaimede lehed on üldiselt kohastunud fotosünteesi teostamiseks. Üksikutel juhtudel täidavad nad aga sootuks erisuguseid ülesandeid: on veevarude kogunemispaigaks paljudel kõrbetaimedel, vegetatiivse paljunemise vahenditeks (brüofüllum jt.), köitraagudeks kaunviljalistel või putukate püüdmiseks sellistel putuktoidulistel taimedel nagu huulhein jt.

Seega on alust arvata, et talitluse muutumine või vahetumine on olnud oluliseks põhjuseks uute struktuuride tekkimisel, õigemini — struktuuride ümberkujunemisel. Kui võrrelda linde ja imetajaid nende eelkäijate — roomajatega, paneb imestama, kui vähe on tekkinud täiesti uusi struktuure. Enamik on vanade struktuuride muuted. Kõigil neil juhtudel arenes organ esmase talitluse valiku toimel, kuni muutus küllalt suureks, et omandada teisest lisatalitlust. Edasi sai valiku objektiks uus talitlus, mis kujundas ümber ka vastava organi ehituse. Haide keha



Joon. 30. Plakoidsoomus.

katavad dentiinist emailkattega soomused, nn. plakoidsoomused. Lõugadel on soomused suuremad ja meenutavad hambaid. Sarnasus hammastega on nii suur, et plakoidsoomuseid nimetatakse sageli nahahammasteks. Ühtlasi arvatakse, et hambad on ajalooliselt arenenud plakoidsoomustest. Lülijalgsete jäsemed on muutunud suisteks või kopulatsiooniorganiteks.

Arvatakse, et talitluste muutumine võib toimuda kahel viisil: organil võib algselt olla kaks või enam ülesannet või kaks erinevat organit võivad täita sama ülesannet. Kahepaiksete eellasteks olnud kaladel olid näiteks kahesugused hingamiselundid — lõpused ja algelised kopsud. Algselt täitsid kopsud ujupõie ülesannet ning muutusid alles hiljem põhiliseks hingamiselundiks. Kuivakindlatel taimedel (kaktustel, agaavidel, aaloedel) on varre- või lehekude omandanud veemahuti ülesande.

Oleme seni igati püüdnud rõhutada loodusliku valiku juhtivat ja loovat osa, näidates, et suur demiurg märkab väiksemaidki kõrvalekaldeid ning kasutab neid oskuslikult üha täiuslikumate kohastuste kujundamiseks. Järgnevalt tahame aga lugeja tähelepanu juhtida asjaolule, et looduslikust valikust ei tohi kogu tema tähtsusele vaatamata teha mingit «absoluutset jõudu», mis tegutseb

põhimõttel «kõik või ei midagi». Ka selle suure konstruktori pilkudest jääb tabamata vigu, ka tema töös esineb möödalaskmisi ja me teeme õigemini, kui ütleme, et looduslik valik on statistiline nähtus.

Kui looduslik valik töötaks absoluutse täpsusega, peaksid looduslikud populatsioonid koosnema ühetaoliselt täiuslikest isenditest. Tegelikult ollakse kaugel sellisest olukorrast: kõrvuti kohasemate ja täiuslikumate isenditega esineb seal alati ka vähem kohaseid ja isegi ebatäiuslikke isendeid. Juba Darwin märkis, et teatud isenditel on vaid «suuremad võimalused ellujäämiseks». Mitte kõik täiuslikud isendid looduses ei säili ega anna järglasi. Juhtub, et mõni antud tingimustele üldiselt paremini vastav isend ei paljune, mõni suhteliselt vähem täiuslik isend aga annab suurel hulgal järglasi.

Geneetilisest seisukohast võib loodusliku valiku statistilist iseloomu seletada järgmiselt. Enamik valikulise väärtusega tunnustest programmeeritakse paljude geenide poolt — polügeenselt. Üksikute geenide positiivne või negatiivne toime sõltub nii välisest kui geneetilisest keskkonnast. Viimane teeb võimalikuks varieerumise populatsiooni üksikute isendite vastavate polügeenide «blokkides». Ühtedes isendites saavutavad väikese ülekaalu positiivsed alleelid, teistes — negatiivsed. See aga tähendab, et esimeste võimalused ellujäämiseks ja järglaste andmiseks osutuvad mõnel määral suuremaiks kui teistel. Antud tingimustes kohasemate tunnustega isendid säilivad ja paljunevad suurema tõenäolisusega — selles seisneb loodusliku valiku statistiline iseloom.

Et looduslikul valikul puudub absoluutne ühetähenduslikkus, sellest räägib ka erinevate kohastuste tekkimise võimalus sarnastes tingimustes. Keskkond ei määra väga täpselt organismidele antud tingimustes vajalike tunnuste tüüpi. Näiteks antiloobiliikide sarved Aafrikas võivad olla väga erinevad (joon. 31), kuid nad kõik täidavad rahuldavalt oma ülesandeid (on turniirirelvadeks liigisiseses konkurentsis ja mõnel juhul ka kaitsevahendiks röövloomade vastu). Kaitseks vaenlaste vastu aitavad mitmesuguseid loomaliike võrdselt hästi kiire jooks, kaitsekilp, kaitsevärvus, eemaletõukav maitse või lõhn, samuti rändamine vaenlastest vabale alale.

Elutingimustes võivad vahel toimuda ühekordsed ootamatud kõikumised, mis põhjustavad muidu küllalt hästi



Joon. 31. Aafrika antiloopide sarved.

kohastunud organismide hukkumise. Erakordselt külma talve järel sureb nälga suur hulk isendeid, kes normaalsetes tingimustes oleksid ellu jäänud. Ka see näitab, et looduslik valik ei ole mingi rangelt kindlasuunaline ja absoluutselt ühetaolise toimega nähtus. Keskkonnatingi-

muste juhuslik kõikumine võib mõnel juhul tunduvalt vähendada üldiselt teatud suunas toimiva valiku efektiivsust. Nii oli 1946/47. aastal Kesk-Euroopas erakordselt külm talv. Berliini ümbruses külmus maa 111 päevaks, mille tagajärjel suri nälga enamik mutte. Säilisid vaid mõningad väiksemate mõõtmetega, s. t. väiksema toiduvajadusega isendid. Selle tagajärjel kahanes populatsioonides loomade suurus järsult.

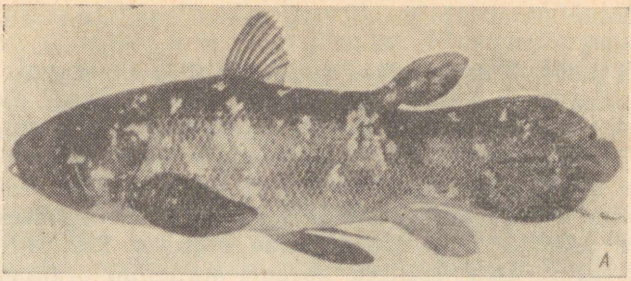
Loodusliku valiku vormid

Püüdes tagantjärele mõistatada loodusliku valiku tööviise ja -vorme (enamikul juhtudel tuleb meil sellega piirdudagi!), võib tunduda, et suur konstruktor ei ole oma tegevuses alati õiglane ja järjekindel: kord heidab ta kõrvale kõik uued täringud, kord peidab neid mitteaimavasse mängurisse, kord lubab ilma igasuguste kitsendusteta mängu panna võltstäringuid ja isegi kiidab selle teo heaks, soodustades avalikult üha uute võltstäringute tootmist. Lähemal uurimisel selgub peagi sellise «ebajärjekindluse» sügavam «mõte».

Korduvalt on olnud juttu sellest, et kõikides populatsioonides paljunevad esmajärjekorras sobivamate tunnustega isendid. Millised isendid osutuvad aga «sobivamaiks», sõltub omakorda nendest keskkonnatingimustest, mis omandavad valikutegurite tähenduse, s. t. otseselt või kaudselt reguleerivad ellujäämist ja paljunemist.

Kui populatsioonid viibivad pikemat aega ühetaolistes, vähemuutuvais tingimustes, säilitavad nad väliselt muutumatu, «normaalse» vormi antud tingimustega kõige paremini sobivamate fenotüüpide kujul. Seda põhjustab asjaolu, et oma keskkonnaga hästi kohastunud organismide populatsioonis tekitavad mutatsioonid normaalsetest halvemini kohanevaid fenotüüpe, mistõttu valik kõrvaldab kõik fenotüübis avalduvad mutandid ning lubab säilida vaid varjatud mutatsioonidel. Niisugustes tingimustes soodustab ja kinnistab looduslik valik keskmist,

Joon. 32. «Elusad fossiilid».
A — latimeeria; B — opossumid.


A


B

normaalset fenotüüpi ja me räägime, et leiab aset stabiliseeriv valik.

Eriti ilmekalt demonstreerivad stabiliseeriva valiku toimet pikka aega muutumatutena püsinud vormid, nende seas sellised hästi tuntud «elusad kivistised» nagu hõlmikpuu ja latimeeria. Niisuguse valiku produktiks võib lugeda ka virgiinia opossumit, kes silmatorkavalt sarnaneb oma kriidiaegse eellasega (joon. 32). Praegusaegsed austrid näevad välja nagu nende eellased 200 miljonit aastat tagasi. Isegi sellised kõrgelt arenenud organismid nagu sipelgad ei ole viimase 50 miljoni aasta jooksul oluliselt muutunud.

Stabiliseeriva valiku näiteks võib tuua ka inglise teadlase Bumpus'e katse 1898. aastast. Talvel, pärast tugevat lumetormi ja sadu korjas teadlane tänavalt üles 136 külmunud varblast ja tõi oma laboratooriumi Browni ülikoolis. Nendest 72 jäi ellu ja 64 suri. Bumpus mõõtis kõikidel lindudel keha pikkuse, tiibade ulatuse, pea, kaela ja mitmesuguste luude pikkuse, määras kehakaalu. Mõõtmised näitasid, et ellujäänud lindude mõõtmed olid keskmistele näitajatele lähedasemad kui surnud lindude omad. Suremus osutus suuremaks mitmesuguste kõrvalekalletega isendite osas.

Stabiliseeriva valiku olemust ja avaldusi on põhjalikumalt uurinud Schmalhausen. Ta on näidanud, et stabiliseeriv valik viib ainult väliselt «konservatiivsete» populatsioonide kujunemisele. Välise muutumatuse katte all säilivad ja kogunevad niisugustes populatsioonides tegelikult just geonotüüpidelt varieeruvad organismid. Sobivate geenikombinatsioonide valiku teel muudetakse algselt kahjulikud mutatsioonid kahjutuks. Keskmise fenotüübiga isendid osutuvad enamasti heterosügootideks, mis sõltuvad vähem keskkonna juhuslikest kõrvalekalletest. Kõige selle tulemusena kujunevad maksimaalselt plastilised populatsioonid.

Stabiliseeriva toime puhul näitab looduslik valik end eelkõige «korrektorina».

Kui olemasoleva keskkonna valikutegurites leiab aset mingi kindlasuunaline muutus või kui organismid satuvad uude keskkonda, võivad mõned seni «kasutute võltstäringute» hulka kuulunud mutatsioonid kujundada tunnuseid, mis endistest paremini kohastavad organisme uue keskkonnaga. Varem neutraalsete või isegi kahjulike

mutatsioonidega isendid saavutavad teiste suhtes teatud eelise ja annavad rohkem järglasi. Niisugustel momentidel ilmneb varjatud muutlikkuse kandjate kui «evolutsiooni kandidaatide» eriline osa.

Seoses muutustega kliimas ja taimestikus tuli näiteks hobuse eellastel omal ajal üle minna mahlaste taimelehtede söömiselt kareda stepiheinaga toitumisele. Uutes tingimustes osutusid eelistatuks hariköbruliste hammastega isendid, kes seni juhuslike kõrvalekalletena esinesid populatsioonides. Nende arvukus suurenes ja põlvkondade järel tõi see kaasa hammaste kuju üldise muutumise. Vastavad nihked toimusid ka hobuse eellaste keha suuruses ja varvaste arvus — kõik tingituna uuest elukeskkonnast.

Kui mingi kindel suund valikutegurite toimes kestab pikemat aega, jätkub ka vastavate tunnuste järkjärguline muutumine, s. o. täielikum kohastumine kord alanud suunas. Sarnastes keskkonnatingimustes võivad selle tagajärjel kujuneda paralleelsed kohastumised isegi sugulaslikult kaugetel liikidel. Näiteks taandarenevad või puuduvad täielikult silmad kõikidel koopaloomadel (nii kaladel, salamandritel, vähilaadsetel kui putukatel). Maasse kaevuvatel organismidel (putuktoiduliste seltsi kuuluval mutil, närilisel kuldmutil ja kukrulisel kukkurmutil) arenevad sarnased «labidataolised» jäsemed. Kõigil suurematel veeloomadel kujunevad süstjad kehad ja mõlajad jäsemed. Kõrbetaimedel moodustuvad astlad või paksud, kuivusele suhteliselt vastupidavad lehed.

Populatsioonide järkjärgulise ja kindlasuunalise muutumise aluseks on keskmistest, normaalsetest isenditest erinevate, s. o. teatud kõrvalekalletega isendite pidev eelistamine ehk *suunav valik*. Selle tagajärjel kõrvaldatakse vähehaaval «vana norm» ja kujundatakse «uus norm». Populatsiooni fenotüüpide keskmine norm nagu muutub mingis suunas. Tingimuste muutumisega kaasneb esialgu üsna kiire nihe populatsiooni keskmistes näitajates, mis toimub olemasolevate, kuid seni varjatud mutatsioonide avaldumise ja leviku arvel. Edasised muutused toimuvad juba märksa aeglasemalt, vastavalt uute mutatsioonide ja kombinatsioonide kujunemisele.

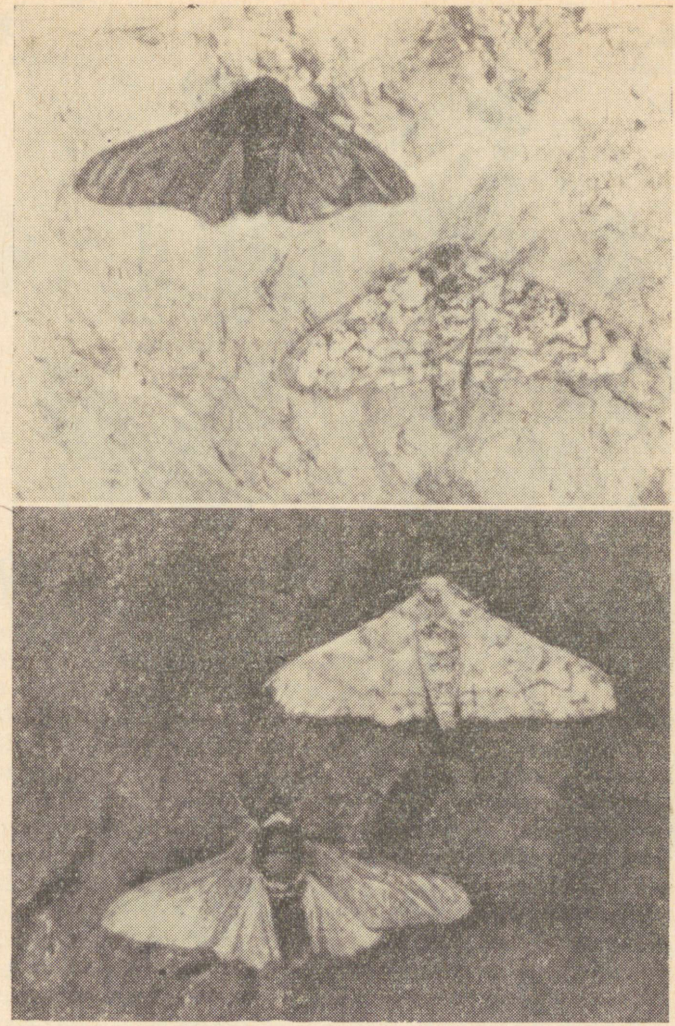
Suunava valiku otsesel või kaudsel mõjutusel on aset leidnud kõik kindlasuunalised muutused looma- ja taimeriigis. Meenutamata praegu paljusid ulatuslikke, miljoneid

aastaid kestnud evolutsioonilisi muutusi, toome suunava valiku näiteks mõned evolutsioonilised muutused, mis on toimunud või toimuvad meie silmade all.

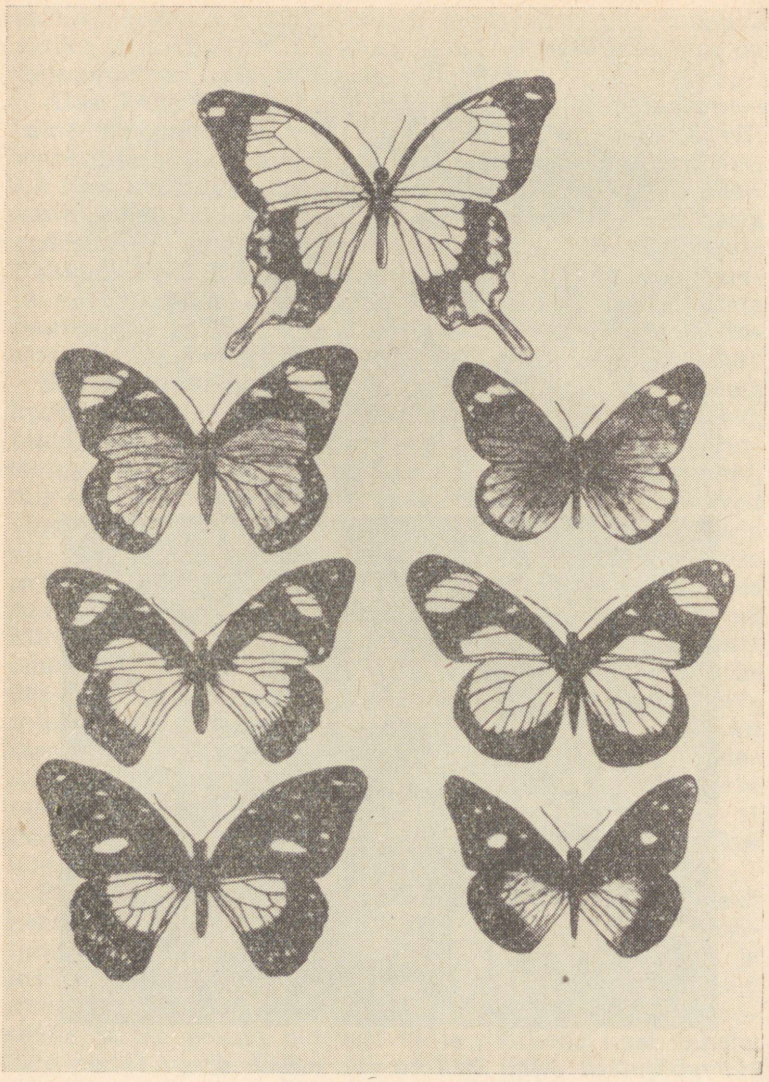
Klassikaliseks näiteks on saanud tööstuslik melanism — tumedate putukate levik tööstuslikes piirkondades viimase saja aasta jooksul. Näiteks Manchesteris moodustasid kase-kedrikvaksiku tumedad isendid (mutandid) 1848. aastal kõige rohkem 1% kogu populatsioonist. 1898. aasta andmetel oli tumedaid liblikaid aga juba 99%. Tumedate liblikate levikut seletatakse samblike hävimisega puutüvedel tööstusliku tahma tõttu. Tumedatel samblikuteta puutüvedel paistavad heledad liblikad hästi välja ja linnud hävitavad neid enam kui tumedaid liblikaid (joon. 33).

Suunavast valikust räägib ka linapõldudel umbrohuna kasvava linatudra areng, mida on suunanud klimaatilised, bioloogilised ja agrotehnilised tegurid. Linatudra evolutsioonis on valikutegurid pidevalt soodustanud tunnuseid, mis suurendavad sarnasust linaga. Lina varred kasvavad väga sirgelt ja tihedalt, varjutades tugevalt pinnast enda all. See vähendab nii fotosünteesiks vajaliku valguse hulka kui ka veekadu pinnasest. Niisugustes tingimustes suudavad edukalt võistelda ainult taimed, mis kasvavad kiirelt, omavad sirgeid, hargnemata varsi ja küllalt suurt lehepinda. Linatuder võistlebki pidevalt linaga, kohastudes selle tulemusena vastavate muutuste näol vegetatiivsetes osades. Tuulamine on olnud valikuteguriks, mis on kõrvaldanud linatudra järgmiste põlvkondade kujundamisest kõik linaseemneist väiksemad seemned. Seetõttu sarnanevad umbrohuseemned sedavõrd lina omadega, et neid on raske ka tuulamisel eraldada ning nad külvatakse koos linaseemnetega maha.

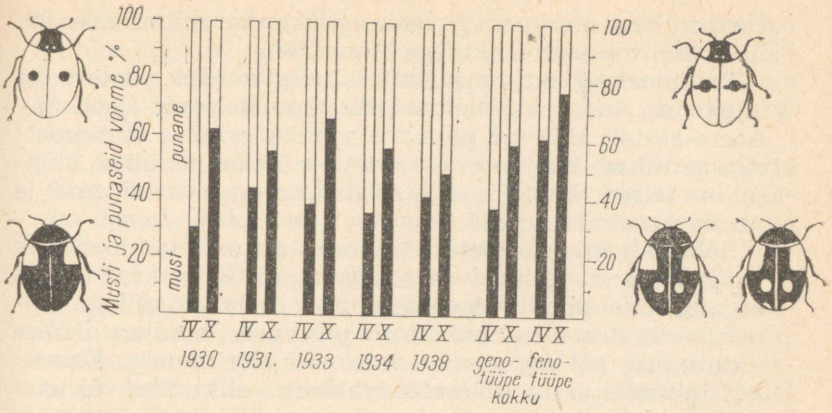
Pidevalt teostame meie, inimesed, suunavat valikut nende mikroorganismide ja putukate suhtes, kelle hävitamiseks me kasutame mitmesuguseid antibiootikume ja insektitsiide. Ei ole vaja imestada, et meie vaenlased muutuvad vastupidavaks mõjuaine üha suurematele doosidele ja me peame pidevalt välja mõtlema uusi vahendeid nende vastu. Milles siis on asi? Kiire vastupidavuse tekkimise «algsüüdlasteks» on üksikud, vastava mõjuaine suhtes enam või vähem vastupidavad mutantsed isendid, keda pärilik muutlikkuse tõttu alati esineb. Putukate populatsioonide DDT-resistentsus varieerub näiteks 0—100% piires. Resistentsetes kärbestes on leitud fermente,



Joon. 33. Tööstuslik melanism.
Heledad ja tumedad liblikad samblikuga kaetud puutüvel (üleval) ja samblikuta tumedal tüvel (all).



Joon. 34. Polümorfism.
Üleval pääsusaba *Papilio dardanus* isasliblikas; vasemal pääsusaba emasliblikad, kes imiteerivad mitmesuguseid liblikaid alamsugukonnast *Danainae* (paremal).



Joon. 35. Polümorfism.
Mustade ja punaste vormide vahekord lepatriinu *Adalia bipunctata* populatsioonides kevadel ja sügisel.

mis muudavad mürgise DDT mürgituks DDE-ks. Niisugused mutandid saavutavad DDT kasutuselevõtmisel ilmse eelise, paljunevad ja levivad populatsioonides. Põlvkondade kiire vaheldumine soodustab vastava evolutsioonilise muutuse väljakujunemist.

Mõnel juhul ei soodusta looduslik valik keskmise fenotüübiga isendeid ega anna eeliseid ka mingitele kindlasuunalistele kõrvalekalletele, vaid lubab paljuneda kahel või enamal, omavahel erinevate tunnustega isendite rühmal sama populatsiooni sees, nagu suutmata lõplikult otsustada, missugune nendest on parem. Niisugusel juhul öeldakse, et toimub l õ h e s t a v v a l i k.

Inimese poolt kasutamata niitudel õitsevad emajuure ja mõnede teiste liikide taimed kogu suve jooksul. Niidetavatel luhtadel kujuneb nendel liikidel aga kaks erinevat vormi: kevadine vorm, mis õitseb ja kannab vilja kuni niitmiseni, ja sügisene vorm, mis õitseb pärast niitmist. Niitmisega kõrvaldatakse normaalselt suvel õitsvad taimed. Geneetikud ütlevad, et niisugustel liikidel esineb populatsioonisisene polümorfism ehk paljukujulisus.

Ilmekalt avaldub populatsioonisisene polümorfism Aafrikas elutseval pääsusaba liigil *Papilio dardanus*. Selle liblika emasloomade seas leidub hulk erinevaid mimikri-

vorme, kes sarnanevad sama piirkonna mittesöödavate liblikate erinevate liikidega (joon. 34).

Polümorfsed on oma kattetiibade mustri poolest ka lepatriinu *Adalia bipunctata* kõik populatsioonid (joon. 35). Aasta-aastalt säilivad populatsioonides erineva tiivamustriga putukad, kusjuures kevadel on ülekaalus ühed, sügisel — teised. Erineva mustri aluseks on mutatsioonid ja nende kombinatsioonid.

Sõltuvalt konkreetsetest tingimustest avaldab looduslik valik seega stabiliseerivat, suunavat või lõhestavat toimet organismide populatsioonidele ning määrab sellega viimaste «saatuse» — suhtelise püsivuse, kindlasuunalise muutumise või jagunemise mitmeks alarühmaks. Enamikul juhtudel ei ole võimalik eraldada valiku ühe või teise vormi «puhast mõju», sest nad toimivad sageli samaaegselt ja kombineeritult. Ühelt poolt toimub antud tingimustes positiivse tähenduse omandanud tunnuste stabiliseerumine, teiselt poolt kutsuvad nendesamade tingimuste pidevad muutused esile tunnuste järkjärgulisi muutumisi.

*

Loodusliku valiku arsenalis leidub arvutul hulgal vahendeid, mille abil reguleerida organismide paljunemist: eluta looduse kõikvõimalikud tegurid temperatuuri, valguse, pinnakoostise ja muu näol; liigikaaslased, isendid teistest liikidest (konkurendid või vaenlased), haigused, nälg jm. Nendest peaks nagu jätkuma mistahes keeruka organi või elunähtuse väljakujundamiseks, kui see osutub liigile kasulikuks antud tingimustes. Miskipärast ei anna aga rahu üks küsimus: kas petturist «täringuviskaja» ikka tõepoolest huupi, ilma igasuguste kaalutlusteta pillub evolutsiooni mängulauale kord musti, kord valgeid, kord õigeid, kord võltstäringuid ning annab need ainuüksi «kohtuniku» meelevalda, tundmata ise vähimatki huvi oma loomingu saatuse vastu?

On asjaolusid, mis sunnivad selles teataval määral kahtlema: paljude loodete hukkumine emaorganismis enne sündi, samuti pärilikkuse kandjate uuenemisel tekkinud hälvete ja vigade hulgaline «parandamine» enne nende avaldumist mingite tunnustena. Niisugused nähtused räägivad meile sellest, et ka organism ise, tema sisekeskkond teostab suuremat või väiksemat kontrolli tulevase põlv-

konna kujunemise üle ja seda juba enne, kui loodusliku valiku tegurid suudavad siin hakata kaasa rääkima. Ka petturiks tuleb õppida. Ja tundub, et organismid on oma eelneva evolutsiooni käigus selles suhtes nii mõndagi õppinud.

Looduslik valik teeb oma tööd organismide tunnuste järgi, fenotüüpide sobivuse või mittesobivuse alusel, jäädes üsnagi ükskõikseks juhtudel, kui muutused tunnustena ei avaldu. Viimane ilmneb eriti stabiliseeriva valiku korral, kui väliselt ühetaolise populatsiooni sees kogunevad ja kombineeruvad mitmesugused kõrvalekalded pärilikkuse kandjates. Organismi sisekeskkond (tema osade, sealhulgas ka geenide vastastikune sobivus ja kooskõlastatus) kontrollib esmalt tekkinud muutusi ja teeb paljudel juhtudel vajalikke parandusi. Osa autoreid on hakanud niisugustel juhtudel rääkima *sisemisest valikust*, et eristada seda välisest ehk darvinlikust valikust, mille tagajärjeks on organismide kohastumine neid ümbritsevate tingimustega.

Kui looduslik valik on liberaalne

Juba eespool oli juttu muutustest ühtedes või teistes tunnustes, mida ei saa kaugeltki lugeda liigile kasulikeks kohastumisteks. Oli juttu ka sellest, et looduslik valik tegutseb sageli kaudselt, kutsudes kasulike tunnuste kohastuval muutumisel esile korrelatiivseid muutusi mõningates teistes tunnustes, mis osutuvad neutraalseiks või isegi kahjulikeks. «Metsa raiutakse, laastud lendavad,» ütleb juba vanasõnagi.

Tuleb tunnistada, et loodusliku valiku kaudse toimega ei saa seletada kõiki neid juhte, mil me hämmastusega kogeme liigil mõne ilmselt mittekohastumuslikku laadi muutuse kujunemist. On põhjust arvata, et niisugustel kordadel looduslik valik vahel üldse ei võta osa mängust, etendab liberaali osa, pigistab silmad kinni või mõnel muul põhjusel «peseb oma käed sellest loost puhtaks». Geneetikud ütlevad siis, et populatsioonis leiab aset *geeninihe* ehk geneetilis-automaatne protsess. Viimase arvele kantakse paljud mittekohastumuslikku laadi erinevused eri populatsioonide, rasside ja liikide tunnustes.

Näiteks võib tuua alpi maguna, mis moodustab väikesi isoleeritud populatsioone kitsalt omapärastes paikades: kilt- või lubjakivist nõlvakutel ja rusukalletel. Nendes populatsioonides võib kohata märgatavat geograafilist muutlikkust nii õite värvuses kui ka õieraagude karvasuses, mis levib juhuslikult ega paista olevat kohastumusliku iseloomuga. Nimetatud iseärasused määratakse ühe või paari geeni poolt, erinevalt enamikest, paljude geenide poolt programmeeritavatest rassilistest erinevustest teistes liikides.

Looduslik valik kindlustab kõikides liikides selliste isendite «taastootmise», mis säilitavad ja levitavad antud tingimustes kõige sobivamaid geenide kombinatsioone. Teiste sõnadega, populatsioonid pärandavad tulevastele põlvedele oma pärilikkuse «kullafondi». Alpi maguna näide ja paljud teisedki teadaolevad juhud räägivad aga sellest, et «kullafondi» ei anta alati edasi absoluutse täpsusega ning et sobivate isendite taastootmine realiseerub läbi mitmesuguste juhuslikkuste. Geenide kombineerumine nii sugurakkude valmimisel kui ka viljastamisel kannab suurel määral juhuslikku iseloomu. Kõigist tekkinud sugurakkudest (eriti seemnerakkudest) läheb järgmise põlvkonna moodustamiseks vaid väike kogum. See tähendab, et järgmisse põlvkonda satub ka vaid osa pärilikkustegureid kogu populatsiooni genofondist. Juhuste tõttu meioosis ja viljastamisel ei tarvitse eri geenialleelide vahekord kujuneda järgmises põlvkonnas samasuguseks, nagu see oli eelmises põlvkonnas, vaid võib märgatavalt erineda. Esitatud väite piltlikumaks selgitamiseks kujutleme, et meil on kott (populatsiooni genofond) täis kuulikesi (geene), millest pooled on mustad, pooled — valged (erinevad alleelid). Kui tõmbame kotist peotäie kuulikesi, ei tarvitse mustade ja valgete vahekord väljatõmmatud kogumis enam olla samasugune, nagu oli kotis, s. o. 1:1.

Tänapäeva teadus on selgitanud, et juhuslikke kõikumisi geenialleelide vahekorras ehk geneetilis-automaatseid protsesse soodustavad populatsioonide väikesed mõõtmed, eraldatus sama liigi teistest populatsioonidest ja vastavate alleelide valikuline neutraalsus (võime kujundada antud tingimustes võrdse valikulise väärtusega tunnuseid). Nii on Ameerika indiaanlased selle mandri asustamisest saadik elanud suhteliselt väikeste ja eraldatud suguharudena, mis on märgatavalt muutnud nende vere-

gruppide vahekorda. Kui antigeeni A määrava geeni sagedus inimkonnas kõigub üldiselt 15—45% vahel, siis Ameerika indiaanlaste mõningates suguharudes võib see langeda 1—2%-ni, tõustes teistes suguharudes 80%-ni.

Geneetilis-automaatsete protsesside tagajärjel võivad väikestes populatsioonides juhuslikult levida ja kinnistuda uued mutantsed alleelid, kuid sellised kõikumised võivad viia ka uute alleelide kadumisele populatsioonist. Viimase põhjal võiks arvata, et geneetilis-automaatsed protsessid toimivad analoogiliselt paljude mikroobide-sanitaridega, mis oma tegevusega aitavad loodusest koristada mitmesuguseid kahjulikke laguprodukte ja kõdunevaid jääke. Enamik kaasaegseid evolutsioniste kahtleb aga tõsiselt geneetilis-automaatsete protsesside positiivses evolutsioonilises osas. Sedalaadi kahtlusi süvendab asjaolu, et mitmedki juhuslike kõikumiste tagajärjeks loetud muutused geenialleelide sagedustes on osutunud lähemal uurimisel loodusliku valiku toime tulemuseks. Kui aga juhuslikud kõikumised geenialleelide sagedustes siiski aset leiavad, viivad nad eeskätt ebasoovitavatele muutustele, s. o. soodustavad ilma kohastumusliku väärtuseta või isegi kahjulike tunnuste levikut väikestes eraldatud populatsioonides, millele võib järgneda väljasuremine.

4. Kuidas tekivad uued liigid

Aristotelesest alates (ja võib-olla varemgi) on kõik elusa looduse uurijad, nii teadlased kui asjaarmastajad, püüdnud jaotada neile teada olevaid organisme mitmesugustesse rühmadesse. Väheste kogemustega vaatlejagi võib taimede ja loomade ulatuslikus peres märgata ja piiritleda teatavaid üksusi, mis eralduvad teistest üksustest mingisuguste teravamalt väljendunud iseärasuste poolest. Ühtede organismide vahel osutuvad need erinevused väiksemateks, teiste vahel — suuremateks. Lapski teab, et koer ja hunt erinevad teineteisest märksa vähem kui koer ja karu. Teadlaste käsitluses on nimetatud asjaolu olnud aluseks vastavate klassifikatsioonide väljatöötamisele. Nii zooloogid, botaanikud kui ka mikrobioloogid ühendavad sarnaste tunnustega organismid üheks rühmaks, lähedaste tunnustega rühmad — suuremaks rühmaks jne. Igale Maal elavale olesele leitakse see riik, hõimkond, klass, selts, sugukond, perekond ja liik, kuhu ta kuulub.

Jättes lähemalt vaagimata küsimuse nimetatud üksuste tõesusest ja piiridest (selle üle on bioloogia ajaloos juba küllalt piike murtud!), tahame lugeja tähelepanu juhtida asjaolule, et kõigi märgitud jaotuste seast on alati teistest rohkem esile tõstetud üht, nimelt liiki. Liik on organismide rühmitus, mille ette paneme ka tänapäeval ilma erilise kõhkluseta täiendi «looduslik». Meile teada olevad andmed räägivad küllalt veenvalt selle kasuks, et elus loodus jaguneb paljudeks, paljudeks liikideks, ja et niisugune «katkendlikkus» organismide mitmekesisuses ei ole ainuüksi teadlaste mõttevili.

Evolutsioniste on alati huvitanud Maal elavate ja kunagi

elanud liikide päritolu ja saatus: kust nad pärinevad ja mispärast nad kaovad. Enne selle probleemi juurde asumist püüdkem aga lähemalt tutvuda tänapäevase arusaamisega liigist.

Mis on liik

Vastuse saamiseks kuulakem arutlust sellel teemal süstemaatiku, geneetiku ja evolutsionisti vahel. Alustagu süstemaatik, kes esindab kõige eakamat haru bioloogiateaduses ja kellele liik on põhiliseks uurimisobjektiks.

Süstemaatik: Ühe liigi moodustavad isendid, kes sarnanevad üksteisega ja oma järglastega kõikides olulisteks peetavates tunnustes. Ükski looduseuurija ei vaheta ära näiteks rabamurakat põldmurakaga või halljänest valgejänesega. Rabamurakas kuulub rohttaimede hulka, tal on enamasti viiehõlmased lehed, valged õied, 10—25 cm kõrgused varred; põldmurakas on kolmetiste lehtedega, lamava või tõusva, 50—200 cm pikkuse varrega ja sinakasmustjate viljadega põõsas. Halljänesel on kõrvad peast pikemad, valgejänesel — lühemad, halljänesel on...

Geneetik: Ma ei kahtle, et mitmesuguste morfoloogiliste tunnuste kirjeldamise ja võrdlemise teel saab eristada üksteisest paljusid looduslikke liike. Sellel rajanebki kogu praktiline süstemaatika. Kuid siin esineb subjektiivsust: liikide eristamisel arvestatakse neid tunnuseid, mida vastav uurija peab olulisteks. Pealegi tuntakse ka nn. kaksikliike, mis morfoloogiliselt üksteisest peaaegu ei erine, kuid mille isendid erinevad oma eluviiside või elupaikade, samuti mitmesuguste füsioloogiliste iseärasuste poolest sedavõrd, et neid on põhjust pidada eri liikideks. Tuntud kaksikliikide rühma moodustavad näiteks malaariasääsed Euroopas. Ühtedes piirkondades toituvad nad ainult koduloomade verest, teisal eelistavad inimest; ühtedes rajoonides on nad seotud mageda veega, teistes — soolaka veega. Erinevusi on märgatud ka nende munade arengus. Kõik see on põhjust andnud endise ühe liigi *Anopheles maculipennis* jaotamiseks kuueks eri liigiks. Morfoloogilise sarnasuse kriteerium ei võimalda eraldada selliseid liike.

Süstemaatik: Tuleb nõustuda sellega, et nii mõnegi

liigi määramisel nähtavate morfoloogiliste tunnuste järgi satuvad süstemaatikud teatavatesse raskustesse. Niisugustel juhtudel tulevad enamasti appi vaatleja senised kogemused liikide eristamisel. Morfoloogiliste tunnuste kõrval püütakse kindlaks teha ka vastavate organismide bioloogilisi iseärasusi. Nii eristatakse näiteks silmarohu perekonna väliselt väga sarnaseid liike nende õitsemise aja järgi: *Euphrasia praecurta* õitseb suvel, *E. curta* — sügisel.

Geneetik: Aga kuidas te eristate liike välise sarnasuse põhjal siis, kui esineb liigisisene muutlikkus? Viimane on aga pigem reegliks kui erandiks. Juba individuaalse muutlikkuse olemasolu näitab, et liigi üksikud isendid ei ole üksteisele sarnased «äratõmbed» mingist algtüübist. Lisaks nimetatule esineb aga ka rühmaviisiline muutlikkus: erinevused sama liigi rasside, populatsioonide ja teiste liigisiseste rühmituste vahel. Missugune juhis võimaldab kindlaks teha piire, milleni erinevused tunnustes on veel liigisisesed, millest edasi aga — liikidevahelised? Mõne liigi alamliigid erinevad ju üksteisest teravamalt kui mõned lähedased liigid. Liigi piirides võivad varieeruda tunnused, mis üldiselt iseloomustavad liike, perekondi või veelgi kõrgemaid rühmitusi. Ühe maranaliigi — *Potentilla glandulosa* üksikud ökoloogilised rassid erinevad näiteks õie tupp- ja kroonlehtede suuruse, kuju ja värvuse, samuti viljade suuruse ja kuju poolest — tunnuste poolest, mille järgi erinevad üksteisest selle perekonna teised liigid.

Süstemaatik: Liikide eristamisel püütakse üldiselt vältida liigisiseselt varieeruvaid tunnuseid ning võetakse arvesse eeskätt selliseid tunnuseid, mis liigi piires väga ei muutu, kuid teiste liikide puhul on ilmselt erinevad.

Geneetik: Tuleb välja mingisugune nõiaring: ühelt poolt arvestatakse liikide eristamiseks ainult liigi piirides muutumatuid tunnuseid, teiselt poolt väidetakse, et sarnaste tunnustega isendid moodustavadki ühe liigi. Ometi tundis juba 17. sajandi bioloogia üht objektiivset näitajat liikide eristamiseks: sama liiki kuuluvad isendid võivad omavahel ristuda ja endasarnaseid järglasi anda, eri liikidesse kuuluvad isendid omavahel ei ristu. Ristumisbarjäär ongi põhiliseks liike eristavaks kriteeriumiks, mis lubab määratleda liiki kui geneetiliselt suletud süsteemi. Tuntud süstemaatiku Mayri sõnade järgi on liigid tegelikult või

potentsiaalselt ristuvad looduslikud populatsioonid, mis eralduvad üksteisest sugulise isolatsiooni tõttu.

Süstemaatik: Ei saa eitada, et nimetatud määratlus kehtib ning on rakendatavgi (kuigi suurte praktiliste raskustega!) enamiku loomaliikide suhtes. Kuidas toimida aga mittesuguliselt paljunevate organismide puhul, mille hulka kuuluvad paljud taimeliigid, kuid ka mõned alamad loomad? Iga isend on siin suguliselt isoleeritud teisest isendist ning moodustab koos oma järglaskonnaga omaette geneetiliselt suletud süsteemi — klooni. Niisuguste organismide hulka kuuluvad näiteks lemled, orasheinad, paljud vetikad, bakterid, alamad seened jt.

Geneetik: Tõsi, tabasite õrna kohta liigi geneetilises määratluses. Teatavasti aga suguta paljunemine vaheldub enamikul juhtudel sugulise paljunemisega ning ainuüksi mittesuguliselt paljunevate organismide hulk ei ole kuigi suur. Teiselt poolt on põhjust arvata, et ka viimati mainitud kujunesid algselt välja suguliselt paljunevate organismide liigina ning suguta paljunemisviis on neil tekkinud hiljem.

Süstemaatik: Niisugune seletus avardab küll üldist arusaamist liigist, kuid ei vähenda liikide praktilise määramisega seotud raskusi. Liigi geneetiline määratlus jätab meid hätta ka juhul, kui eri liigid omavahel ristuvad ja annavad viljakaid järglasi, nagu me seda kohtame aegajalt taimeriigis, harvemini ka loomariigis. Näiteks tuntakse looduslikke värde priimula liikide *Primula auricula* ja *P. viscosa* ristumistest. Samuti võivad tekkida eluvõimelised värrad soo-ohaka ja tuliohaka, hariliku ja sinise kopsurohu ristumisel.

Geneetik: Ka see on väide, mis paneb teatava küsimärgi alla liigi geneetilise määratluse universaalsuse. Jääb üle vaid tugineda tuntud geneetiku Dobzhansky sõnadele, et niisugustes liikides ei ole liigitekke protsess veel päris lõpuni läinud — ei ole veel kujunenud geneetiliselt täiesti suletud süsteemid.

Evolutsionist: Eelneva arutluse käigus nimetatud kriteeriumid (morfoloogiline ja füsioloogiline sarnasus, geneetiline suletus, kindel elupaik jm.) iseloomustavad kahtlemata liike ning võimaldavad paljudel juhtudel neid ka praktiliselt eristada. Ei saa aga märkimata jätta, et samade tunnuste järgi iseloomustasid liike juba antievolutsionistid. Liigi iseloomustuses peab mingil kujul sisal-

duma viide tema muutumisele ja arenemisele. Liigid evolutsioneeruvad, veelgi enam — iga liik iseloomustab kindel evolutsioonisuund. Liik ei ole lihtsalt populatsioonide süsteem antud ajamomendil, vaid üksteisest põlvnevate populatsioonide järgnevus.

Süstemaatik: See on küll teoreetiliselt kenasti põhjendatud täiendus liigi määratlusele, kuid praktiliselt me satume selle realiseerimisel ületamatutesse raskustesse, sest ükski uurija ei ela nii kaua, et sel viisil liike eristada...

Jätame teadlased oma arutlust jätkama ja seisukohti täpsustama ning püüame teha endi jaoks esialgse kokkuvõtte seni öeldust. On ilmne, et probleem ei kuulu lõpetatute hulka. Ükski kriteerium eraldi võetuna ei võimalda määratleda liiki kui objektiivset ühikut, kõigi suhtes võib leida vasturääkivaid juhtumeid. Teiselt poolt ei saa ka väita, et eespool nimetatud kriteeriumid räägiksid üksteisele vastu. Küllap tõde peitubki mingisuguses õnnestunud lahenduses kusagil vahepeal.

Kuni teadlased veel vaidlevad liigi erinevate kriteeriumide tõesuse üle ja kaaluvad nende suhtelist väärtust, lubame endale alljärgneva järelduse: liik on populatsioonidest koosnev looduslik rühmitus, mida iseloomustab sellesse kuuluvate isendite üldine sarnasus tunnustes ja käitumises, kindel levila ja elupaik, suguline isoleeritus teistest taolistest rühmitustest ning erinev evolutsiooni suund.

Ettekujutus liigist jääks üsna pinnaliseks, kui me ei teeks eraldi juttu ka sellistest liike iseloomustavatest nähtustest nagu liigi struktuur ja liigisisesed suhted.

Teatav viide liigi struktuurile sisaldub juba meie poolt antud määratluses: liik koosneb populatsioonidest. Liigi struktuuri all on nimelt tavaks saanud mõista liigi jaotumist mitmesugusteks väiksemateks alaühikuteks ning nendevahelisi seoseid.

Liigisiseste üksuste iseloomustamiseks puuduvad üldised kriteeriumid, mis aga ei vähenda enamiku bioloogide veendumust nende olemasolus. Me ei hakka üles lugema kõiki seni teadlaste poolt kasutusele võetud jaotusi, vaid piirdume lühikese kirjeldusega paarist, meie arvates olulisemast liigisisesest üksusest, millest käesolevas peatükis ja edaspidigi juttu tuleb.

Liigi põhilisemaks alajaotuseks ja esinemisvormiks on nüüdisaegsete arusaamade järgi kohalik populatsioon — ühes paigas elutsev ja omavahel ristuvatest isenditest koosnev rühmitus. Omaette populatsiooni moodustavad ühes tiigis kasvavad vesikupud, samuti ühes metsas pesitsevad metsvindid või ühes järves elutsevad ahvenad.

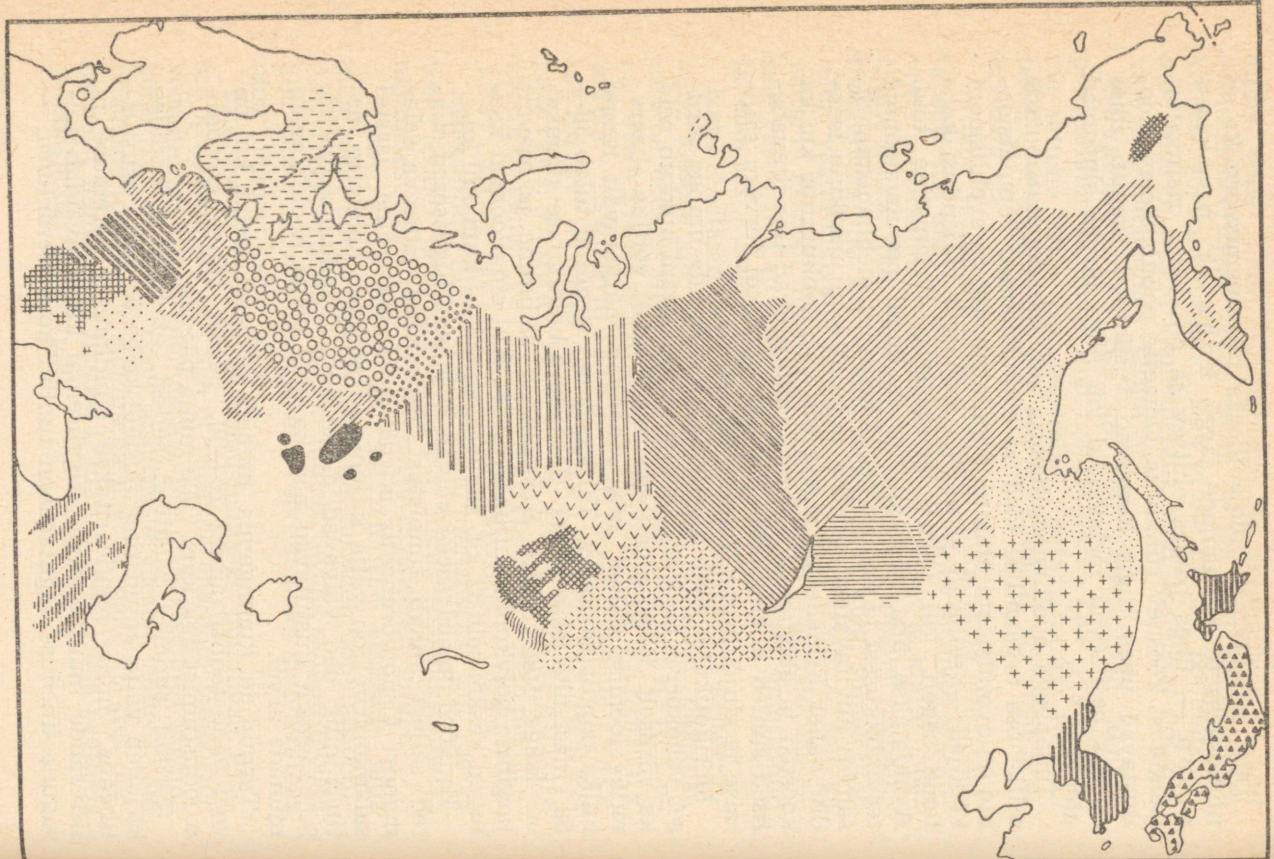
Tänapäeva evolutsiooniteooria rõhutab populatsioonide erilist osa orgaanilise looduse evolutsioonis. Populatsioonid on evolutsiooni ühikud, populatsioonid on evolutsiooni kandjad — selliseid ja sellega sarnaseid väljendusi kohtame sageli, kui loeme kaasaegsete darvinistide töid. Avaldatakse üha uusi ja uusi andmeid populatsioonide terviklikkusest ja viimast reguleerivatest mehhanismidest, samuti huvitavatest suhetest populatsiooni üksikute isendite vahel. Esinedes nii otsese võitluse, konkurentsi kui ka koostöö ja abistamise vormis, kindlustavad isenditevahelised suhted kokkuvõttes populatsiooni kui terviku säilimise ja elujõulisuse. Toogem mõned näited.

Merikotikutel sünnib «poegi» ja «tütreid» umbes võrdses vahekorras ning kuni kuuenda eluaastani hukkub neid ka võrdselt. Edasi algab aga isaste vahel võitlus «haaremite» loomise pärast, mis vähendab märgatavalt nende hulka populatsioonides. Täiskasvanud isenditel tuleb 30—50 emast ühe isase kohta. Ulatusliku hukkumise «tasuks» on kõige tugevamate isasloomade säilimine ja osavõtt järgmise põlvkonna kujundamisest. Kui emasloomad kaaluvad keskmiselt 32 kg, siis isasloomad — kuni 170 kg.

Kuivõrd omapäraseks võivad kujuneda liigisisesed suhted, sellest annab tunnistust Ameerikas elutseva salamandri *Cryptobranchus alleganiensis* käitumine. Isastel salamandritel on välja kujunenud poegade hoidmise instinkt ning nad valvavad mune kogu haudumise vältel. Samaaegselt kustutavad nad ka oma nälga hooldatavate munade arvel.

Termiitide kuninganna muneb esimesel aastal, kui on veel vähe töölisi, ainult 15—20, pärast suure koloonia moodustumist aga kuni 7000 muna päevas.

Paljud andmed räägivad sellest, et populatsioonides kujuneb välja antud tingimustele kõige sobivam asustustihedus, mida reguleeritakse sündimuse, suremuse ja sisserände muutumisega. Algelisemal kujul avaldub niisugune tiheduse regulatsioon tuntud kosmoseränduril —



rohevetikal klorellal. Vetikad eritavad keskkonda bioloogiliselt aktiivset ainet — klorelliini, mis väikestes kogustes ergutab, suuremates kogustes aga pärsib paljunemist. Populatsiooni asustustiheduse reguleerimisest kõrgematel organismidel tegime juba juttu seoses iibe probleemiga looduses. Sageli täheldatakse liikide arvukuse muutumises perioodilisi tõuse ja langusi, mida on hakatud nimetama elulaineteks ehk populatsioonilaineteks. Kapsausside poolest rikkad aastad vahelduvad aastatega, kus neid esineb tagasihoidlikult, jänese, ilvese ja teiste karusnahaloomade hulk varieerub perioodiliselt, saavutades teatud aastate järel kõrgpunkti. Põhjused niisugusteks «lainetusteks» peituvad nii välistes kui sisemistes tegurites: keskkonnatingimuste kõikumistes, vaenlaste ja konkurentide poolt avaldatava surve iseloomus, populatsioonisisestes suhetes. Kõrgematel loomadel lülitub sellesse keerukasse regulatsiooniahelasse nii hormonaalne kui psüühiline talitlus. Suure tihedusega kaasnevat langust imetajate paljunemises seostatakse nende kesknärvisüsteemi reaktsiooniga isendite «üleliiale» ja sellele järgnevate häiretega mitmesuguste sisenõrenäärmete talitluses. Surutuse tingimustes alaneb ka loomade immuunsus ja kasvab suremus.

Üheks tunnustatumaks (vähemalt zooloogias) ja liigitekke seisukohalt olulisemaks liigisiseseks rühmituseks on a l a m l i i k ehk rass — populatsioonide kogum liigi levila teatavas osas. Rassidel kujunevad vastavad kohastused oma elupaiga tingimuste suhtes ja nende piirides toimub ristumine sagedamini kui naaberrassidega. On tavaks saanud eristada geograafilisi rasse (elavad kindlas geograafilises piirkonnas) ja ökoloogilisi rasse ehk ökotüüpe (erinevad kitsama elupaiga või eluviisi poolest), kuigi nimetatud jaotuse otstarbekus osutub sageli üsna suhteliseks ja isegi kaheldavaks. Põldtudral (*Camelina sativa*) eristatakse NSVL piirides näiteks kolm geograafilist alamliiki: loodepiirkonnas *C. s. linicola*, mustmullaaladel — *C. s. glabrata* ja mittemustmulla rajoonis — *C. s. sublinicola*. Geograafilisteks rassideks võiks nimetada ka kuuse (*Picea abies*) meil esinevat vormi ja põhjapoolset nn. «soome kuuske», samuti siberi ja vene lehist. Orava (*Sciurus vulgaris*) alamliikide levikust annab ülevaate joonis 36.

Ökoloogiliste rasside ehk ökotüüpide näidetena nimetagem taimedel kääbuskasvuga alpi ökotüüpe, põuastele

kohtadele omaseid kuivalembeseid ökotüüpe, samuti metsaaluseid, varju taluvaid ökotüüpe.

Eespool nimetatud kui ka nimetamata liigisiseseid rühmitusi (teisendeid, vorme, ökoelemente, biotüüpe, kooloniaid, karju, perekondi) seob ühiseks tervikuks, s. o. liigiks geenide vahetamise võimalus. Geenid «rändavad» liigi ühest populatsioonist teise, ühest alamliigist teise nende isendite genotüüpide koostises, kes satuvad aeg-ajalt võõrastesse populatsioonidesse, leiavad sealt endale elukaaslase ja annavad järglaste näol oma geenid võõra genofondi kasutusse. Kahtlemata ei suuda ainuüksi geenide siire tagada liigi terviklikkust. «Oma näo» annavad igale liigile mitmesugused ainult temale omased mittegeneetilised, tasakaalustavad süsteemid, mis on välja kujunenud liigi fülogeneesis ja mille esmaseks ülesandeks on liigi päriliku ja mittepäriliku muutlikkuse piiramine ja reguleerimine.

Lähemal uurimisel ilmneb, et liigi ühed populatsioonid on rändavate geenide abil omavahel tihedamalt seotud, teised on geenide laenamise suhtes kokkuhoidlikumad, kolmandad jäävad ühel või teisel põhjusel päris omaette — kujunevad isolaatideks. Edasi selgub, et sama liigi ja isegi sama alamliigi populatsioonid ei ole kaugeltki «ühte nägu», vaid võivad erineda mitmete tunnuste või käitumise iseärasuste poolest. Näiteks vainurästaste laul varieerub isegi Eesti piirides.

Liigi struktuuri uurimine viib meid paratamatult küsimuse juurde liigisisesest muutlikkusest ja viimase seosest liikide tekkimisega.

Liigi isendite varieeruvus levila erinevates osades, eriti laialt levinud ja arvukate liikide puhul oli hästi teada mitte ainult Darwinile, vaid ka paljudele Darwini-eelsetele loodusteadlastele: Buffonile, Lamarckile, Pallasele, Linnèle. Kuidas keegi seda nähtust seletas, ei ole praegu oluline. Oluline on aga tõsiasi, et isendite muutlikkust liigi levila eri osades ehk nn. geograafilist muutlikkust peeti evolutsionistide hulgas üheks põhiliseks tõendiks liikide muutumise ja uute liikide tekkimise kohta. Et paremini mõista, milline «sild» seob meid klassikalise darvinismiga, peatume eelnevalt geograafilise muutlikkuse nähtusel nüüdisaegsete teadmiste valguses.

Liigi üksikute isendite mitmesuguste tunnuste varieerumisest on olnud juttu kõikides eelnevates peatükkides. Nüüd võtame lähema vaatluse alla liigisisese muutlikkuse, mis haarab terveid organismide gruppe, sealhulgas ka populatsioone.

Võib oletada, et liigi levila piirides varieerub peaaegu iga tunnus: suurus, karvastiku tihedus, sarvede kuju, soomuste arv ja kuju, kattetiibade värvus ja muster jm. Euraasia tundrates elutseval polaarrebasel on tüüpiline kaitsevärvus: talvel valge, suvel hallikaspruun. Kõikides polaarrebaste populatsioonides esineb aga väike protsent (umbes 0,01) sinirebaseid, kelle kasukas on nii suvel kui talvel suitsukarva hallikaspruun. Islandil ulatub sinirebaste protsent 30—80-ni, Komandori saartel koguni 100-ni. Imetajail võib liigisiseselt varieeruda hammaste ehitus ja arv. Liigisiseseid erinevusi on täheldatud paljude organismide karüotüübis, s. o. kromosoomide kujus ja hulgas. Üha enam ja enam liigisisese muutlikkuse juhte on kindlaks tehtud loomade käitumise ja elulaadi iseärasuste uurimisel.

Süstemaatikud ja biogeograafid eristavad kahesugust liigisisest geograafilist muutlikkust: 1) üksteisest enamvähem selgepiiriliselt eristuvate geograafiliste rasside ehk alamliikide esinemist; 2) teatavate tunnuste järkjärgulist kindlasuunalist muutumist (tugevnemist või nõrgenemist) levila ulatuses ehk nn. kliinide olemasolu. Alamliikidest rääkisime juba seoses liigi struktuuriga, jääb veel üle iseloomustada mõne sõnaga kliine. K l i i n i d kujunevad sageli liikidel, kes asustavad ulatuslikke, järkjärgult muutuvate füüsilis-geograafiliste tingimustega territooriume. Mõnda tunnust sellise liigi järjestikku paiknevates populatsioonides jälgides ilmneb tunnuse järkjärguline muutumine. Peaaegu kõikidel Austraalia lindudel väheneb näiteks keha suurus Tasmaaniast põhja suunas, sulestiku värvierksuse kliini raadius suundub aga niiskemast rannikupiirkondadest põuase sisemaa poole (niiskemas kliimas on sulestik erksavärvilisem).

Teatav osa liigisisesest muutlikkusest tuleb ilmselt kirjutada keskkonnatingimustest põhjustatud fenotüübilise varieerumise arvele, osa muutlikkusest kannab endal aga kahtlemata pärilikkuse pitserit — on genotüübiline. Kui

suguliselt paljunevate organismide populatsioonis ei ole võimalik leida kaht genotüübilt täiesti sarnast isendit, siis on veel vähem põhjust loota, et sarnaseks osutuvad erinevad populatsioonid, mis koosnevad sageli tuhandetest isenditest ja milles moodustub loendamatul arvul erisuguseid geenide kombinatsioone. Erinevused sama liigi populatsioonide genofondides kajastuvad omakorda vastavate iseärasustena nende isendite tunnustes.

Sugulise ristumisega kaasnev pärilikkustegurite muutumine ja kombineerumine ei suuda aga iseendast põhjustada veel kindlasuunalisi püsivaid erinevusi liigi populatsioonide vahel. Uute geenikombinatsioonide näol tekivad ainult võimalused vastavasuunalisteks muutusteks, mis kinnistuvad ja levivad alles loodusliku valiku käigus.

Liigisisene geograafiline muutlikkus ei ole mingi eriline muutlikkuse tüüp, vaid üks valiku poolt suunatavate evolutsiooniliste muutuste vorme. Liigi levila eri osades valitsevad suuremal või vähemal määral eripalgelised valikutegurid — nii eluta looduse tingimuste kui ka konkurentide ja vaenlaste näol. Sõltuvalt valikutegurite iseloomust kujuneb ka populatsiooni geneetiline koostis ning ilmnevad iseärasused ühtedes või teistes tunnustes.

Heaks näiteks keskkonnatingimuste soodustavast või allasuruvast toimest geenialleelide suhtelisele sagedusele on Harlandi poolt uuritud riitsinuse põõsad (*Ricinus communis*) Peruus, Lima lähedal. Geenialleel B kutsub esile vahakihi moodustumise taimede varrel, alleel b avaldab vastupidist toimet — kujundab ilma vahakihita varre. Vahakiht mõjutab ebasoodsalt riitsinuse arengut külmadel talvekuudel, mis ilmneb asjaolust, et bb-taimed jätkavad viljumist ka talvel, BB-taimedel aga katkeb viljumine. Seoses sellega on erinevates piirkondades välja kujunenud erineva geneetilise koostisega populatsioonid. Kõrguse suurenemisega merepinnast nimetatud piirkonnas talvine kliima pehmeneb. Uurimused näitasid, et koos maakoha kõrguse suurenemisega suureneb ka BB-taimede osa populatsioonides: Lima vahetus läheduses leiduvad vaid üksikud B-alleeliga taimed, 180 m kõrgusel moodustavad nad juba 22% populatsioonist, 842 m kõrgusel — 50% populatsioonist, 2368 m kõrgusel koosnevad aga riitsinuse populatsioonid tervenisti B-alleeliga taimedest.

Keskkonnatingimuste suunavast toimest liigisisele geograafilisele muutlikkusele räägib ka erinevate liikide paralleelne varieeruvus sarnastes tingimustes. Niisugused juhud on leidnud väljenduse nn. ökogeograafiliste reeglite näol, mida nimetatakse vastavate teadlaste nimede järgi.

Bergmanni reegli järgi suurenevad kliima jahenemisega püsisoojaste loomade kehamõõtmed. Viimast võib seletada asjaoluga, et mida suurem on keha maht, seda väiksem on suhteliselt tema pind. Jahedas kliimas omandab väiksem kehapind valikulise väärtuse, sest ta vähendab soojuskadu.

Alleni reegli järgi lühenevad kliima jahenemisega püsisoojaste loomade väljaulatuvad kehaosad — saba, nokk, kõrvad. Ka niisugune muutus on kasulik kohastusena soojuskao reguleerimiseks.

Glogeri reegel ütleb, et imetajate ja lindude rassid soojades ja niisketes piirkondades on tugevamalt pigmenteerunud kui kuivadel ja jahedatel aladel. Selle reegli füsioloogiline mõte ei ole veel selge, võib-olla aga puudub üldse.

Kuigi geograafiline muutlikkus kannab valdavatel juhtudel kohastuslikkuse pitserit, ei tarvitse iga üksiku taolise muutuse taga otsida tema «kohastuslikku mõtet». Iga erinev värvilaik linnusulgedel või putukatiibadel ei pea tingimata tähendama kohastumist kohalikele tingimustele. Ei ole kerge mõista, miks näiteks rasvatihasel on Indias valge kõhualune ja hall selg, Jaapanis — valge kõhualune ja roheline selg, Euroopas — kollane kõhualune ja roheline selg; või miks suitsupääsukese alapool on Euroopas valge, Siberis — kastanpruun ja Ameerikas — ookerpruun. Niisuguste muutuste võimalikust tekkemehhanismist oli meil eespool juba juttu (pleiotroopsed geenid jms.). Jääb veel lisada, et mõned loomade elu kogenud tundjad väidavad, et isegi niisugune üldiselt tunnustatud kaitsevärvus nagu kõrbeloomade liivakarva «kuub» ei ole välja kujunenud vastuseks vaenlaste poolt avaldatud valikusurvele, sest kõrbes on selleks liiga vähe vaenlasi.

Mis puutub tunnuste klinaalsesse muutumisse, siis tuleb siin valikutegurite järkjärgulise muutumise kõrval põhjusena arvesse ka populatsioonidevaheline geenide siire, mis nagu «tasandab» valikust tingitud kohalikke iseärasusi eri populatsioonide isendite tunnustes ja muudab üleminekud

sujuvamaks. Mõningatel juhtudel sekkub kliinide kujunemisse ka liikidevaheline ristumine. Uus-Ginea paradiisilindude (*Paradisaea apoda*) populatsioonides muutub näiteks lõunast põhja suunas järk-järgult sulestiku värvus: lindude külgede värvus varieerub punasest oranžini, selja värvus — mustast kollaseni. Arvatakse, et sellise muutlikkuse kujunemisel räägib omajagu kaasa geenide sisseränne liigist *P. minor*.

Järgnevalt siirdume küsimuse juurde, millises seoses on liigisisene muutlikkus uute liikide tekkimisega.

Klassikaline darvinism nägi liigisiseses muutlikkuses uute liikide väljakujunemise teed. «Teisend on väljakujunemata liik ja liik on väljakujunenud teisend», ütles Darwin. Divergentse valiku tulemusena muutuvad individuaalsed iseärasused teisendite ja rasside omaduste kaudu liigierinevusteks — niisugusena kujutas Darwin endale ette liigiteket. Selliseks järelduseks on küllalt põhjusi. On ju liigisisestele rühmadele iseloomulikud tunnused sageli nagu vahepealsed suurusjärgud liigierinevustega võrreldes, nagu astmed poolel teel uue liigini. See tekitab paratamatult mõtte, et liigid tekivad varem väljakujunenud alamliikide kaudu. Liikide järkjärguline tekkimine vahevormide kaudu, loodusliku valiku toimel — see on olnud ja on ka praegu darvinistliku evolutsiooniteooria seisukoht.

Kuid juba Darwin väitis, et mitte kõik teisendid ja alamliigid ei saa uute liikide algatajateks. Miks siis looduslik valik jätab paljudel juhtudel oma töö pooleli? Tänapäeva liigiõpetus on seisukohal, et peale päriliku muutlikkuse ja loodusliku valiku peab uue liigi sepistamisel osalema veel üks tegur — isolatsioon.

Liigid ja isolatsioon

Kui tänapäeva geneetikutele või evolutsionistidele esitada küsimus, mida tähendab uue liigi tekkimine, vastab enamus neist: uue liigi tekkimine on uue geneetiliselt suletud süsteemi kujunemine. Süsteem tähendab sel juhul teatavat organismide rühmitust, geneetiline avatus või suletus — geenide rändamise võimalust ühest rühmast teise. Selgitagem seda piltlikumalt.

Geneetiliselt avatud süsteeme võib võrrelda osariikidega mõnes suuremas liitriigis või föderaalühenduses, kus kõik elanikud võivad vahetada oma elupaika ja sõita ilma takistusteta ühest osariigist teise (kuigi nad enamasti elavad oma osariigis ega kasuta seda õigust). Kui aga mõni osariikidest saavutab endale täieliku iseseisvuse ja väljub liitriigi kontrolli alt, kujuneb ka kohe piir — tolli, piirivalve ja muu taolisega, mis ei lase enam suvaliselt siirduda ühest riigist teise.

Geneetiliselt avatud süsteemideks on mitmesugused liigisisesed üksused — alamliigid, populatsioonid, biotüübid jt. Nendesse kuuluvad isendid ristuvad esmajärjekorras ja peamiselt omavahel, kuid nad võivad sattuda ka võõrastesse populatsioonidesse ja rassidesse, viies kaasa oma geenid. Geenid tavaliselt ei rända liigist välja, sest ühe liigi isendid looduslikes tingimustes reeglina ei ristu teise liigi isenditega. Liik on *geneetiliselt suletud süsteem*, nagu me ütleme.

Uue liigi tekkimine tähendab seega, et mõni liigisisene isendite rühm saavutab mingisugusel põhjusel oleku, kus enam ei toimu geenide vahetamist lähteliigi esindajatega. Kuidas selline seisund saavutatakse, ongi küsimus, mis kõige rohkem huvi pakub.

Et liikide tekkimiseks kulub inimese elueaga võrreldes väga palju aega, ei ole võimalik jälgida otseselt selle kulgu ning tuleb pöörduda kaudsete tõendite poole. Üheks selliseks kaudseks tõendiks on vaheastmete ja üleminekuvormide kindlakstegemine — võte, mida kasutavad oma objektidel laialdaselt nii arheoloog, ajaloolane kui paleontoloog. Sobivate vaheastmete paigutamine õigesse järjekorda peaks andma enam-vähem õige pildi ka «liigiks saamise teest». Meie teadmised liigi sisemisest struktuurist suunavad mõtte vaheastmete otsimisel eelkõige populatsioonidele ja alamliikidele.

Paljudes liikides on tõepoolest leitud populatsioone, mis esindavad pidevaid lahknemise astmeid geenide vabalt vahetamiselt selle täieliku puudumiseni. Populatsioonidevahelise geenide rände võimaluste üle otsustatakse vastavate populatsioonide vahel aset leidvate ristumiste edukuse alusel. Näiteks täheldatakse viljakuse järkjärgulist langust mõningate aerjalaliste vähkide eri populatsioonide ristumisel Inglismaalt Itaaliani, millest tehakse

järeldus, et väheneb järk-järgult ka geenide vahetamise võimalus vastavate populatsioonide vahel.

Et ruumiliselt üksteisest lahutatud rassid võivad olla vaheastmeteks ristumisbarjääri väljakujunemisel, selle kasuks räägivad alljärgnevad näited. Hariliku faasani (*Phasianus colchicus*) Formoosalt pärineva rassi isendid ristuvad Jaapanis elutseva rassi isenditega, kuid ainult 87% munadest osutub viljastatuks ning umbes pooled tibudest arenevad täiskasvanuiks. Veelgi kaugemale on arenenud ristumisbarjäär rasvatihase rasside vahel. Rasvatihase Euroopa rass (*Parus major major*) ja Kaug-Ida rass (*P. m. wladiwostokensis*) on sedavõrd eristunud, et nad praktiliselt enam ei ristu.

Küllalt tuntakse juhte, kus eri rassidesse ja isegi eri liikidesse kuuluvad isendid on katsetingimustes ristumisvõimelised ja annavad ka viljakaid järglasi, kuid looduses reeglina ei ristu, kuigi kasvavad lähestikku või samas maakohas. Näiteks lõvilõual *Antirrhinum glutinosum* on Lõuna-Hispaanias, Sierra Nevada mäenõlvadel kujunenud kaks külmakindluse poolest märgatavalt erinevat rassi: üks kasvab kõrgemates, teine — madalamates piirkondades. Nad on ristumisvõimelised ja nende vahel puudub looduses ka ruumiline barjäär, sest neid tolmeldavad putukad on võimelised ületama eraldavat vahemaad. Ometi jäävad need rassid looduses eraldatuks.

Plataanide perekonna kaks hästi tuntud liiki — Põhja-Ameerikast pärinev *Platanus occidentalis* ja Ees-Aasiast pärit olev *P. orientalis* erinevad märgatavalt oma vegetatiivsete osade kui ka viljade poolest ning looduses ei ristu (kuigi kasvavad kõrvuti Euroopa parkides). Ometi annab nende kunstlik hübridiseerimine eluvõimelisi ja viljakaid järglasi.

Analoogiliselt võib saada aaskannikese ja põldkannikese hübriide, kuigi looduses esineb neid väga vähe.

Mis põhjusel väheneb või koguni katkeb looduslikes tingimustes ristumine paljude rasside ja enamiku liikide vahel? Esimesel pilgul mõistatuslik nähtus muutub märksa arusaadavamaks, kui uurime lähemalt vastavate organismide ehituse ja käitumise iseärasusi. Märkame mitmesuguseid huvitavaid ja «kavalalt» kujundatud vahendeid ja võtteid, mille abil välditakse ristumist võõra liigi või rassi isenditega.

Ristumist võib takistada elupaikade erinevus, nn. e l u-

paigaline isolatsioon, mida kohtame sagedamini taimedel. Loomade liikuva eluviisi tõttu ei etenda elupaigaline isolatsioon kuigi suurt osa nende eraldatuse kujunemisel. Seevastu kohtame loomariigis sagedasti sigimispaikade erinevust: lähedased liigid ja rassidki eelistavad sigimiseks erinevaid piirkondi. Kahe kärnkonna liigi — *Bufo americanus* ja *B. fowler* — levilad kattuvad osaliselt, võimalikku ristumist takistab aga asjaolu, et liigi *B. fowler* isendid tulevad kudema tiikidesse ja suurematesse vihmaveeloikudesse, liigi *B. americanus* isendid — madalatesse lompidesse ja ojakäärudesse. Rändlinnud tulevad tavaliselt tagasi oma vanadesse pesapaikadesse, veelgi enam — endiste partnerite juurde. Pesapaiga- ja paaritruudus aitavad edukalt vältida juhuslikke kohtumisi «võõrastega».

Üht looduses, eriti taimeriigis levinud isolatsioonimehhanismi tutvustavad meile leedriliigid. Punane ja must leeder kasvavad Saaremaal lähestikku ja neid võib ilma raskusteta ristata. Looduses aga värdasid ei teki, selle hoiab ära erinevus paljunemisaegades ehk aastaajaline isolatsioon. Must leedripuu õitseb tunduvalt hiljem kui punane leedripuu. Kalifornias tuntakse viit küpressiliiki kümne alamliigiga. Kõigi nende omavahelist ristumist takistab erinev tolmlemisaeg.

Loomariigis kohtame aastaajalist isolatsiooni sagedamini veeloomadel. Nii on paljudel kaladel (karplastel, lõhilastel, räimel, heeringal) välja kujunenud kevadise ja sügisese kudemisperioodiga vormid. Meie veteski tuntakse näiteks kevad- ja sügisräime.

Kas olete tedremängu jälgides, ööbiku suveöist laulu või konnade «kontserti» kuulatades ja paabulinnu uhkeldavat kõnnakut vaadeldes mõtelnud, miks nad seda kõike nii teevad? Heast meelest, ilusa kevadilma pärast või koguni inimese silma- ja kõrvaröömuks? Ei seda ega teist. Loomade paaritumiseelsel käitumisel on suur tähtsus nende liigi või rassi «puhtuse» säilitamise seisukohalt. Eri liikidel ja vahel ka rassidel on oma tavad ja «kombed», mis aitavad ära tunda sobivaid soopartnereid ja vältida juhuslikke paaritumisi võõra liigi isenditega. Partneri peibutamiseks ja paelumiseks toimuvad paarimismängud, kõlavad meloodilised trillerid, lastakse käiku isegi asjaomane «parfümeeria» — mitmesugused liikidele iseloomulikud lõhnad. Kõik see kokku moodustab erilise isolat-

sioonivormi, mida nimetatakse etoloogiliseks[1] isolatsiooniks.

Värvide ja vormide tähtsus nägemisvõimega loomade paljunemisel on loodusteadlastele ammu tuntud. Näiteks teatakse mitmeid kõdukärbse liike, kelle isasloomad ei taha pimedas paarituda.

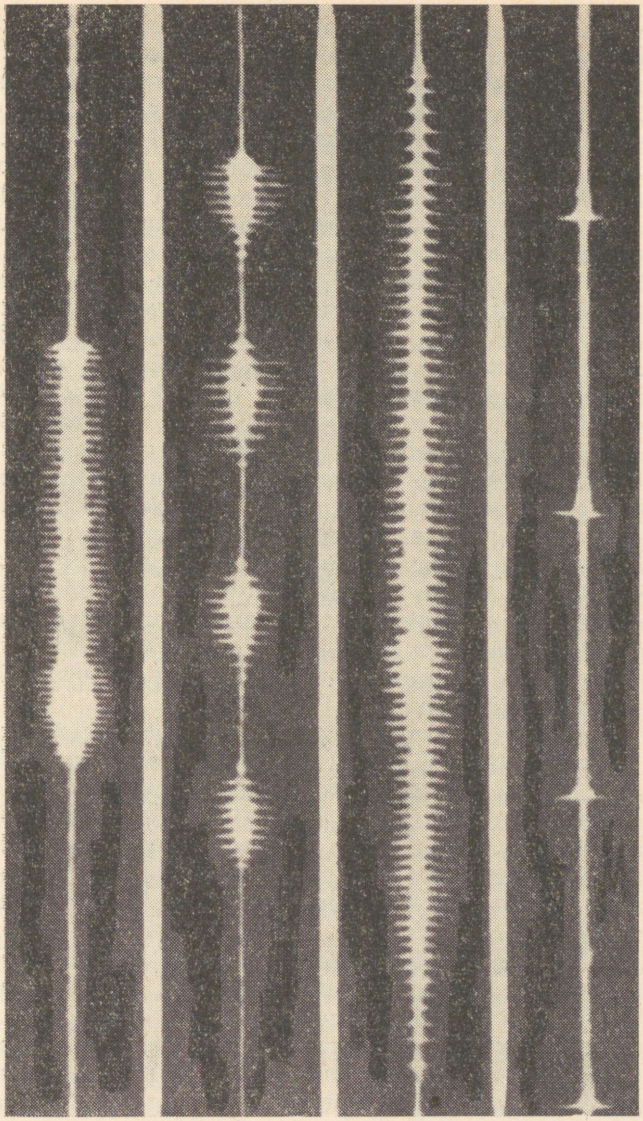
Laule, hüüdeid jt. helisignaale iseloomustab suur täpsus ja eripärasus, mistõttu nad sobivad isolatsioonisignaalideks pareminigi kui nägemisega seotud stiimulid. Mitmesugused helisignaalid on peale lindude väga levinud kahepaiksetel ja sihktiivalistel. Mõned samas paigas elutsevad konnaliigid erinevad näiteks oma kutsehüüu kestuse poolest: kärnkonnal *Bufo speciosus* kestab kutsehüüd 0,6 sekundit, lähedasel liigil *B. cognatus* — 1 minut.

Äsja nukust väljunud emane ööliblikas võib isaseid ligi meelitada sadade meetrite, isegi kilomeetrite kauguselt — talle omaste lõhnade abil. Kui suurt osa etendavad liigiomased keemilised ained putukate paljunemisel, ilmneb katsetest tundlate amputeerimisega: emastel putukatel nõrgeneb tunduvalt võime eristada oma ja võõra liigi isaseid.

Loomade paaritumiseelse käitumise uurimine näitab, et selle käigus avaldavad isas- ja emasloomad üksteisele teatavat stimuleerivat mõju, kuni mõlemad saavutavad edukaks kopulatsiooniks vajaliku füsioloogilise valmisoleku. Isasloomad on reeglina aktiivsemad, kuid valivad vähem. Suur sperma hulk võimaldab isastel viljastada paljusid emaseid, emasloomadel on munade piiratud arvu tõttu aga oluline, et nad alati saaksid viljastatud kõige sobivama partneri poolt. Emasloomade valivast käitumisest paaritumiseelsel perioodil oleneb suurel määral tulevaste loodete eluvõime ja sobivus elutingimustega.

Kaladel, putukatel, vähilaadsetel ja limustel täheldatakse erinevusi eri liikide suguelundite ehituses, mis võib samuti osutuda oluliseks takistuseks ristumisele. Viimast tuntakse kui mehaanilist isolatsiooni. Üldiselt sama liigi vastassugupoolte genitaalid sobivad nagu lukk ja võti, eri liikidel nad erinevad aga märgatavalt. Tse-tse kärbse eri piirkondadest pärinevate alamliikide genitaalid

[1] Etoloogia (kr. *ēthos* asupaik, komme) — teadus loomade käitumistavadest.



Joon. 37. Nelja sümpatrilise konnaliigi (*Crinia pseudinsignifera, C. insignifera, C. subinsignifera, C. sloaney*) kutsehüüdude fonogrammid.

võivad sedavõrd erineda, et paaritumine eri alamliikidest isendite vahel kutsub esile emase kärbse surma.

Taimeriigis kohtame analoogilist nähtust mõningatel putuktolmlejatel liikidel, eeskätt orhideedel ja angervarrelistel. Näiteks perekonna *Asclepias* liigid erinevad üksteisest nii oma polliiniumide kui ka emakasuudme kuju poolest sedavõrd, et ühe liigi polliinium ei sobi teise liigi emakasuudmele ning liikidevaheline ristumine looduses puudub täielikult.

Kõik eespool kirjeldatud isolatsiooniviisid takistavad viljastumise toimumist: vastavad organismid ei puutu kokku ruumilise ja ajalise lahutatuse või käitumuslike iseärasuste tõttu või kui kohtuvadki, siis ei võimalda nende suguelundite erinev ehitus edukat kopulatsiooni. Kõikidel liikidel ei ole aga selliseid, juba «eemalt toimivaid» vahendeid ekslike paaritumiste vältimisteks ja sobimatus ilmneb alles p ä r a s t paaritumist, paaritumisjärgsete isolatsioonimehhanismide tegevusse astumisel.

Paaritumisjärgsete isolatsioonimehhanismide hulka kuulub kahtlemata viljastamise ärahoidmine s u g u r a k k u d e h u k k u m i s e teel. Nii võivad emaslooma juhteteedesse sattunud liigivõõrad seemnerakud hävida antigeense reaktsiooni tõttu enne munarakuni jõudmist. Mõnel juhul ei suuda seemnerakud läbi tungida võõra liigi munaraku membraanist.

Ka taimedel tuntakse juhtumeid, kus seemnerakud ei jõua tungida ühel või teisel põhjusel munarakuni. Ühe liigi tolmuterad ei hakka tavaliselt idanema teise liigi emakasuudmel või ei suuda kasvada lootekotini (näiteks pikema emakakaela tõttu). Ogaõuna perekonna liikide ristamisel on kindlaks tehtud, et oma liigi emakakaelas kasvavad tolmuterad kiiremini kui võõraste liikide emakakaelas.

Esineb olukordi, kus munarakk viljastatakse teise rassi või liiki kuuluva isendi seemneraku poolt, lõigustuminegi algab normaalselt, kuid arenev l o o d e h u k k u b varem või hiljem. Taimedel on niisugune isolatsioonimehhanism kõige sagedasem. Loodete hukkumise põhjuseks on mitmesugused häired arenguprotsessides, mis võivad viia elutegevuse katkemisele igal staadiumil viljastamise momendist kuni täiskasvanud isendini. Niisuguste häirete aluseks arvatakse omakorda olevat sobimatus kromosoomikomplektide vahel või areneva loote ja emaorganismi vahel.

Viimasel juhul saab hübriidseid looteid päästa, kasvatades neid vastaval kunstlikul söötmel. Nii on üles kasvatatud isegi eri perekondade vahelisi (näiteks rukki ja odra ristamisest saadud) hübriide.

Mõningate tubakaliikide vaheliste värdade ebanormaalsus avaldub kasvajate moodustumises nende vegetatiivsetel osadel.

Mõnikord arenevad hübriidsetest loodetest täiskasvanud isendid, kuid viimased ei anna normaalseid järglasi või jäävad täiesti viljatuks. Hübriidide viljatus kuulub isolatsioonimehhanismide hulka, mille kohta kehtib hästi vanasõna «parem hilja, kui ei kunagi». Põhjuseks on vanemate kromosoomide või geenide sobimatus. Vanemate kromosoomid ei moodusta meioosis paare või ei jaotu võrdselt tekkivate tütarrakkude vahel, mis kõik viib viljastamisvõimetute sugurakkude kujunemisele.

Tuntud näiteks värdade viljatusest on hobuse ja eesli järeltulijad — muulad. Veiste ristamisel jaki või piisoniga jäävad viljatuks ainult isased järglased.

Vahel osutuvad elu- või sigimisvõimetuks alles värdade teise põlvkonna esindajad. Seda on täheldatud mõnedel puuvillapõõsaste, paplite ja kuldvitsade liikidel. Londoni ja Napoli ümbrusest pärinevate haritriitoni geograafiliste rasside ristamisel saadakse 80% normaalselt arenevaid vastseid, teises põlvkonnas osutub eluvõimelisteks juba ainult 4% vastseid.

Nii taimedel kui loomadel esinevate isolatsioonimehhanismide uurijad on arvamusel, et enamasti toimib samaaegselt mitu isolatsioonimehhanismi. Üks teguritest osutub aga tavaliselt valitsevaks. Loomadel (eeskätt kõrgematel) on kõige määravamaks kujunenud etoloogiline isolatsioon, taimedel — hübriidide viljatus.

Olles kirjeldanud mitmesuguseid vahendeid ja mehhanisme, mille abil liigid väldivad segunemist ja hoiavad ennast looduses «puhtana», oleme jõudnud tubli sammu võrra ligemale ristumisbarjääri olemuse ja kujunemise mõistmisele. Kõik see on aga ainult esimene samm probleemi lahendamise suunas. Kerkib ju kohe järgmine küsimus: kuidas on need mitmesugused ristumist takistavad barjäärid välja kujunenud? Valmis isolatsioonimehhanismide tundmine asetab meid inimese olukorda, kes satub kinno alles seansi lõpul ja peab viimaste kaadrite järgi otsustama filmi eelneva sisu üle.

Vestleme jälle geenidest

Isolatsioonimehhanismide tekkimine ja uue liigi moodustumine saab alguse mingisuguses geograafilises isolaadis, ütleb liigiõpetuse tuntud eriteadlane Mayr. Geograafiline isolaat on võtmeühikuks liikide tekkimisel. Selleks võib olla üksik populatsioon, populatsioonide kogum või ka ainult osa mõnest populatsioonist, mis satub ruumilisse eraldatusse liigi ülejäänud populatsioonide suhtes.

Küsimuse paremaks mõistmiseks teeme kujuteldava retke läbi kujuteldava liigi levila. Oma teel kohtame me mitmesuguseid populatsioone. Ka väheste kogemustega vaatleja võib märgata suuremaid või väiksemaid erinevusi eri populatsioonidesse kuuluvate isendite tunnustes. Liigi levila keskmistes osades paiknevad populatsioonid sarnanevad rohkem üksteisega, moodustades liigile iseloomuliku keskmise «tüübi»; levila äärealadele liikudes kohtame aga järjest rohkem ja rohkem keskmisest kõrvalekaldunud tunnustega populatsioone. Iga üksik piirdeala populatsioon on seejuures seesmiselt ühtlasem — monomorfsem, nagu ütlevad süstemaatikud. Viimase põhjuseks on asjaolu, et servaala populatsioonid rajatakse sageli väheste isendite, mõnikord isegi üheainsa viljastatud emasorganismi poolt.

Lisaks tunnustele erinevad liigi üksikud populatsioonid veel ühe olulise omaduse poolest, mis inimese silmale otseselt ei ole nähtav: nad erinevad geenide vahetamise ulatuselt. Keskmised populatsioonid, olles igast küljest ümbritsetud teiste sarnaste populatsioonidega, paiknevad sõna otseses mõttes «geenide voolu» sees, äärmistesse populatsioonidesse rändab vähem geene — nad on geneetiliselt märksa vaesemad.

Ei saa aga öelda, et perifeersetesse populatsioonidesse ei satuks üldse võõraid geene sisemistest piirkondadest. Suurema asustustiheduse tõttu levila keskmistes osades siirdub osa isendeid sealt aeg-ajalt piirialadele «paremaid jahimaid otsima». Leidnud uues kohas soopartneri, «lülitavad» nad oma geenid kohaliku populatsiooni genofondi ja — «rikuvad» sellega viimase koostist. Katsume lähemalt selgitada seda esimesel pilgul vasturääkivana tunduvat mõtet (oleme ju seni korduvalt rõhutanud, et päri-

likkustegurite segunemine ja kombineerumine on liigile kasulik: annab materjali uute kohastuste tekkeks, tasandab mutatsioonide kahjulikku toimet ja kutsub esile heteroosi — hübriidsete järglaste suurema elujõulisuse).

Süstemaatikutele on hästi tuntud liigi levila piiride «lainetamise» nähtus — aeg-ajalt tungivad üksikud isendid üle levila tavaliste piiride ja rajavad seal väikesi kolooniaidki, kuid varem või hiljem nad tõmbuvad tagasi või lihtsalt hukkuvad. Enamiku piiriäärsete, vähestest isenditest koosnevate populatsioonide lühiealisus on suurel määral tingitud äärealade karmidest ja ebasoodsatest tingimustest — keskkond esitab siin organismidele sageli nõudeid, mille suhtes liigiomane pärilikkuse programm ei näe ette vajalikke reaktsioone. Uues kohas püsima jäämise üheks oluliseks tingimuseks on uute, kohalike kohastuste kujunemine.

Kui niisuguses piiriäärses või isegi piiri ületanud populatsioonis kujunevadki valiku survel antud tingimustele sobivad kombinatsioonid ja tekib eeldus uue ala püsivamaks asustamiseks, lõhub iga levila keskosast sisserännanud geen neid kombinatsioone ja koos sellega moodustuma hakanud tasakaalu kohaliku pärilikkuse programmi ja keskkonna vahel. Liigile optimaalsetes tingimustes (levila keskosas) väljakujunenud genotüübid ei sobi ääremaade karmidesse oludesse. Oletame, et mingi taimeliigi levila piirialadel valitseb märksa jahedam kliima. Seal võivad püsima jääda ja levida vaid isendid, millel vastavate geenide tõttu on mingisugused külmakindluse eelised, näiteks punased pigmendid, arengutsükli kiirem läbimine vm. Kui sinna satuvad «külmaõrnad» isendid sisepiirkondadest, «lahjendavad» nad oma geenidega kohapealse genofondi vastupidamisvõimet külmale.

Seni öeldust võime teha järelduse, et populatsioon ei suuda edukalt okupeerida uut ala väljaspool liigi levila piire, kuni ei katke täielikult geenide sisseränne sisemistest populatsioonidest, kuni ei teki isolaat.

Jättes esialgu käsitlemata tegurid, mis tingivad või soodustavad niisuguste isolaatide kujunemist, püüame luua kujutluse ühe ruumiliselt teistest populatsioonidest eraldatud organismide rühma edasisest saatusest.

Pärast eraldumist hakkavad meie populatsiooni genofondis toimuma mitmesugused muutused ja ümberkorraldused, mida mõned autorid nimetavad g e n e e t i l i s e k s

revolutsiooniks. Nendel muutustel ja muutuste põhjustel tahamegi alljärgnevalt peatuda.

Teame, et looduslikes populatsioonides toimub pidevalt pärilikkustegurite kombineerumine ja aeg-ajalt ka muutumine — muteerumine. On vähe tõenäoline, et isoleeritud populatsioonis toimuksid täpselt samasugused ja sama sagedusega mutatsioonid kui liigi ülejäänud populatsioonides. Veel väiksem on tõenäosus, et ristumisel kujuneksid analoogilised kombinatsioonid.

Edasi on põhjust nimetada geneetilis-automaatseid protsesse kui üht tegurit, mis võib süvendada erinevusi isolaadi ja ülejäänud liigi genofondide vahel. Kui algselt ühtne populatsioon jaotub mingisuguse barjääri tõttu kaheks osaks, millest üks sisaldab vaid vähesel arvul isendeid, siis läheb viimase valdusesse ka vaid teatav osa esialgsest genofondist. Millised alleelid satuvad väikesesse isoleeritud isendite gruppi, on suurel määral juhuslik. Oletame näiteks, et vulkaanipurske tagajärjel kerkib ookeanis uus saar. Lähedaselt mandrilt võivad siia lennata teatava linnuliigi üksikud esindajad. Nende poolt kaasatoodav väike genofond ei saa täielikult sarnaneda mandri populatsiooni omaga ega vastata mitmekesisuselt sellele.

Nii mutatsioonid, rekombinatsioonid kui ka geneetilis-automaatsed protsessid võivad põhjustada teatavaid muudatusi isoleeritusse sattunud populatsiooni genofondis. Tuleb aga rõhutada, et need tegurid iseendast ei suuda muuta populatsiooni üldist arengusuunda. Puuviljakärbsel võivad mutatsioonide tõttu muutuda punased silmad valgeteks, pruunikas tagakeha mustaks või köndistuda tiivad — ta jääb ikkagi puuviljakärbseks. Üksik mutatsioon ei kujunda uut liiki.

On teada, et mõned pikemat aega isoleeritud populatsioonid jäävad üllatavalt sarnasteks oma lähtepopulatsioonidega. Põhjuseks on asjaolu, et liigi ajaloolise arengu käigus väljakujunenud «kontrolörid» — nii vastavate geenide kui ka mitmesuguste geeniväliste süsteemide näol — püüavad nivelleerida juhuslikke muutusi pärilikkuse materjalis.

Olukord muutub, kui vahele astuvad mitmesugused keskkonnatingimused valikutegurite näol. Piiriäärsete isolaatide keskkond ei sarnane kunagi liigi optimaalsele keskkonnale levila keskosas: siin võib olla erinev pinnas,

isesugused kliimatingimused, uued vaenlased ja konkurendid. Teiste sõnadega, muutub valiku suund ja surve.

Seega hakkavad eraldusse sattunud väikestes populatsioonides toimima uut laadi valikutegurid lähtepopulatsioonidest erinevale geneetilisele materjalile. Viimane aga tähendab erisugust reageerimist keskkonna mõjutustele: isoleeritud populatsioonid «ei arvesta» enam teiste populatsioonide poolt leitud «lahendustega», ei lase ennast mõjutada teiste populatsioonide «programmist» ja toimivad vastavalt «oma äranägemisele».

Tulemused ei lase ennast kaua oodata. Ebasoodsates tingimustes viib väikeste populatsioonide «geneetiline vaesus» sageli nende kiirele hukkumisele. Teatud juhtudel osutuvad väikesed kolonisaatorid aga üsnagi edukaiks ning rajavad eluvõimelisi, püsima jäävaid populatsioone. Mingi uus sobiv geenide kombinatsioon levib sellises väikeses populatsioonis tunduvalt kiiremini kui mõnes suures, paljude tasakaalustavate mehhanismide abil kaitstud populatsioonis. Valikulise väärtuse omandavad eelkõige need kromosoomide või geenide muutused, mis takistavad ristumist naaberpopulatsioonidega ja aitavad sellega vältida ristumiste lõhustavat toimet. Väikestes populatsioonides võib seega aset leida kaks vastandlikku nähtust: kas kiire väljasuremine või kiire ümberkohastumine uute tingimustega. Viimane tähendab märgatavaid muutusi organismide ehituses, elutegevuses, viljakuses, käitumises ja muus. Geograafiline eraldis võib saada uue liigi tekkekoldeks. Võib leida isolaate kõigil liigitekke astmeil. Mõned neist on veel alamliigid, teised juba uued liigid.

Uue liigi tekkimise seisukohalt on oluline, et ruumilise eraldatuse perioodil kujuneksid vastaval populatsioonil nii vajalikud kohastused uue elupaiga suhtes kui ka mõni eespool kirjeldatud isolatsioonimehhanismidest. Kohastuste tekkimisest loodusliku valiku teel on meil juba küllalt juttu olnud. Peatume sellepärast veel mõne sõnaga sellel, kuidas seletatakse tänapäeval isolatsioonimehhanismide tekkimist.

Levinumad on kaks teooriat. Ühe teooria järgi, mida on pooldanud Weismann, Sturtevant, Dobzhansky jt. tuntud geneetikud, tekivad vajalikud isolatsioonimehhanismid loodusliku valiku tagajärjel. Populatsioonidevahelised hübriidid osutuvad vähem elujõulisteks ja kõrvaldatakse

valiku poolt, juhuslikult tekkinud isolatsioonimehhanismidega isendid aga säilivad ja paljunevad.

Kõikide liikide pärilikkuse materjali võib selle teooria järgi võrrelda künkliku maastikuga, milles iga kõrgendik kujutab ühte liiki kuuluvate isendite genofondi — antud tingimustega sobivamad ja järelikult suurema sagedusega geenide kombinatsioonid moodustavad künka tipu, vähem sobivamatest ja järjest väheneva sagedusega kombinatsioonidest kujunevad nõlvad. Orud kõrgendike vahel tähistavad liikidevahelisi ristumisbarjääre — geenide kombinatsioone, mis ei anna elu- ja paljunemisvõimelisi isendeid. Ristumisbarjäärid kujunevad sellepärast, et kõigi võimalike geenikombinatsioonide seas esineb alati ka selliseid, mis osutuvad täiesti sobimatuteks kas elutingimuste suhtes või pärilikkuseaparaadi enda terviklikkuse seisukohalt. Hukkub ju suur hulk looteid emaihus enne kokkupuutumist keskkonna ja selle valivate teguritega.

Teine teooria (Darwin, Muller jt.) seletab isolatsioonimehhanismide tekkimist kui alamliikide ja liikide kujunemise aluseks oleva geneetilise lahknemise juhuslikku kaasprodukti.

Mõlemal teoorial on oma nõrgad küljed ja lahendamata küsimused, mille analüüs ei mahu käesolevasse lühiülevaatesse. Kompromisliku lahendusena võib esialgu vastu võtta Mayri seisukoha, et mõned isolatsioonimehhanismid omandatakse ilma valikuta, teised aga valiku käigus. Et paljudel juhtudel hübriidide viljatus kujuneb välja ilma vastavate populatsioonide otsese kokkupuuteta ja seega nendevaheliste hübriidide elujõulisuse kontrolli võimaluseta loodusliku valiku poolt, on põhjust arvata, et see isolatsioonimehhanism tekib ilma valiku osavõtuta. Kui niisugused populatsioonid puutuvadki edaspidi tegelikult kokku, ei anna nad hübriidseid järglasi või järglased jäävad viljatuks. Et sobimatus ilmneb alles pärast viljastamist, raisatakse sellisel juhul sugurakke, eriti munarakke. Seepärast on mõeldav, et edaspidi astub jõusse ka looduslik valik, igati soodustades niisuguste tunnustega (näiteks paaritumiseelse käitumisega) isendeid, kes juba eelnevalt «oskavad» vältida kohtumisi (või vähemalt kopulatsiooni) võõraste partneritega ja väldivad sellega sugurakkude raiskamist.

Kuid looduses esineb ka vastupidiseid juhtumeid: kuju-

neb välja erisuguse käitumise või erinevate paljunemisaegadega seotud barjäär populatsioonide vahel, mille isendeid võib edukalt ristata katsetingimustes.

Olgu siis loodusliku valiku osalemisel või ilma, isolatsioonimehhanismide algse tekkimise aluseks peavad olema mingisugused muutused pärilikkuse materjalis — kromosoomides või geenides. Kaasaegne geneetika tunneb asjakohaseid näiteid. Nii saadi NSVL TA Eksperimentaalbioloogia Instituudis juba 30-ndatel aastatel katseliselt puuviljakärbse rasse selliste kromosoomide komplektiga, mis ei võimalda nende ristumist normaalsete kärbestega. Viljatust põhjustavaid geene on leitud ka päevalilledel. Enamikul juhtudel ei põhjusta viljatust üksikmutatsioon, vaid tervete genotüüpide sobimatus.

Lõpetame sellega ülevaate liikide tekkimise geneetilisest küljest ja siirdume nende nähtuste ja tegurite juurde, mis võimaldavad isolatsioonimehhanismide väljakujunemiseks vajaliku ruumilise isoleerituse tekkimist ja määravad uute liikide püsimajäämise looduses.

Kõik teed ei viü Rooma

«Mittetäielikest liikidest» mitmesuguste ruumiliste isolaatide näol jõuab ainult väike osa uute liikideni, suurem osa sureb välja enne liikideks eristumist. Mayri andmeil tekib selliseid isolaate 50—500 korda rohkem kui uusi liike. Nad on omamoodi «proovikivideks» uute liikide sepistamisel.

Põhjusi väikeste isoleeritud populatsioonide väljasuremiseks on mitmeid. Nende «geneetilisest vaesusest» ja selle tagajärgedest tegime lähemalt juttu eelmises osas. Järgnevalt tahame tähelepanu juhtida organismide elupaiga ja käitumise iseärasustele kui liigitekke teguritele.

Nagu juba korduvalt märgitud, sõltub uute liikide tekkimine suurel määral r u u m i l i s e e r a l d a t u s e väljakujunemisest. Eraldatust võivad kindlustada mitmesugused veekogud, samuti mäed, suured jäämassid, koopad, lihtsalt ruumiline kaugus. Parasiitseid organisme lahutavad peremeesliigid. Paljudele loomadele saavad olulisteks tõketeks erinevused taimekooslustes. Metsa vahel-

dumine savanni või kõrbega tähistab ka eri loomaliikide levila piiri.

Tuleb aga mõista, et ruumiline eraldatus ei vii iseendast uute alamliikide või liikide tekkimisele. Ruumiline isolatsioon on enamasti suhteline — ei suuda kindlustada täielikku eraldatust. Teatavatele liikidele ei ole Atlandi ookeangi ületamatuks takistuseks. Igal aastal ilmuvad mõned Ameerika linnud või putukad Inglismaa kallastele. Kogu Havai saarte loomastikku peetakse aga üleookeanilise koloniseerimise tulemuseks — pärineb Polüneesiast või Ameerikast. Madagaskari saarele arvatakse olevat toimunud vähemalt viis sisserännet Aafrika mandrilt.

Edasi tuleb märkida, et vastava ala eluta ja elusa looduse iseärasused mõjutavad eri liikide populatsioone erineval määral, sõltuvalt vastavate organismide füsioloogilistest ja psüühilistest omadustest. Teiste sõnadega: eri liigid reageerivad ruumilistele takistustele omamoodi.

Ruumiliste isolaatide kujunemine sõltub näiteks organismide levikust — selle ulatusest, kiirusest, viisist. Organismidel, keda tuntakse kosmopoliitidena (näiteks tuunikaladel maailmameredes, mõnedel eostega levivatel sõnajalgadel nagu habras põisjalg või kilpjalg) puuduvad praktiliselt ruumilised tõkked leviku teel, mistõttu piirdub ka liigiteke geograafiliste isolaatide kaudu.

Ka meile liikumatutena tuntud taimed ja mitmed paigalelavad loomad (korallid, meriliiliad jt.) võivad üsna ulatuslikult levida. Õistaimed rändavad peamiselt seemnete abil ning neil on seemnete ja viljade levitamiseks välja kujunenud mitmesugused huvitavad kohastused: viljade ere värvus ja lihakad kestad, et linnud neid leiaks ja kaugemale kannaks, lennukarvad, tiibjad jätked jm. Paigale kinnitunud loomad levivad oma liikuvate vastsete abil. Mõnede korallide vastsed võivad enne kinnitumist läbida meres mitu tuhat miili. Ei maksa siis imestada, et niisugustel organismidel ei teki uusi liike isegi Vaikse ookeani tohututes avarustes ja rannikuliigid rändavad ka sellistele kaugetele saartele nagu Püha Helena ja Havai.

Kõrgematel loomadel etendavad ruumiliste isolaatide kujunemisel olulist osa psüühilist laadi tegurid. Paljud loomad eelistavad üldiselt oma kodupaika ja ilmutavad üsna tugevat kiindumust kord valitud elukoha suhtes. Seda tuntakse mitte ainult lindudel, vaid ka teistel loomadel, näiteks putukatel. Elupaiga valik ja kord vali-

tud koha säilitamine vähendavad märgatavalt isolaatide kujunemise võimalusi väljaspool liigi levila piire.

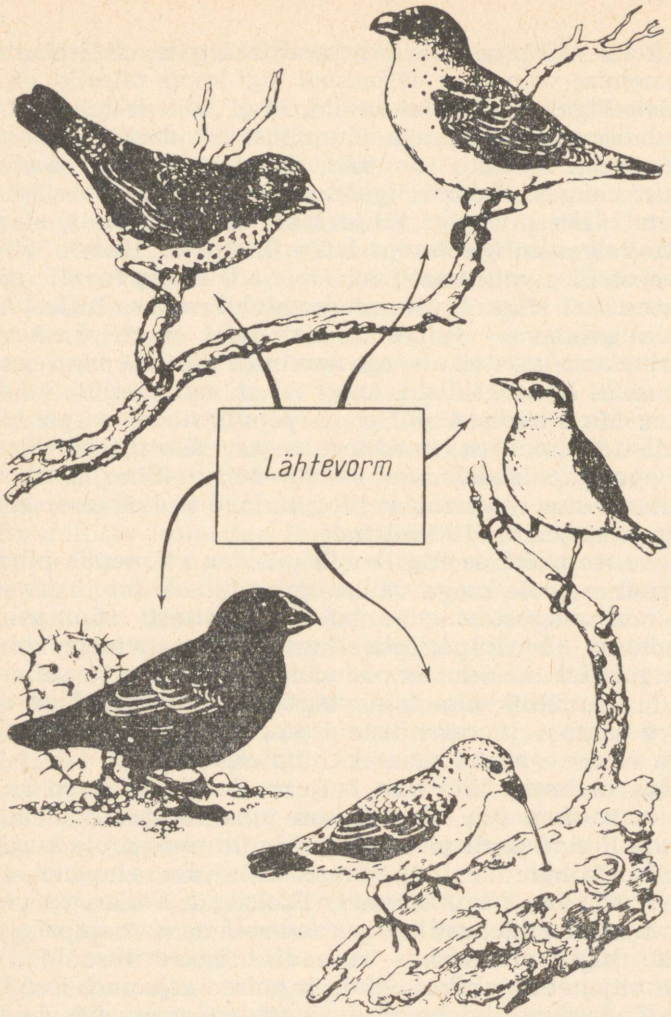
Kõik liigid ja populatsioonid, isegi kõik isendid samas populatsioonis ei ole aga ühesuguse «kodumaa-armastusega»: alati leidub rahutuid, keda rännukihk kannab kodust kaugele. Loomariigiski on oma «maadeavastajad», kelleta oleks praegugi tühje saari ja asustamata alasid. Väike-valgesilm (*Zosterops lateralis*) ületas 1856. a. 2000-kilomeetrilise vahemaa Tasmaanialt Uus-Meremaale ning muutus seal kõige tavalisemaks laululinnuks. Talle lähedalt sugulane — valgesilm Salomoni saarte keskosast (*Z. rendovae*) — ei ole aga suutnud ületada isegi paari kilomeetri laiusi tõkkeid, kuigi tal on samasugune lennuvõime. Must-kärbsenäpi Soome populatsioonides pöördub ainult 1% noortest isenditest tagasi sünnipaika, Kesk-Euroopa populatsioonides — 20—30%. «Soomlased» on hiljutised sisserändurid, kelle genofondis «koduarmastus» ei ole veel jõudnud kinnistuda.

Isendite püsimine liigi levila piirides või nende piiride ületamine ei ole seega väline, juhuslik nähtus, vaid sõltub mitmesugustest sisemistest teguritest: sünnipaigatruudusest, levikuperioodi kestusest, vanemate poolt ülesnäidatud hooldusest, elupaiga valikust ja teistest omadustest. Kõik nimetatud tegurid mõjutavad tugevasti leviku ulatust ja ruumiliste isolaatide kujunemist, olles seega määravateks teguriteks liigitekkes.

Väga oluliseks liigiteket mõjutavaks teguriks on asjaolu, et suurem osa elupaiku on juba asustatud olemasolevate liikide poolt ja uutel liikidel lihtsalt ei ole kusagil tekkida. Mingi uue liigi teke eeldab vaba elupaika ehk v a b a n i š š i, nagu ütlevad ökoloogid. Seejuures peab rahutu ränduri geneetiline pärand sobima uue elupaigaga.

Uue liigi tekkimiseks ruumilise isoleerituse teel on seega vaja, et satuksid kokku järgmised asjaolud: isendite väljarändamine liigi levila piiridest, vaba elupaiga leidumine, ruumiline isoleeritus (s. o. sideme katkemine endise populatsiooniga), kohastumine uue elupaiga tingimustega ja ristumisbarjääri tekkimine ruumilise eraldatuse perioodil. Alles kõik need tegurid kokku võimaldavad kujuneda uuel liigil.

Tüüpiliseks näiteks uute liikide tekkimise kohta ruumilise eraldatuse teel on Galapagose saarte vindid. Praegu eristatakse Galapagose saartel 14 eri liiki vintlasi, kes



Joon. 38. Galapagose vinte.

jaotatakse kuude perekonda. Pärinevad nad aga kõik ühest liigist, võimalik, et ühestainsast vanemate paarist, kes sattus siia juhuslikult Lõuna-Ameerika mandrilt. Liikide vahel on tekkinud ristumisbarjäär ja nad on kohastunud erinevate toitumisviisidega: toituvad erineva suuruse ja

kõvadusega seemnetest, viljadest, taimekudedest, õiemahlast, putukatest ja nende vastsetest. Viimane kajastub nende kehamõõtmetes, noka kujus ja suuruses. On tekkinud omapäraseid kohastumisi. Näiteks *Cactospiza pallida* uuristab putukate otsingul oma nokaga puukoort ja sondeerib siis õõnsusi kaktuselt võetud ogaga või mõne oksaraokesega. See omapärane käitumisviis asendab linnul pika keele puudumist ja on üheks näiteks «tööriista» kasutamise kohta lindudel. Vindiliikide levilad on vägagi erinevad: mõned liigid asustavad praegu kuni 16 eri saart, teised esinevad kahel-kolmel saarel, kuid leidub ka liike, mille levila piirdub ühe saarega.

Sümpatrilistest liikidest ja nende tekkimisest

Üldtunnustatud seisukoha järgi tekib suurem osa uusi liike isendite või populatsioonide sattumisel ruumilise eraldatuse tingimustesse, n.-ö. uue kodumaa leidmise teel ehk allopatriliselt[1].

Teatud juhtudel leiame aga väga lähedasi liike kasvamas kõrvuti või jagamas üht ja sama ala. Need on nn. sümpatrilised[2] liigid. Tundub mõneti mõistatuslikuna ristumisbarjääri algne kujunemine niisuguste liikide vahel. Sagedamini kohtame sellist nähtust taimeriigis.

Üldiselt arvatakse, et ka valdav osa sümpatrilistest liikidest on tekkinud ruumilise eraldatuse tingimustes ning alles hiljem, pärast sugulise isolatsiooni väljakujunemist, on nende levilad uuesti kattunud. Nii on põhjapoolkera rabades punaka turbasambla levilale hilisemalt (umbes 5000 aastat tagasi) tunginud talle lähedane pruun turbasammal. Sümpatrilise liigitekke mulje võib jääda ka juhul, kui on toimunud sama liigi mitmekordne sisseränne teatavale alale ja varasemad immigrandid on jõudnud juba kujundada ristumisbarjääri. Teadaolevatel andmetel on Euroopa metsvint kahel korral asustanud Kanaari saari, kusjuures esimene kord tekkis selle tagajärjel uus liik — *Fringilla teydea*, teistkordse sisserände järel moodustu-

[1] Allopatriline (kr. *allos* teine, ld. *patria* isamaa) — erineva levilaga.

[2] Sümpatriline — sama levilaga.

nud vormid ei ole aga jõudnud veel kujuneda uueks liigiks ning neid loetakse metsvindi alamliigiks.

Ei ole aga põhjust täielikult eitada uute liikide tekkimise võimalust ilma ruumilise isolatsioonita, sama territooriumi asustava populatsiooni lahknemise teel kaheks iseseisvaks populatsiooniks. Viimane on näiteks mõeldav, kui osa isenditest hakkab mingil põhjusel spetsialiseeruma teistsugusele toidule või kohastub erineva paljunemisajaga. Ka laboratoorsed katsed näitavad, et lõhestava valiku tagajärjel võib ristumisbarjäär kujuneda ilma ruumilise isolatsioonita. Thoday ja Gibson (1962) teostasid näiteks puuviljakärbse metsiku liigi isendite valikut harjaste arvu järgi, eraldades suure ja väikese arvu harjastega kärbsed. Ristumiseks paigutati mõlemad rühmad ühisesse ruumi. Juba 12 põlvkonna järel lahknes lähtepopulatsioon kaheks osaks, mille vahelisi hübriide tekkis harva.

Võimaliku sümpatrilise liigitekke kasuks näib rääkivat ka asjaolu, et sama loodusliku populatsiooni piirides esineb sageli erikujulisi, -värvilisi või muul moel erinevaid isendite rühmi — populatsioonisisest polümorfismi. Kui ristumisega kaasnev geenide vahetus nivelleeriks kõik tekkivad erinevused, oleks raske mõista niisuguste rühmade püsimist. Populatsioonisisene polümorfism iseendast ei tähenda veel paratamatut astet uue liigi tekkimise teel, sellele tuleb vaadata vaid kui ühele mõeldavale võimalusele sümpatriliseks liigitekkeks.

Kuigi mõnede autorite (näiteks Zavadski) arvates kuulub sümpatrilisele liigitekkele oluline koht evolutsioonis, tuntakse üldiselt siiski väheseid kindlaid sümpatrilise liigitekke juhtumeid looduses. Kõrvuti kasvavatel putuktolmlejatel taimedel võivad kujuneda eri liigid — range vahetegemise tõttu neid tolmeldavate putukate poolt. Kuid siin jääb alati võimalus mõelda, et need liigid tekkisid varem isoleeritult ning hakkasid koos kasvama hiljem, kui oli kujunenud vajalik isolatsioonimehhanism eri liiki tolmeldajate näol.

Parasiitide hulgas võib kohata mitut lähedast liiki sama peremehe eri kehaosades. Näiteks Lõuna-Ameerika ahvidel on kirjeldatud nelja erinevat täiliiki, mis kõik pärinevad indiaanlastel levinud inimese täist. Analoogilist pilti kohtame inimese pea- ja riidetäi näol. Viimase kahe liigi kujunemise lugu ei ole siiski täiesti selge. On põhjust

arvata, et nad algselt tekkisid eraldi, erinevatel inimtõugudel. Riidetäid kujunesid tõenäoliselt välja sellistel tugeva rõivastusega tõugudel nagu eskimod. Kasinalt riietatud, kuid tihedate juustega inimtõud (nagu melaneeslased) said «kasvulavaks» peatäile. Mõlema täi samaaegne esinemine paljudel rahvastel võib olla nende «jahimaade» hilisema kattumise tulemus.

Kui suguliselt paljunevate organismide puhul jääb peaaegu alati võimalus kahelda sümpatrilises liigitekkes, siis mittesuguliselt paljunevad organismid lubavad kindlamalt arvata, et uued liigid tekivad mõnikord ka ilma ruumilise isolatsioonita. On ju suguta paljunevate organismide iga isend omette geneetiline isolaat, ta ei vaheta geene teiste isenditega. Sagedamini kohtame niisugust nähtust taimeriigis. Sümpatriline liigiteke võib olla omajagu põhjuseks asjaolule, et liikide tekkimise ja eristamise küsimus sellistes perekondades nagu hunditubakad ja võilill on jäänud tänini üheks kõvemaks pähkliks süstemaatikutele.

Üheks tõenäolisemaks sümpatrilise liigitekke võimaluseks tuleb lugeda ka polüploidsust. Kromosoomide arvu kordistumine võib põhjustada nii suuri muutusi vastavate isendite ehituses ja talitluses, et kujuneb välja liike eristav ristumisbarjäär. Tõenäoliselt on enam kui kolmandik taimeliikidest tekkinud polüploideerumise teel (eriti hübriidide polüploideerumise teel). Viimasest ei maksa aga järeldada, et kromosoomide arvu mitmekordistumine on iseendast alati viinud uue liigi tekkimisele — ilma valiku ja ruumilise isolatsioonita. Sagedamini on sel teel tekkinud ikkagi ainult materjal looduslikule valikule ja võimalus isolatsioonimehhanismide kujunemiseks.

*

Mõned autorid (Lamprecht, Popov, Rensch, Zavadski jt.) räägivad veel nn. h ü b r i d o g e e n s e s t l i i g i t e k k e s t — uute liikide kujunemisest hübriidsete rasside kaudu. Eri rassidesse või liikidesse kuuluvate vanemate ristumisel tekib sel juhul vorm, mis ei ristu enam tagasi oma vanematega. Rensch nimetab mitmeid selliseid hübriidliikide näiteid lindude seast, Zavadski toob näiteks siberi pihlaka *Sorbus sibirica* ja musta tuhkpuu *Cotoneaster melanocarpa* ristumisel tekkinud pihltuhkpuu *Sorbocotoneaster*, mis on pärinud pihlakalt viljade maitse ja

värvuse, samuti lehe ja punga kuju, tuhkpuult aga vilja ehituse, õisiku kuju ja karvastuse tüübi. See hübriidliik kasvab 300 kilomeetri ulatuses Jakuutias ja viljub normaalselt.

Üldiselt kaldutakse siiski arvama, et kaugristumisel ei ole iseendast määravat tähtsust uute liikide kujunemisele: liikidevaheline ristumine annab põhiliselt liigitekke materjali, mida looduslik valik vajaduse järgi kasutab või heidab kõrvale.

Kui palju aega kulub uue liigi tekkimiseks

1798. a. koos Napoleoni sõjameestega Egiptusesse purjetanud prantsuse loodusteadlased leidsid püramiididest ja katakombidest kahe-kolme tuhande aasta vanuseid muumiaid mitmesugustest koduloomadest, kes olid omal ajal vaaraodele hauda kaasa pandud. Need loomad sarnanesid kaasajal elavate loomadega sedavõrd, et teadusemaailm nägi selles järjekordset tõendit liikide muutumatuse kohta. Lamarcki teisitimõtlemine ja väide, et paar tuhat aastat on liiga lühike aeg uute liikide tekkimiseks, ei leidnud üldist kõlapinda. Oli vaja tõestada uute liikide tekkimise võimalik mehhanism, alles siis võis kõne alla tulla lähem arutlus liikide tekkimisele kuluvast ajast.

Tänapäeva tuntuma liigiteadlase Mayri sõnade järgi sõltub liikide tekkimise kiirus kolmesugustest teguritest: ruumilist eraldatust kujundavad tegurid, eraldunud populatsiooni geneetilise struktuuri ümberkorraldumist ja isolatsioonimehhanismide tekkimist mõjutavad tegurid ning lõpuks vabade elupaikade olemasolu. Liigitekke kiirust mõjutavate tegurite loetelust selgub, et mitmesugused välised, nn. ökoloogilised tegurid etendavad liikide tekkimisel märksa olulisemat osa kui geneetilised tegurid. Isegi isoleeritud populatsiooni pärilikkuse materjali reorganiseerumine sõltub vähemal määral mutatsioonide hulgast ja rohkem — immigrantide takistamisest ja valiku survest isolaadi tingimustele vastavate kohastumiste kujundamisel.

Darvinistliku käsitluse järgi kulgeb uute liikide tekkimine aeglaselt ja järk-järgult, väikeste pärilike muutuste teel populatsioonides. Ainult erandjuhtudel võib liigiteke

mõningatel organismidel kulgeda kiires tempos. Sellise liigitekke näiteid tuntakse peamiselt taimedel. Kiire liigitekke aluseks võib olla juba nimetatud polüploidsus, samuti üksik suurem kiiresti leviv mutatsioon suguta paljunevate organismide rühmas. Niisuguse kiire liigitekke näiteid tuntakse hunditubakatel, roosidel, pihlakatel, samuti viirpuudel. Sagedamini kui kõrgematel taimedel arvatakse sedalaadi liigiteket esinevat siiski bakteritel ja seentel. Mõningad andmed lubavad rääkida juhuslikust «suguta liigitekkest» ka käsnadel, ainuõõssetel, ripsussidel, aerjalalistel vähkidel, ümarussidel — loomadel, kellel esineb partenogeneetilist[1] või vegetatiivset paljunemist või iseviljastumist.

Nõukogude teadlaste Tahtadžjani ja Zavadski arvates võib kiire liigiteke toimuda ka neoteenia teel — elutsükli järsul kokkutõmbumisel, nagu see olevat toimunud rohttaimede arenemisel puittaimedest. Uute omadustega isendite rühm kujuneb sel juhul suhteliselt kiiresti, allub aga edaspidi järkjärgulisele «lihvimisele» valiku poolt.

Toogem mõningaid teadaolevaid näiteid uute alamliikide ja liikide väljakujunemisele kuluvast ajast. Juba ette juhime lugejate tähelepanu asjakohaste andmete vähesusele ja lünklikkusele, mis on tingitud evolutsiooni kiiruse määramisega seotud üldistest raskustest. Siiski näib kogu meie teadmiste vähesuse juures olevat kindel, et ei ole olemas standardset liigitekke kiirust, vaid see on erinev iga perekonna ja liigi puhul.

Usaldusväärsemaid andmeid liikide tekkimise kiiruse kohta saab juhul, kui on teada mingisuguse isoleeritud piirkonna (näiteks saare või siseveekogu) eraldumise või väljakujunemise täpsem aeg. Nii on teada, et Newfoundlandi saar sai imetajate elupaigaks vähem kui 12 000 aastat tagasi. Selle aja jooksul on neljateistkümnest kohalikust liigist kümnel arenenud hästi eristatavad alamliigid (neid võiks vaadelda eri liikidenagi).

Rootsi järve Örni vanus on umbes 8500 aastat, seega ei saa olla ka vanem selles järves elava merihärja rass *Cottus quadricornis oernensis*.

Euroopa ja Ameerika põhjapoolsete piirkondade loo-

[1] Partenogeneetiline paljunemine — neitsissigimine, organismide areng viljastamata munarakkudest.

mastiku ja taimestiku kohapealne areng ulatub tagasi vaid mandrijää viimase taganemiseni — kõigest 10 000 kuni 12 000 aastat. See aeg on võimaldanud kujuneda ainult mõningatel alamliikidel. Viimase 7500 aasta jooksul on näiteks tekkinud hirve uus alamliik (*Cervus elaphus scoticus*) Inglismaal. Kaasaegse punase hirve rassi (*C. e. elaphus*) vanuseks võib lugeda umbes 130 000 aastat — ta pärineb kolmandast jäävaheajast. Teisel jäävaheajal, s. o. umbes 350 000 aastat tagasi oli tema asemel teine rass (*C. e. angulatus*) ja esimesel jäävaheajal — jällegi erinev rass (*C. e. priscus*).

Kanada järvedes arenes 3000—8000 aasta jooksul hariliku hülge uus alamliik.

Euroopa ja Põhja-Ameerika lindude rassid on üldiselt vanemad kui 10 000 aastat. Hariliku leevikese Põhja-Euroopa rass *Pyrrhula pyrrhula pyrrhula* arvatakse olevat aga ainult 6000 kuni 8000 aastat vana.

Uusi alamliike on möödunud 8000 kuni 15 000 aasta vältel tekkinud rohutirtsudel, liblikatel ja mardikatel Euroopa põhjapoolsetes piirkondades.

Alamliikide kujunemise kiirus ei räägi meile aga otseselt midagi liikide tekkimise kiirusest. Alamliike iseloomustav tunnuste lahknemine ei tähenda alati sama kaugele ulatuvat lahknemist ristumisbarjääri kujunemise osas. Alamliik ei tähista poolt teed uue liigi suunas. Kui alamliik kujuneb välja 10 000 aasta jooksul, siis vastava liigi kujunemiseks võib kuluda 100 000 kuni 1 000 000 ja enamgi aastat.

Hobuse evolutsioonis arvatakse olevat tekkinud uus liik iga 2,5 miljoni aasta järel.

Soodsatel tingimustel võib uus liik välja kujuneda tõenäoliselt ka lühema kui 100 000 aasta jooksul.

Liikide tekkimise kiiruse üle võime mõningal määral otsustada ka liikide arvu järgi ühes või teises rühmas. Liikide üldarvuna nimetatakse tänapäeval 1,5—2 miljonit, kusjuures umbes $^2/_3$ nendest läheb loomade arvele. Loomaliikidest omakorda moodustavad 80—90% putukad. Taimeriigis on kõige enam katteseemneliste liike (150 000 kuni 300 000). Loomaliikidest elab maismaal — 93%, taimeliikidest — 92%. Kui aga putukad arvestusest välja jätta, muutub maismaa- ja veeliikide vahekord enamvähem võrdseks.

Suur liigirohkus putukatel räägib kahtlemata kiirest ja

edukast liigitekkest. Püüame veidi selgitada neid põhjusi, mis on soodustanud nii suure hulga liikide «tootmist» looduses. Me teame, et putukad on väga liikuvad. Nad on võimelised ületama isegi ookeane, rääkimata lühematest rännetest maismaal. Liikuv eluviis aitab neil valida kõige sobivamaid elupaiku. Sobiva elupaiga leidmine võimaldab neil aga üsna kitsalt kohastuda, ilma et nad seejuures riskiksid oma loodete hukkumisega (mis tavalistes tingimustes saadab kitsast kohastumist). Tuletame meelde skarabeust ja tema omapärast hoolitsust oma järglaskonna eest, meenutame käguvaablast, kes «istutab» oma munad lehetäi tagakehha.

Suur hulk putukaliike on parasiitse eluviisiga. Ühe parasiidist putuka eluring on surutud tavaliselt väga kitsastesse raamidesse. Reeglina parasiteerib üks putukaliik ühel peremeesliigil. Kuid spetsialiseerumine võib minna veelgi kaugemale: samal taimel võib parasiteerida mitu erinevat putukaliiki. Igal taimeliigil on seemnete tarbijaid: kärsaklasi, kärbseid, koisid ja muid liblikaid; lehtedest toituvad mitmesugused liblikate röövikud, juurtel ja vartel on aga omad «elanikud» — mardikad, lehetäid jt. Kui peremehel moodustub uusi rasse ja liike, jagunevad vastavalt ka tema parasiidid uuteks liikideks.

Kitsas spetsialiseerumine mingi kindla toitumisviisi, sigimisviisi või muu eluliselt olulise talitluse osas on andnud putukate käsutusse palju suurema arvu elupaiku ehk ökoloogilisi nišše kui teistele organismidele.

Putukaliikide suur arv räägib nende kunagisest suhteliselt kiirest ja ulatuslikust tekkimisest. Üldiselt ei ole aga põhjust arvata, et kord kitsalt spetsialiseerunud liik edasi moodustaks uusi liike. Kõige enam eeldusi uute liikide moodustamiseks on nendel liikidel, mis ei ole liiga kitsalt ega ka liiga laialt kohastunud, kuid mis on veel küllalt «plastilised» uude elupaika siirdumiseks — nn. keskmise ökoloogilise amplituudiga liikidel.

Õistaimede uurijad leiavad näiteks, et selliseid eeldusi oli kõige rohkem niiske subtroopika taimedel, millest tuletataksegi enamik põhjapoolkera praegusi liike ja perekondi.

Elu ajaloos on korduvalt täheldatud erilisi intensiivse liigitekke perioode, mis on kaasnenud teravate muutustega elutingimustes, eeskätt aga — uute elupaikade

vabanemisega. Sellest aga lähemalt juba järgmises peatükis.

Jääb veel üks küsimus: kas on olnud küllalt aega miljonite liikide kujunemiseks, mis elavad praegu või on elanud varasematel aegadel meie Maal? Vastuseks oletame, et üks liik moodustab kolme miljoni aasta jooksul ainult neli uut liiki, millest pooled kõrvaldatakse valiku käigus. Viiekümne miljoni aasta jooksul jõuab siis kujuneda juba 65 tuhat liiki ja see arv kahekordistub iga kolme miljoni aasta pärast. Et aga liigid võivad tekkida ka tõenäoliselt lühema aja kui miljoni aasta jooksul, ei ole põhjust kahelda jaatavas vastuses küsimusele.

Kui looduses ei oleks liike

Tõsiasi, et kõik organismid ei ole «ühte nägu», vaid on organiseerunud paljudeks, paljudeks liikideks, tundub nii iseendastmõistetav, et harilikult unustataksegi küsimast, miks on liigid üldse olemas.

Kui füsioloog tahab kindlaks teha peaaju tähtsust konna elutegevuses, eemaldab ta selle ja jälgib siis looma käitumist. Me ei saa teha olematuks sadu tuhandeid liike, kuid me võime siiski mõttes kujutleda elusat loodust ilma liikideta. Kujuteldavas maailmas elavad isendid, kes tõenäoliselt ei ole üksteisega sarnased. Nad erinevad oma kuju, suuruse, värvuse, kasvukiiruse, liikumisvõime ja teiste tunnuste poolest, kuid nad kõik kuuluvad ühisesse perre — võivad vabalt omavahel ristuda ja anda järglasi. Et iga ristumine sünnitab mõnevõrra erinevaid järeltulijaid, tekib arvutu hulk kõikvõimalikke hübriide. Oletame, et mõni ristumistel moodustunud geenikombinatsioon sobib eriti hästi mõnele olemasolevaist elupaikadest ja seda kombinatsiooni kandvad isendid osutuvad teistest edukamateks järglaste andmise osas. Järgmise ristumisega läheb see geenikombinatsioon aga kaduma, ilma et miski suudaks seda takistada. Liikidevaheline ristumisbarjäär ongi tõkkeks kord kujunenud sobiva geenide komplekti «rikkumise» vastu. Liikideks jagunemisega moodustub mehhanism, mis võimaldab pärilikku mitmekesisust ja sobivate geenikombinatsioonide akumuleerumist ilma ohuta hävitada põhiline

geenide komplekt. Tuletame veel kord meelde viimasel ajal meelsasti korratavat väidet, et liigid on geneetiliselt suletud süsteemid ning et see nähtus eristabki neid mitmesugustest liigisisestest rühmadest.

Erinevused liikide geneetilises konstitutsioonis avalduvad vastavate erinevustena organismide ehituses, talitluses, eluviisides. Liigiomased tunnused võimaldavad paremat kohastumist nende elukeskkonnaga. Eri liigid kohastuvad alati mõnevõrra erinevatele elutingimustele: valivad erineva elupaiga, spetsialiseeruvad erinevale toitumis-, sigimis- või liikumisviisile. Kui ühed liigid kohastuvad eluks kõrgmägedes, siis teised — lausmaal. Elatakse suurtes veesügavustes, kuumaveeallikates kui ka teistes organismides. Ühtedel satub toit organismi suu kaudu, teistel — läbi kehakatete (eosloomadel, paelussidel), mõni haarab toitu aktiivselt, teisele satuvad toiduosakesed suhu tiirlevate või keerlevate mehhanismide abil (ripsloomadel, korallidel). Toitutakse lehtedest, viljadest, õiemahlast, lihast, väljaheidetest, sulgedest ja muust. Toidu seedimine võib olla rakusisene (ainuraksetel ja ainuõõssetel) või rakuväline, soolesisene või sooleväline (ämblikel). Energiavahetus võib olla hapnikust sõltuv (aeroobid) või sõltumatu (anaeroobid). Hapnik võib siseneda organismi kehakatete, lõpuste, kopsude või trahheede kaudu. Organismide kuju varieerub kerast (näiteks merisiilikutel) linditaoliseni (paelussidel), radiaalse sümmeetriaga vormidest (ainuõõssetel) bilateraalse ehitusega selgroogsete tüüpideni. Keha võib olla lülistunud või lülistumata, jäsemetega või ilma. Tuntakse paigale kinnistunud (sessiilseid), roomavaid, maasse kaevuvaid, ujuvaid, hõljuvaid, ronivaid, jooksvaid, hüppavaid ja lendavaid organisme.

Teiste sõnadega: eri liigid kasutavad sama keskkonda erineval viisil. Viimane võimaldab aga suuremat elu hulka. Juba Darwin kirjutas omal ajal, et elu suurim mass saavutatakse suurema mitmekesisuse puhul. Sellest räägib meile ka putukaliikide suur arv.

Korduvalt on bioloogidel kerkinud küsimus, kas eranditult kõik meile tuntud organismid jagunevad liikideks. Või on võimalik ka elu ilma liikideks organiseerumata? Viimasel juhul peetakse silmas eeskätt mittesuguliselt paljunevaid organisme. Iga lihtsa pooldumise teel jagunev bakter või eoste abil paljunev vetikas annab kõik oma geenid kombineerumatult järglastele ja moodustab genee-

tiliselt suletud süsteemi. Missuguste isendite vahele tõmmata liigipiir, on küllaltki raske ja küsitav. Milliseid lahkarvamusi ja kurioosseid juhte esineb aga siis, kui liikide eristamisel tuginetakse ainuüksi morfoloogiliste tunnuste erinevuse astmele, selle kohta pakub süstemaatika ajalugu küllaldaselt näiteid.

Et valdavalt suurem osa organisme paljuneb sugulisel teel, suguline paljunemine loob aga geenide kombineerimisega võimaluse liikide kujunemiseks, võib väita, et enamik loom- ja ka taimorganisme peab jagunema loodusliikeks liikideks, mida eraldab üksteisest ristumisbarjäär. Mis puutub suguta paljunevatesse organismidesse, siis esineb ka nendel aeg-ajalt sugulist paljunemist või toimub geenide kombineerumine mingil muul viisil (transformatsiooni[1], transduktsiooni[2] jt. teel). Kui aga suudetakse tõestada, et teatav organismide tüüp ei paljune üldse sugulisel teel, ei ole seda kunagi teinud, ega kombineeri mõnel teisel viisil oma geene, kaotab nende organismide liikideks jaotamine tõepoolest objektiivse aluse ning muutub formaalseks katalogiseerimiseks. Kuidas aga tõestada, et see või teine organismide rühm ei ole kunagi suguliselt paljunenud või geene vahetanud?

Küsimus liigi kui elusa looduse organisatsiooniühiku universaalsusest kerkib sageli seetõttu, et siiani ei ole suudetud anda üleüldist, kõikidele organismidele sobivat liigi määratlust. Arutletakse järgmiselt: kui ei õnnestu leida üldist liigi määratlust, pole olemas ka liiki kui niisugust. Sellest dilemmast on aga ka teine väljapääs: kõik liigid ei ole ühte «liiki». Liigid võivad erineda oma vanuselt, väljakujunemise astmelt, tekkimise viisilt, leviku ulatuselt, sisemiselt struktuurilt, terviklikkuse astmelt. Teiste sõnadega, võib-olla pole vajagi otsida ühtset liigi määrangut kõikidele elusolestele bakteritest imetajateni.

---

[1] Transformatsioon — geneetiline rekombinatsioon bakteritel vaba DNA ülekandmise teel.

[2] Transduktsioon — geneetilise materjali ülekanne ühest bakteri rakust teise bakteriofaagide abil.

5. Evolutsiooni peateed

Kui laps tahab joonistada päikest, tõmbab ta paberile rõnga, kui tahab kujutada inimest — teeb kaks rõngast ja lisab mõned kriipsud. Me naeratame heatahtlikult nende jooniste üle, kuid tunnistagem, et satume ise lapse olukorda, kui peame kujutama, kirjeldama või mõtteski looma endale pildi niisugustest nähtustest nagu universum, elu, aatom. Meil puudub Wellsi «ajamasin» ega ole meil ka kõikenägevat imesilma, et omandada konkreetseid, üksikasjalikke teadmisi esemetest ja nähtustest, mis ruumiliselt või ajaliselt ei «mahu» meie meelte poolt vahetult tajutavasse maailmapilti. Me kasutame siis samuti lihtsustatud tingmärke ja mudeleid, et mingisuguselgi määral väljendada oma arusaamist ja ettekujutust nendest nähtustest.

Kuuldes või lugedes sõna «evolutsioon» kerkib enamiku inimeste silmade ette kujutis tõusvast joonest. Evolutsiooni all mõeldakse harilikult millegi täiustumist ja paremaks muutumist, organismide järkjärgulist tüsistumist kõige lihtsamatest üherakulistest olestest inimeseni. Me oleme ju täiuslikumad bakteritest, mis elavad meie suus või sooles; kärbestest, kes kõnnivad meie laual; sülekoertest, keda me oleme välja aretanud oma lõbuks; karudest, keda me ei ole jõudnud veel viimseni hävitada. Või on ehk põhjust selles kahelda? Ei ole ju teada, millisena paistab meie poolt kujundatud elusoleste «tõusurida» näiteks sipelgale.

Mis on evolutsioon

Sõna «evolutsioon»[1] toodi bioloogiasse 1762. a. tuntud preformisti Ch. Bonnet' poolt, kes tähistas sellega isendi arengut. Preformistide vaate kohaselt seisneb isendi areng munarakus või seemnerakus algselt olemasoleva pisitillukese organismi järkjärgulises «lahtihargnemises» ja kasvamises. Esialgu mõistetigi evolutsiooni all ainuüksi sellisel viisil kulgevat ontogeneesi, hiljem hakkasid selle sõnaga nimetama ontogeneetilist arengut ka need teadlased, kes ei olnud preformistid. Evolutsioon tähendas järkjärguliste muutuste rida munast täiskasvanud organismini.

Alates aastast 1852 omandas sõna «evolutsioon» bioloogias täiesti uue tähenduse. Tuntud inglise filosoof ja loodusteadlane H. Spencer kandis Bonnet' termini ontogeneesilt fülogeneesile[2], nimetades evolutsiooniks rasside ja liikide järkjärgulist muutumist põlvkondade jooksul. Et Spencer pooldas Lamarcki vaateid, mõistis ta evolutsiooni kui organismide pidevat muutumist keskkonnatingimuste toimel. Spenceri evolutsioonikäsitlust iseloomustab tema tuntud väljendus: «Kas on olemas omandatud tunnuste pärilikkus või pole olemas evolutsiooni.»

Darwini töödesse jõudis sõna «evolutsioon» alles «Liikide tekkimise» kuuendas väljaandes. Hakates Spenceri järgi nimetama liikide muutumist evolutsiooniks, andis Darwin evolutsiooni mõistele omakorda uue sisu, mis on põhimõtteliselt säilinud tänase päevani. Evolutsiooni all mõistavad darvinistid loodusliku valiku tõttu toimuvat elusa looduse ajaloolist arengut, mille käigus tekivad, muutuvad ja surevad välja organismide looduslikud rühmitused: populatsioonid, liigid, biotsönoosid[3].

Evolutsioon on seega areng, ja teda iseloomustavad igasugusele arengule üldiselt omased jooned: väikeste kvantitatiivsete muutuste järkjärguline kuhjumine ja üleminek kvalitatiivseteks muutusteks, pidevuse ja pidevusetuse ühtsus, pöördumatus, sisemised vastuolud, suund, algus

---

[1] Evolutsioon (ld. *evolutio* lahtiveeretamine) — lahtihargnemine, järkjärguline üleminek ühest olekust teise.

[2] Fülogenees — liigi ajalooline areng.

[3] Biotsönoos — taime- ja loomaliikide kooslus (nagu mets, tiik, niit jne.).

ja lõpp. Ei ole midagi igavest ja lõpmatut peale mateeria, ütlevad filosoofid. Ükski konkreetne materiaalne süsteem ei saa eksisteerida ega ka areneda lõpmatult, tal on oma algus ja lõpp. Selle mõttega tuleb harjuda ka Maad asustava elusa looduse käsitlemisel. Elusa looduse evolutsioon ei saa juba põhimõtteliselt olla lõputu tõus üha suurema täiuslikkuse suunas. Populatsioonid, liigid, terved kooslusedki tekivad ja muutuvad, kuid lõpuks surevad välja. Mõnede teadlaste andmeil ei moodusta praegusajal olemasolevad loomaliigid kümnendikkugi väljasurnud liikide koguarvust.

Liikide tekkimise ja muutumisega tutvusime lähemalt eelmises peatükis. Käesolevas peatükis tahame näidata, et elusa looduse evolutsioon 3—4 miljardi aasta vältel ei ole olnud lihtsalt üksikute liikide tekkimine ja väljasuremine.

Juba esimeste evolutsionistide töödest pärineb mõte, et kõik evolutsioonilised muutused ei ole ühte järku ja et evolutsiooni kõik seaduspärasused ei ole võrdulatusliku kehtivusega. Looduse evolutsioonis on olnud lühemaid ja pikemaid teid, madalamaid ja kõrgemaid astmeid. Ühed teed on viinud ainult uute liikide ja perekondade tekkele, teised teed on olnud pikemad ning kujundanud uusi klasse. Osa suundi on viinud uute hõimkondade moodustumiseni. Kõik need suunad on aga jäänud orgaanilise evolutsiooni tasemele ning ainult üks liin on sellelt tasemelt edasi läinud — inimese suunas. Inimese tekkimisega saavutas orgaaniline evolutsioon oma kõrgeima tipu ja pani aluse uuele evolutsioonivormile — sotsiaalsele evolutsioonile.

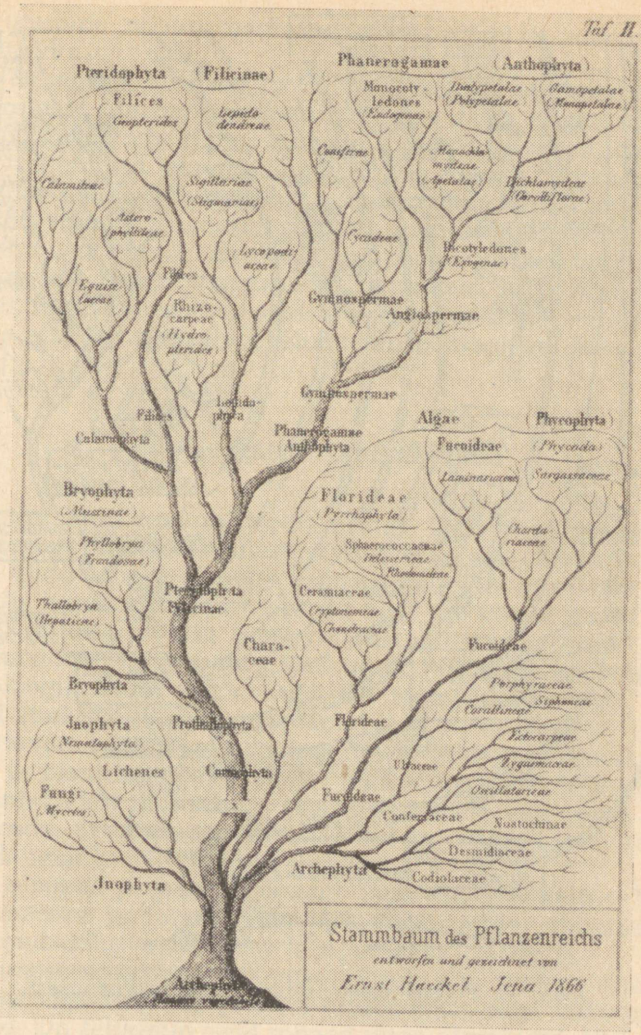
Tänapäeval on tavaks saanud eristada mikro- ja makroevolutsiooni, tähistades esimesega liigisiseseid, teisega ulatuslikumaid evolutsioonilisi muutusi, mis viivad liigist kõrgemate üksuste tekkimisele. Kui liigisiseste muutuste ja uute liikide tekkimise mehhanismi suhtes on enamus tänapäeva evolutsioniste põhimõtteliselt omaks võtnud darvinistliku seisukoha, käsitledes seda kui päriliku muutlikkuse, loodusliku valiku ja isolatsiooni loomulikku tagajärge, siis ei saa niisugust järeldust teha makroevolutsiooni suundade ja tegurite mõistmise osas. «Suur evolutsioon» kogu oma keerukuses ja vastuolulisuses ei taha tervikuna ära mahtuda ühegi evolutsioonikontseptsiooni raamidesse. Ikka kipuvad mõned küsimused jääma

vastuseta või saavad vastassuuna esindajailt põhjendatud kriitika osaliseks.

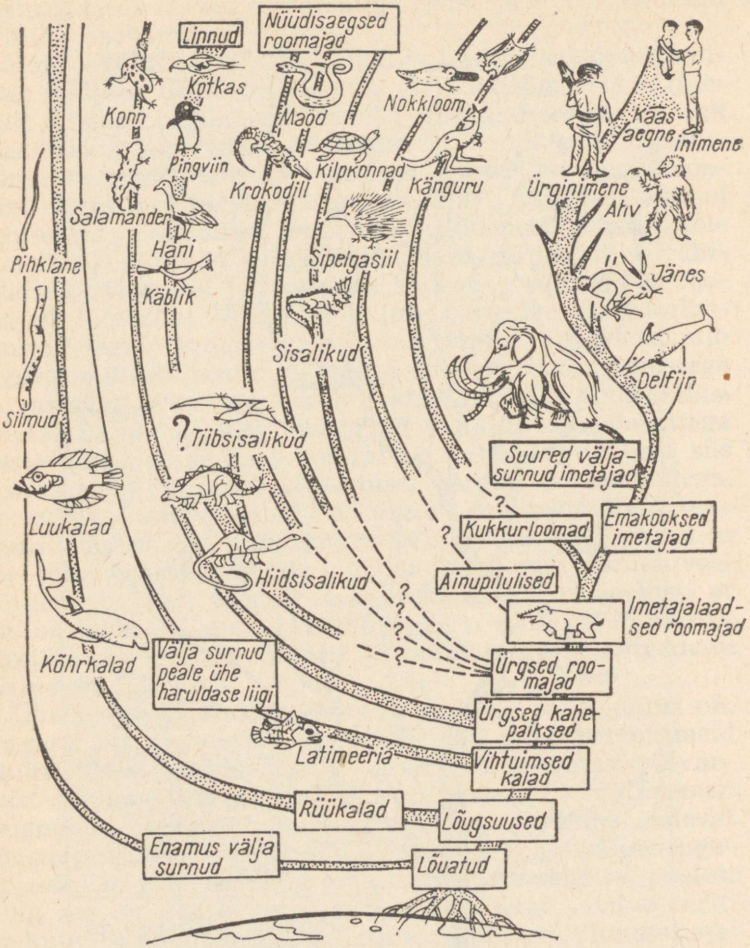
Makroevolutsiooni käigu näitlikumaks iseloomustamiseks on evolutsionistid kasutanud mitmesuguseid kujundeid. Üheks lihtsamaks mudeliks on olnud astmik ehk gradatsioon — organismide pidev täiustumine ja tüsistumine aste-astmelt. Nii kirjeldas Lamarck esialgu loomariigi arengut kuueastmelise «trepina»: esimesel astmel infusoorid ja polüübid, teisel — kiirikloomad ja ussid, kolmandal — putukad ja ämblikulaadsed, neljandal — vähilaadsed, rõngussid ja molluskid, viiendal — kalad ja roomajad, kuuendal — linnud ja imetajad. Iga astet iseloomustab teatav organiseerituse tase, mille piirides toimub organismide kohastumine mitmesuguste elutingimustega ja vastavalt erinevate liikide tekkimine. Kui kohastumisi seletas Lamarck tingimustest põhjustatud muudatustega vastavate organite harjutamisel või mitteharjutamisel, siis gradatsiooni põhjuste selgitamisel piirdus ta vaid väitega, et kõikidel organismidel on algselt kaasasündinud tendents muutuda täiuslikumaks. Et aga kõik organismid ei ole selle kaasasündinud «püüde» tõttu saavutanud veel kõrgeimat astet, tuleneb Lamarcki arvates asjaolust, et elu on tekkinud meie planeedil palju kordi ja hilisemad «isetärkajad» ei ole lihtsalt jõudnud areneda kõrgemate astmeteni.

Üks levinumaid kujutusi evolutsiooni käigust on nn. sugupuu (joon. 39), mis väljendab piltlikult mitmeid olulisi üldisi seaduspärasusi: organismide ühtset põlvnemist (ühine «tüvi»), liigilise mitmekesisuse suurenemist (sugupuu harunemine), organiseerituse taseme pidevat tõusu (puu oksad suunduvad ülespoole). Klassikaline sugupuu-skeem paistab silma oma lihtsuse ja selguse poolest ning see on kahtlemata soodustanud tema levikut, eriti õpikutes ja populaarteaduslikus kirjanduses. Viimasel ajal kostab teadlaste hulgas aga üha rohkem hääli, mis väljendavad rahulolematust sugupuumudeli suhtes.

Ilmselt täpsemalt peegeldab orgaanilise evolutsiooni kulgu põõsas-skeem (joon. 40), mis ühise tüve asemel rõhutab varajast lahknemist. Uus organismide rühm ei teki eelmise rühma arengutee lõpul, vaid kujuneb välja selle esimestest, algelisematest esindajatest. Vanaaegkonna algelisemate roomajate luustik sarnaneb paleontoloogide andmeil äratundmatuseni mõningate algeliste kahepaik-



Joon. 39. Taimeriigi sugupuu Haeckeli järgi.



Joon. 40. Põõsas-skeem selgroogsete põlvnemisest.

sete omaga. Teiselt poolt kohtame just varasemate roomajate hulgas, enne dinosauruste ilmumist, imetajatele mitmete tunnuste (näiteks kolju ja hammaste ehituse) poolest lähedasi loomi — loomahambulisi.

«Evolutsioonipõõsa» oksad on sageli üksteisest läbi põimunud ning moodustavad keerukaid päsmaid, mille lahti-

harutamine nõuab teadlastelt tõsist tööd ja suurt ettevaatlikkust.

Nõukogude teadlase L. Bergi (1922) arvates evolutsiooniprotsess sarnaneb lehitsetavale raamatule: ärapööratud leheküljed lähevad ajalukku, avatud leheküljed tähistavad elavate organismide vorme. Evolutsiooni raamat-skeem rõhutab organismide polüfüleetilist[1] põlvnemist ning vastandub selgesti monofüüliat rõhutavale sugupuu-skeemile. Evolutsiooni peateede kujutamisel on kasutatud veel teistsuguseidki kujundeid. Meie oma käsitluses tugineme põõsas-skeemile ning püüame selle alusel anda ettekujutuse elu evolutsiooni põhiteedest Maal.

Plahvatused evolutsioonis

Kolm kuni neli miljardit aastat lahutavad meid Maa esimestest algelistest olestest, kes arvatakse olevat tekkinud eluta ainest. Esimesi vaatusi selles kordumatus näidendis katab kerkimatu eesriie ning me võime ainult oletada, milline oli elu esimeste aastamiljardite kestel. Elu evolutsiooni hilisematest järkudest jutustab meile paleontoloogiline kroonika, kuid me teame väga hästi, kuivõrd lünklik on see «ajaraamat». Just esimestest, kõige huvitavamatest lehekülgedest ei ole midagi säilinud. Polnud ju Maa esmastel asukatel (ega ka paljudel hilisematel organismidel) ei sisemist tugevamat toest ega välist katvat koda. Arvatakse, et kivististena on säilinud vaid umbes 1% kõigist kunagi elanud liikidest.

Geoloogid ja paleontoloogid jaotavad elu ajaloo Maal pikemateks ja lühemateks järkudeks, mida nimetatakse aegkondadeks, ajastuteks ja ajastikeks (tabel 2).

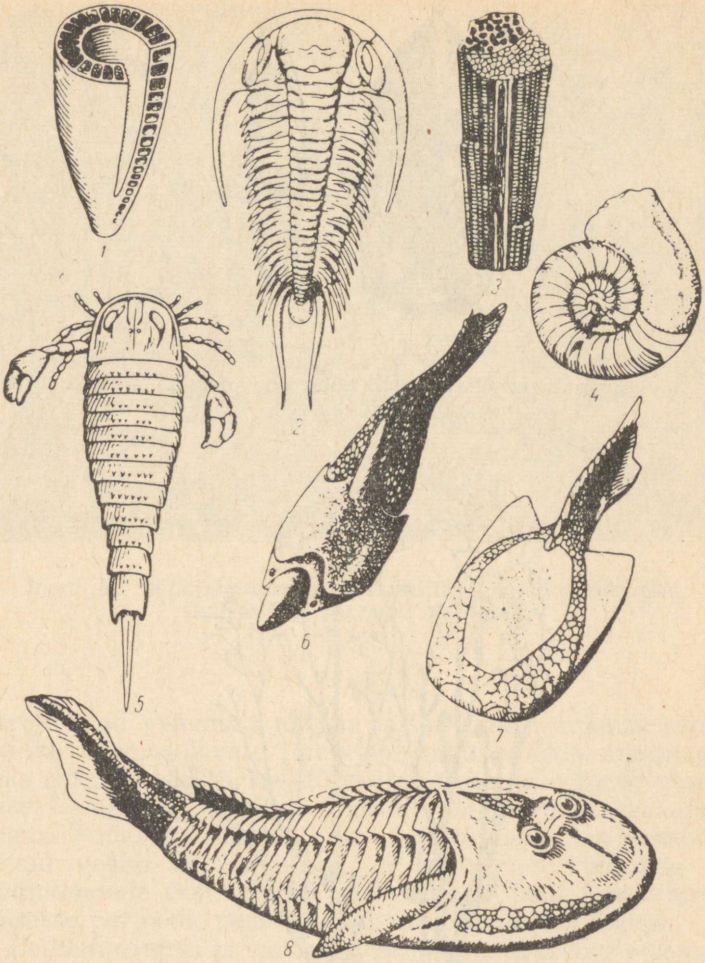
Inimese ajaloolise tegevuse vältel, s. o. umbes viimase kümne aastatuhande jooksul on looduses väga vähe muutunud. On tekkinud vaid mõned uued alamliigid. Uute liikide kujundamiseks vajab loodus märksa rohkem aega, rääkimata suurematest rühmitustest, nagu perekond, selts või klass. Niipalju kui teatakse, on nüüdisaegsete imetajate

[1] Polüfüülia (kr. *poly* palju + kr. *phylē* tüvi) — organismide põlvnemine paljudest erinevatest põhivormidest, vastand monofüüliale — põlvnemisele ühisest eellasest.

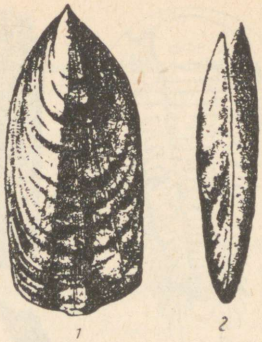
Tabel 2

Geokronoloogiline skaala

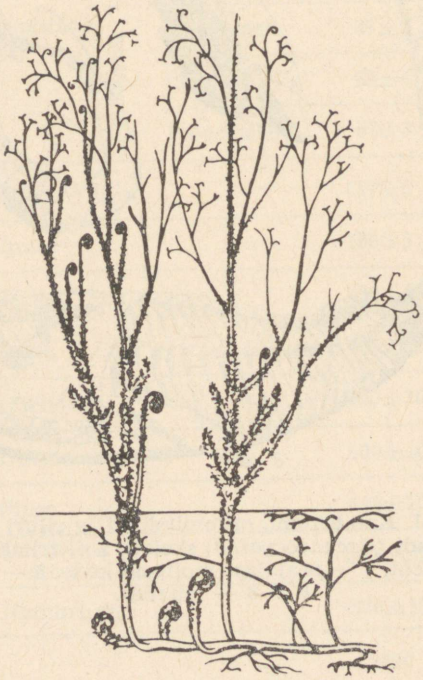
Aegkond	Ajastu		Ajastik	Alumine piir (miljonites aastates)	Ligikaudne kestus (miljonites aastates)
Uusaegkond ehk Kainosoikum	Kvaternaar		Holotseen	10±2 tuhat a.	8—12 tuhat a.
			Pleistotseen	1,5±0,5	1,7
	Tertsiaar	Neogeen	Pliotseen	9±3	7,5
			Miotseen	25±2	16
		Paleogeen	Oligotseen	37±2	12
			Eotseen	58±4	21
			Paleotseen	67±3	9
Keskaegkond ehk Mesosoikum	Kriit			137±5	70
	Juura			195±5	58
	Triias			230±10	35
Vanaaegkond ehk Paleosoikum	Perm			285±10	55
	Karbon			350±10	65
	Devon			405±10	55
	Silur			440±10	35
	Ordoviitsium			500±15	60
	Kambrium			570±15	70
Proterosoikum				2600	2000
Arhaikum				>3500	



Joon. 41. Kambriumi, ordoviitsiumi ja siluri fauna.
1 — arheotsüaadi (*Archaeocyatha*) skelett, 2 — trilobiit, 3 — koralli koloonia fragment, 4 — peajalgse molluski koda, 5 — vähkskorpion, 6 ... 8 — lõuatud.



Joon. 42. *Lingula*.
1 — *Lingula unguis*'e karbi kõhtmine pool; 2 — sama karp külgvaates.



Joon. 43. Esimesi maismaataimi.
Ürgkold (*Asteroxylon*).



Joon. 44. Sõnajalgtaimede (kalamiitide, lepidodendronite, sigillaariate jt.) mets karbonis.

perekonnad vähemalt miljon aastat vanad, enamik vanemadki. Olemasolevate imetajate sugukondade minimaalseks eaks arvatakse 12—15 miljonit aastat, seltside vanuseks — umbes 50 miljonit aastat. Aeglasemalt arenenud organismidel (putukatel, limustel, õistaimedel) on vastavad arvud veelgi suuremad. Kõige suuremate rühmade — hõimkondade teke ulatub aga enamalt jaolt kambriumieelsesse perioodi, peaaegu 600 miljonit aastat tagasi.

Eelkambriumis ja vanaaegkonna alguses arenes elu vees. Vetikad, ainuraksed, käsnad, ainuõõssed, kõhtjalgsed ja peajalgsed, ussid, lülijalgsed, okasnahksed ja esimesed selgroogsedki lõuatute näol asustasid sel perioodil maailmamerd. Tänaseni on ordoviitsiumist säilinud vaid üks perekond — käsijalgsete hulka kuuluv *Lingula* (joon. 42). Kõik teised on lahkunud elu näitelavalt, vabastades koha uutele, täiuslikumatele organismidele.

Vanaaegkonna keskel — siluris — tungis elu ka maismaale. Karbonis algas sõnajalgtaimede ja kahepaiksete



Joon. 45. Vanaaegkonna teisele poolele iseloomulikud loomad. 1 — kopskala, 2 — stegokefaal, 3 — kiil, 4 ... 6 — primitiivsed kahepaiksed, 7 — kalatoiduline roomaja.

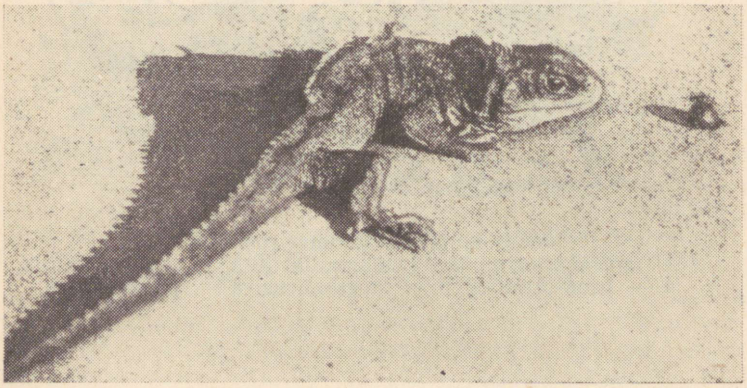


Joon. 46. Keskaegkonna roomajaid.
1 — spürakosaurus, 2 — kalasisalik, 3, 5, 7 — tiibsisalikud,
4 — brontosaurus, 6 — stegosaurus, 8 — plesiosaurus.

valitsemisaeg. Karboni puutaoliste hiidsõnajalgade asemel on meie päevil tagasihoidlikult teiste taimede varju peitunud, enamasti rohtjad sõnajalad, oma kunagiste eelkäijate kõrval kääbustena tunduvad osjad ja kollad. Üle 2 meetri pikkuste kahepaiksete asemel kohtame kõigile tuntud konni ja vesilikke.

Keskaegkond kujunes roomajate ja paljasseemnetaimede õitseajaks. Kuni 30 meetri pikkused hiidsisalikud valitsesid maal, vees ja õhuski. Triiase roomajatest on tänaseni säilinud «elusa fossiilina» hateeria (*Sphenodon punctatus*) Uus-Meremaal (joon. 47). Meie päevade sisalikud, kilpkonnad, maod ja krokodillidki jäävad oma võimsate sugulaste kõrval sootuks varju. Paljasseemnetaimede saatus ei ole olnud nii traagiline, nad katavad praegugi suurt osa meie planeedist, kuigi uute liikidena. Hõlmikpuu on säilinud tänaseni hilisest triiasest ja metasekvoia (joon. 48) on suutnud püsima jääda ligi 100 miljoni aasta kestel, säilitades oma eellaste väljanägemise.

Uusaegkond sai imetajate, lindude ja katteseemnetaimede valitsemise ajaks, 75 miljoni aasta kestel toimus siingi ühtede liikide ja perekondade asendumine teistega. Paljud tertsiaari imetajad ei ole säilinud meie päevini (joon. 49). Mõned liigid surid välja veel üsna hiljuti, näiteks tarvas 17. sajandil ja tarpan 19. sajandi lõpul.

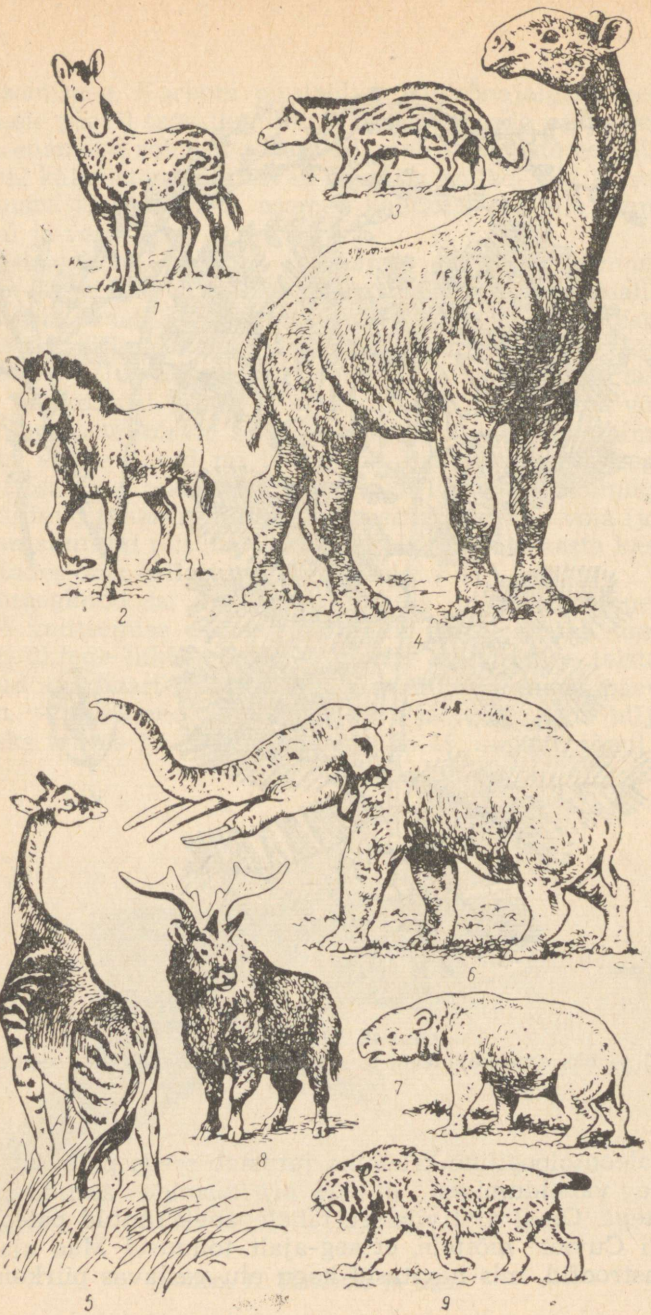


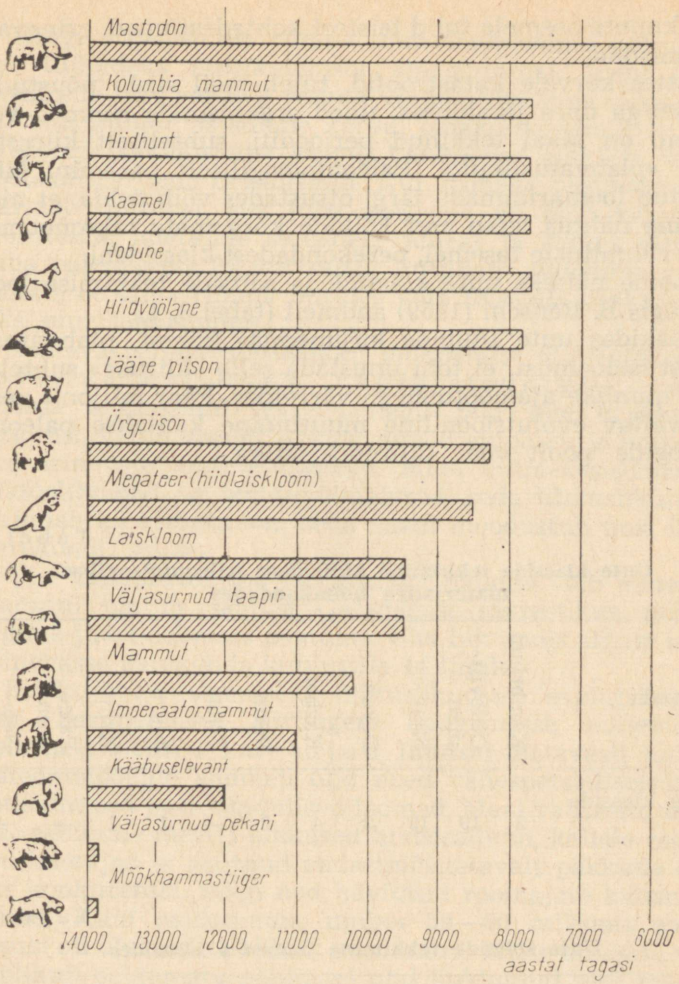
Joon. 47. Hateeria ja tigu.



Joon. 48. Metasekvoia.
1 — oks emaskäbidega, 2 — oks isaskäbidega, 3 — seeme.

Paleontoloogiline kroonika jutustab seega pidevast vormide vaheldumisest, ühtede organismide asendumisest teistega. Omal ajal viis see tähelepanek tuntud paleontoloogi Cuvier' mõttele, et aeg-ajalt toimusid Maa ajaloos katastroofid, mis hävitasid kogu elu vastavas piirkonnas.


1
2
3
4
5
6
7
8
9



Joon. 50. Väljasurnud imetajaid.

Joon. 49. Tertsiaari imetajaid.
1, 3 — ürgkabiloomad *Hyracotherium (Eohippus)* ja *Phenacodus;* 2 — *Hipparion,* hobuslane; 4 — *Indricotherium,* ürgsete ninasarviklaste esindaja; 5, 8 — kaelkirjaklased *Palaeotragus* ja *Sivatherium;* 6, 7 — londilased *Mastodon* ja *Moeritherium;* 9 — mõõkhammastiiger.

Hukkunute asemele tulid teistest kohtadest uued, erinevad organismid.

Jättes kõrvale katastroofid, tuleb meil siiski nõustuda Cuvier'ga ühes järelduses: uued organismide rühmad või tüübid on Maal tekkinud periooditi, suhteliselt kiiresti, n.-ö. «plahvatuslikult». Paleontoloogiliselt paremini läbi uuritud loomarühmade järgi otsustades võib öelda, et niisugune nähtus leiab aset kõikide kõrgemate taksonoomiliste rühmituste tasemel, perekondadest klassideni.

Toome näiteks uute klasside ja seltside tekkimise loomariigis B. Renschi (1959) andmeil (tabel 3, 4).

Rääkides uute tüüpide kujunemise kiirest, plahvatuslikust iseloomust, ei tohi unustada selle «kiiruse» suhtelisust inimlike ajamõõtmetega võrreldes. Paar miljonit aastat vältav evolutsiooniline muutumine kantakse paleontoloogide poolt veel «kiirete» hulka.

Tabel 3

Uute klasside tekkimine küllaldase paleontoloogilise materjaliga hõimkondades

Ajastud	Kambrium	Ordoviitsium	Silur	Devon	Karbon	Perm	Trias	Juura	Kriit	Paleogeen	Neogeen
Uute klasside arv	2	19	10	2	4	2	—	1	1	—	—

Tabel 4

Uute seltside tekkimine mõnedes klassides

Uute seltside arv / Ajastu	Kambrium	Ordoviitsium	Silur	Devon	Karbon	Perm	Trias	Juura	Kriit	Paleogeen	Neogeen
Putukad	—	—	—	1	12	7	3	11	—	10	—
Roomajad	—	—	—	—	2	5	10	4	—	—	—
Linnud	—	—	—	—	—	—	—	1	6	16	4
Imetajad	—	—	—	—	—	—	—	3	2	25	1

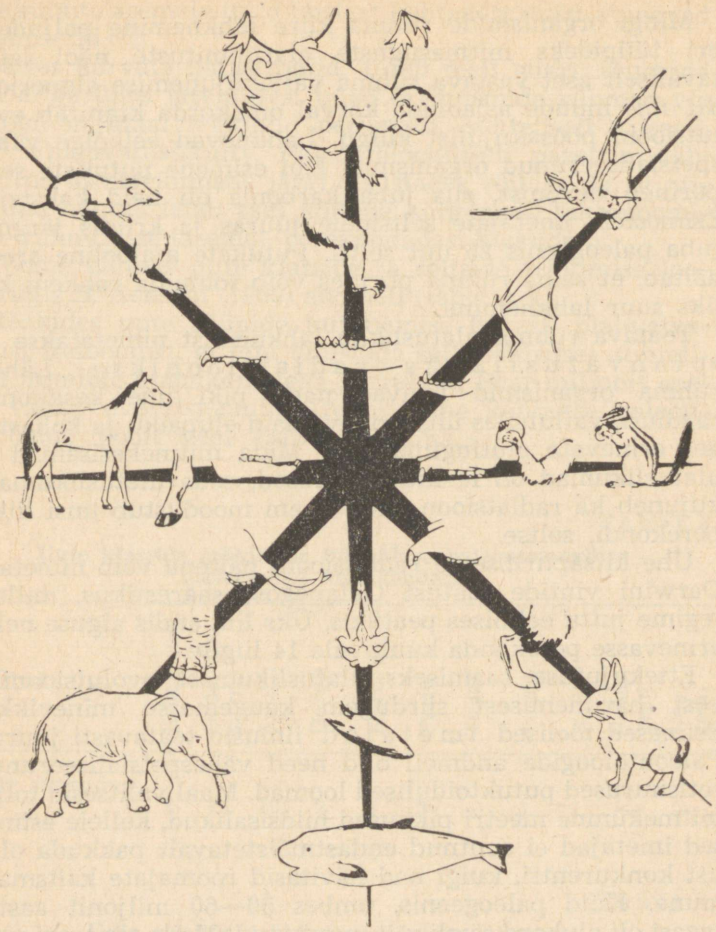
Mingi organismide rühma kiire lahknemine paljudeks eri tüüpideks mitmesuguste alarühmituste näol leiab tavaliselt aset vastava rühma väljakujunemise algperioodil, mis muude asjaolude kõrval omakorda kinnitab evolutsiooni põõsakujulist kulgu. Lahknevad eelkõige vähespetsialiseerunud organismid. Kui esimene putukate selts pärineb devonist, siis juba karbonis oli neid kaksteist. Esimestele imetajate seltsidele juuras ja kriidis järgnes juba paleogeenis 25 uut seltsi. Putukate ajalooline areng näitab, et sama rühma piirides võib toimuda rohkem kui üks suur lahknemine.

Teatava rühma ulatuslikku lahknemist nimetatakse ka «plahvatuslikuks radiatsiooniks». Lähterühma organismid levivad nagu piki uue keskkonna raadiusi, vallutades üha erinevamaid elupaiku ja kohastudes erinevate elutingimustega. Mida mitmekesisemad ja ulatuslikumad on levikuvõimalused, seda ulatuslikumaks kujuneb ka radiatsioon, seda enam moodustub uusi liike, perekondi, seltse.

Ühe kitsapiirilisema radiatsiooni näitena võib nimetada Darwini vintide saatust Galapagose saarestikus, millest tegime juttu eelmises peatükis. Üks liik andis alguse nelja erinevasse perekonda kuuluvale 14 liigile.

Ettekujutuse saamiseks ulatuslikumast evolutsioonilisest harunemisest siirdugem kaugemasse minevikku. Esimesed tõelised imetajad ilmusid teatavasti juuras. Paleontoloogide andmeil olid need vähespetsialiseerunud rotisuurused putuktoidulised loomad. Maal valitsesid tollal mitmekümne meetri pikkused hiidsisalikud, kellele esimesed imetajad ei suutnud endastmõistetavalt pakkuda olulist konkurentsi, kuigi nad hävitasid roomajate kaitsmata mune. Kuid paleogeenis, umbes 50—60 miljonit aastat tagasi oli olukord täielikult muutunud. Meile tänaseni veel lõplikult selgumata põhjustel olid hukkunud seni konkurentsitult valitsenud saurused, nende poolt vabastatud elupaiku hakkasid aga vallutama imetajad. Nad levisid maapinnal ja maa sees, puudel, vees ja isegi õhus. Umbes 10 miljoni aasta kestel arenesid ürgimetajatest mitmesuguse toitumis-, liikumis- ja eluviisiga loomarühmad: putuktoidulised, kiskjalised ja närilised; sõralised, kabjalised ja loivalised jt. Teiste seas ilmusid ka esimesed primaadid — inimese lähemad sugulased loomariigis.

Taimeriigis kuulub tänapäeval valitsev koht vaieldama-



Joon. 51. Imetajate radiatsioon (hammaste ja jäsemete ehituse alusel).

tult k a t t e s e e m n e t a i m e d e l e. Nad on levinud Arktikast Antarktikani, kasvavad nii maismaal kui ka vees (vesikatk jt.). Me kohtame nende hulgas vormide suurt mitmekesisust, mõõtmete varieerumist nööpnõelapea suurusest *Wolffia*'st tiigi pinnal kuni üle saja meetri kõrguste

eukalüptideni. Kogu see mitmekesisus sai alguse ulatusliku lahknemise näol rühma fülogeneetilises nooruses. Katteseemneliste vahetuid eellasi paraku ei tunta, kuigi keskaegkonna seemnesõnajalad (joon. 52) ja mõned neile lähedased taimegrupid sarnanevad paljuski katteseemnelistele. Katteseemnelised puud ilmusid paleontoloogide andmeil esmakordselt suuremal hulgal varajases kriidis, umbes 100 miljonit aastat tagasi. Märkimist väärib asjaolu,



Joon. 52. Seemnesõnajalg.

et nad esinesid kohe paljude perekondade ja sugukondade näol. Kuigi sellele eelneva perioodi kohta puuduvad täpsemad andmed, võib arvata, et esimesed katteseemnelised ei tekkinudki ajaliselt palju varem ja et nende esialgne areng oli kiire, s. o. et õistaimede sugukondade diferentseerumine toimus samaaegselt, nende fülogeneesi üsna varajasel astmel. On teada, et hilises kriidis olid juba olemas kõrgemalt spetsialiseerunud sugukonnad nii kaheidulehelistest (korvõielised) kui ka üheidulehelistest (käpalised, kõrrelised).

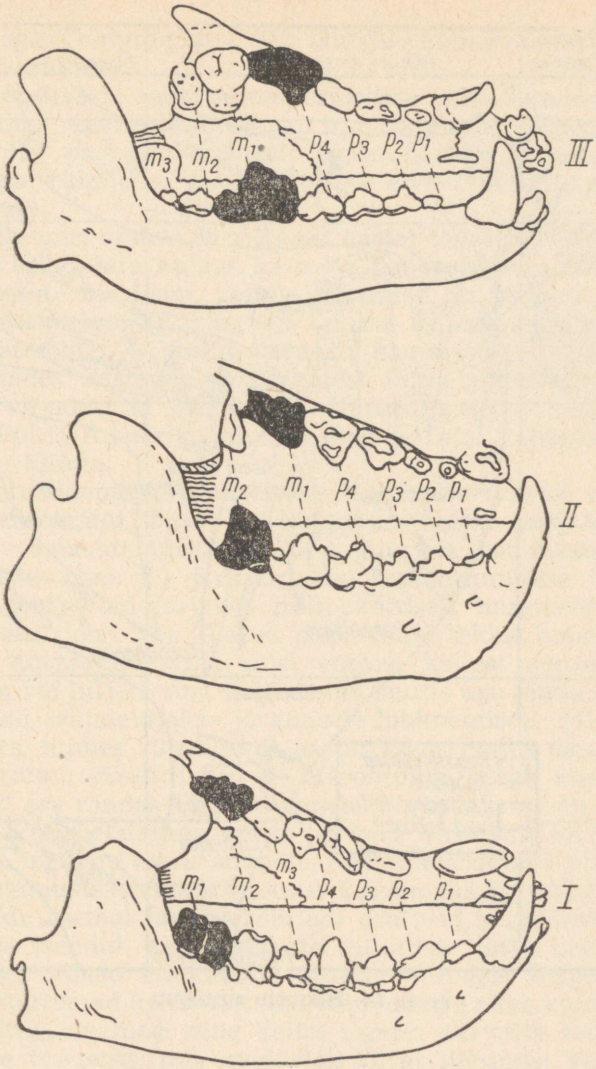
Järgneva 40—50 miljoni aasta jooksul — eotseenini — toimus nüüdisaegsete perekondade järkjärguline diferentseerumine, seejuures üha alaneva tempoga.

Analoogilistest plahvatuslikest lahknemistest räägivad paleontoloogia andmed ka teiste suuremate looma- ja taimerühmade suhtes. Siluri lõpus ja devoni alguses leidis aset esimeste maismaataimede «radiatsioon», umbes 300 miljonit aastat tagasi — kahepaiksete «ekspansioon», viimasest umbes 50 miljonit aastat hiljem — roomajate ulatuslik levik.

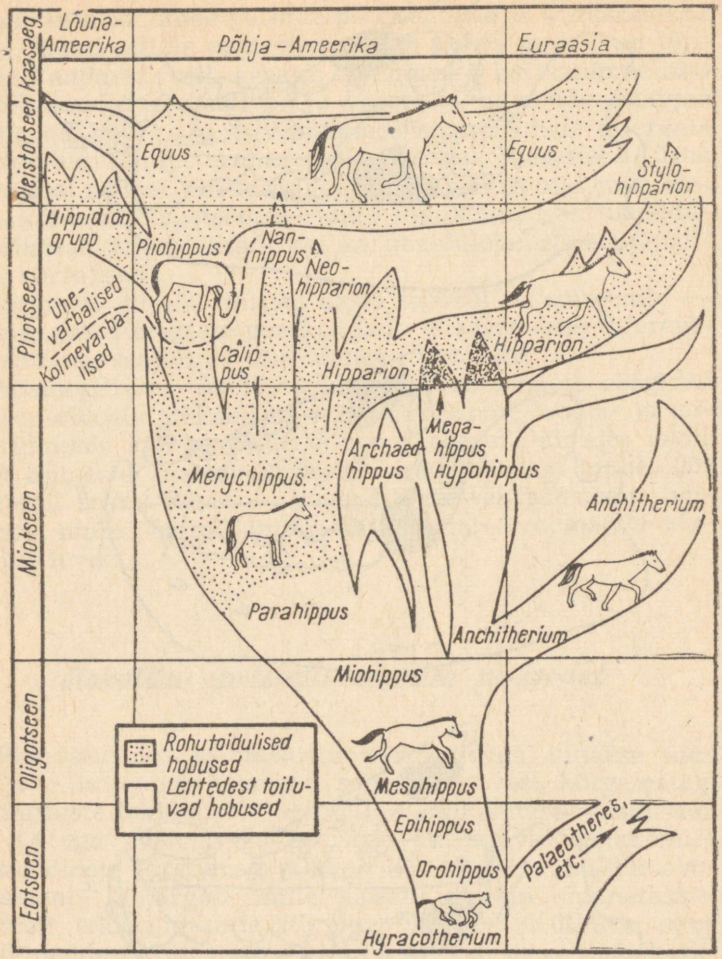
Rahuliku spetsialiseerumise perioodid

Plahvatusliku radiatsiooni perioodidega luuakse alus paljude uute perekondade, seltside ja veel kõrgemategi rühmituste tekkimisele. Mitte kõik lahknemise «saadused» ei jää aga püsima elu areenile. Intensiivse lahknemise perioodidele järgnevad pikema kestusega «rahuliku evolutsiooni» ajajärgud, mille jooksul otsekui «hinnatakse» kiiresti tekkinud uute tüüpide väärtust. Küllaltki suur hulk nendest «fülogeneesi eksperimentidest» ei vasta keskkonna nõuetele või ei osutu sisemiselt küllalt harmoonilisteks ning sureb välja.

Eotseeni ürgkiskjaliste (*Creodontia*) hulgas tuntakse nn. väärkiskhambulisi (näiteks *Hyaenodon*), kellel ülemine teine ja alumine kolmas purihammas olid suurenenud ja kujunenud kiskhammasteks (joon. 53). Viimaste asetus lõualuus ei olnud aga sobiv (paiknesid liiga taga) ega võimaldanud nende edasist suurenemist. Niisuguse hammastiku tüübiga loomad kadusid peagi kiskjaliste hulgast



Joon. 53. Kiskhamba areng.
I, II — väärkiskhambuliste hammastu, III — hundi hammastu.
Kiskhammas varjutatud.



Joon. 54. Hobuste sugupuu.

ning nende asemel arenesid edasi loomad, kellel ülemine neljas ja alumine esimene purihammas spetsialiseerusid kiskhammasteks.

«Rahulikel» perioodidel väheneb vormide mitmekesisus, seevastu suureneb aga allesjäänute sobivus oma elukesk-

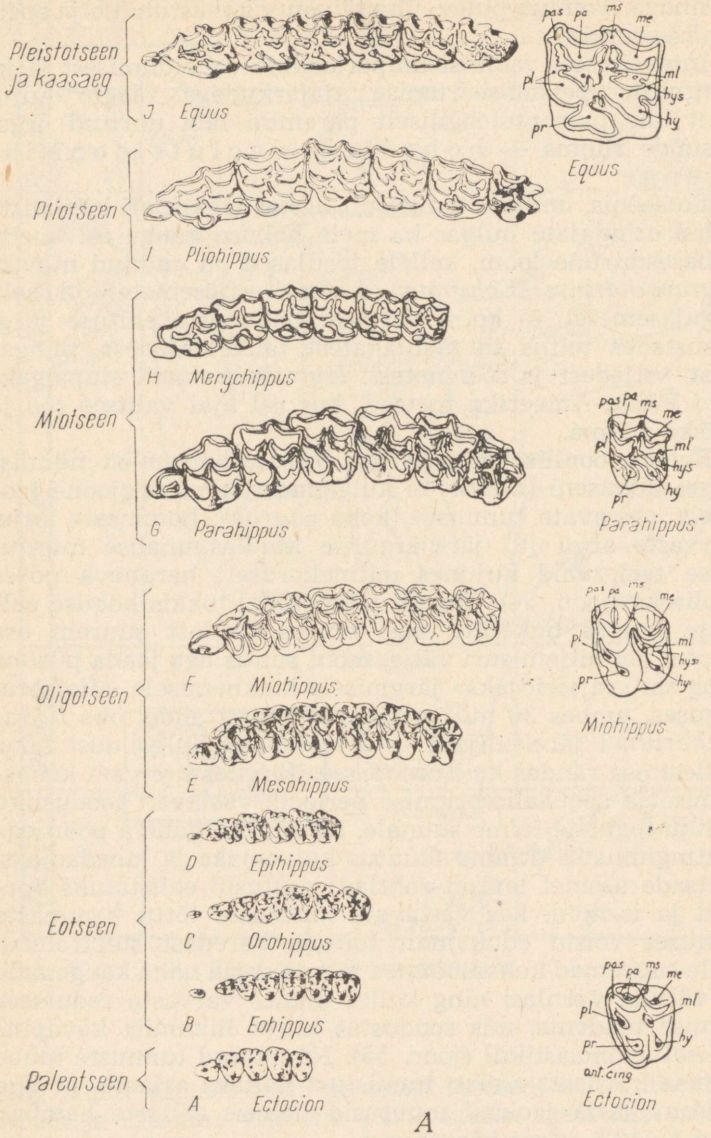
konnaga. Toimub pidev, üha täiustuv kohastumine ja spetsialiseerumine.

Intensiivsete radiatsiooniperioodide vaheldumisest järkjärgulise spetsialiseerumise ajajärkudega räägib kujukalt ühe paleontoloogiliselt paremini läbi uuritud organismide rühma — hobuste — evolutsiooniline areng.

Eotseenis, umbes 50 miljonit aastat tagasi, oli kabjaliste seltsi esindajate hulgas ka meie hobuse kauge esivanem, rebasesuurune loom, kellele teadlased on andnud nimeks *Hyracotherium* (*Eohippus*). Looma esijäsemetel oli neli, tagajäsemetel — kolm varvast; hammaste ehituse järgi otsustades toitus ta mahlakatest taimelehtedest, pungadest, viljadest ja seemnetest. *Hyracotherium*'i elupaigaks olid Põhja-Ameerika metsad, kus sel ajal valitses soe ja niiske kliima.

Evolutsioonilise arengu tee *Hyracotherium*'ist nüüdisaegse hobuseni (*Equus*) ei kulgenud tõusva sirgjoone taoliselt, vastavate tunnuste (keha suuruse, hammaste kuju, varvaste arvu jt.) järkjärgulise kindlasuunalise muutumise teel, vaid kujunes mitmekordselt hargneva põõsa taoliseks (joon. 54). Teatud perioodidel tekkis hobuse eellaste hulgas buketina uusi vorme, kellest suurem osa varem või hiljem suri välja, mõni suutis aga jääda püsima ning sai «rajaleidjaks» järgmisele lahknemisele. Miotseeni alguses, umbes 30 miljonit aastat tagasi andis üks *Hyracotherium*'i järeltulijaid — *Mesohippus* hulga uusi liike, kellest osa rändas ka Euroopasse. Järgnes kestvam kohastumise ja spetsialiseerumise periood, vastavalt loodusliku valiku tegurite toime suunale. Seoses märgatava pöördega elutingimustes (kliima muutus kuivemaks ja jahedamaks, metsade asemel levisid rohtlad) osutusid eelistatuks vormid ja isendid, kes vastavate muutuste tõttu hammaste ehituses võisid edukamalt toituda karedast stepirohust, kelle suuremad kehamõõtmed võimaldasid näha kaugemale ja vältida vaenlasi ning kellel ilmnes varvaste redutseerumise tendents, mis soodustas kiiret liikumist kõvapinnalisel avamaastikul (joon. 55). Nimetatud tunnuste muutumise kiirusest annab tunnistust näiteks asjaolu, et ühe miljoni aasta jooksul muutusid hobuse eellaste hambad vaid 1—10% võrra kõrgemaks.

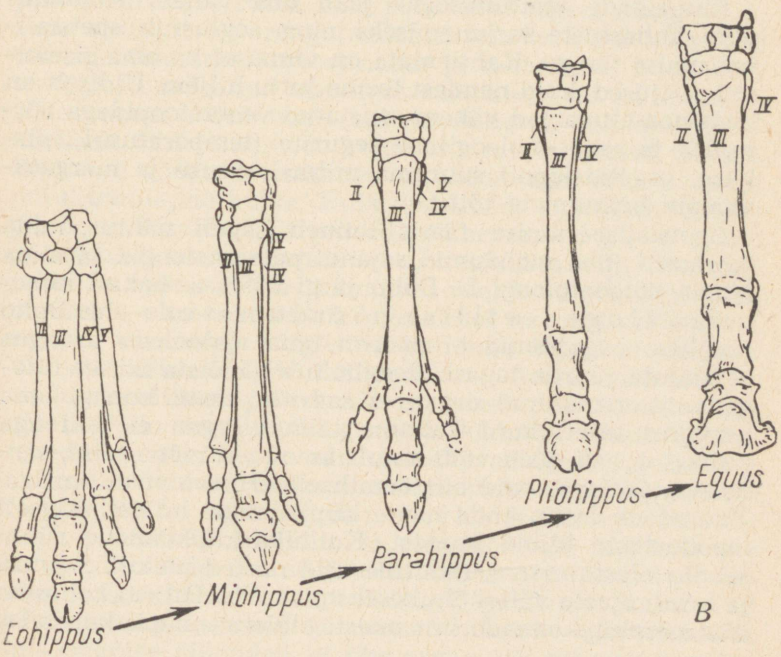
Ameerikas saavutas ilmse eelise liik, keda tuntakse *Merychippus*'e nime all; Euroopasse rännanud loomad



Joon. 55. Hobuse purihammaste (A) ja esijäsemete (B) ajaloolise arengu tee.

surid välja. Miotseeni ja pliotseeni piiril, umbes 15 miljonit aastat tagasi toimus hobuse eellaste seas järjekordne suurem lahknemine, mille tagajärjel tekkinud vormidest arenes pliotseenis teiste kõrval välja *Pliohippus* — loom, kellel oli juba ainult üks varvas. Viimast peetaksegi tänapäeva hobuslaste sugukonna (hobused, eeslid, sebrad) vahetumaks eellaseks. Pleistotseenis levis hobune oma algselt sünnimaalt — Põhja-Ameerikast — ka Lõuna-Ameerikasse, Euraasiasse ja Aafrikasse.

Radiatsiooniperioodide vaheldumisest kestvamate spetsialiseerumisperioodidega räägivad paljude teistegi organismide põlvnemislood. Järkjärgulise kohastumise tulemusena redutseerusid elevantide eellastel silmahambad, eespurihambad muutusid aga tõelisteks purihammasteks. Kopskaladel liitusid devoni ja karboni vältel selja- ja kõhuuim sabauimega. Taimeriigis tähistavad spetsialiseeruvat evolutsiooni mitmesugused kaitsekohastused ebasoodsatele teguritele: kõrgetele ja madalatele tempera-



tuuridele, niiskuse puudusele või liiale, valguse vähesusele jm. Siia kuuluvad ka kohastused tolmeldamiseks, seemnete ja viljade levitamiseks, samuti vegetatiivseks paljunemiseks.

Pideva kohastumise teel hõivatakse järk-järgult kõik antud organismide rühmale, s. o. teatud organisatsioonitüübile kättesaadavad *elupaigad*. Nii võib öelda, et maismaateod on üldiselt läbinud oma õitsva radiatsiooniperioodi ja praeguses staadiumis toimub vaid spetsialiseerumine. Kõik sobivad elupaigad on tõenäoliselt vallutanud ka putukad.

Elupaikade «jagamisest» räägib muu seas erineva suurusega loomade enam-vähem püsiv arvuline vahekord vastavates geograafilistes piirkondades. Me kohtame nii Euroopa metsade kui ka Brasiilia ja Aafrika troopiliste vihmametsade linnustikus umbes 13—18% suuri linde (papagoilisi, faasaneid, tuvilisi jt.), 24—30% keskmiste mõõtmetega linde (rästaid, vareseid, rähnilisi jt.) ja 55—58% väikesi linde (tihaseid, vinte, põõsalinde jt.). Kõrvuti taimtoidulistega esinevad alati ka lihatoidulised.

Elupaikade «täitumisega» jääb üha vähem võimalusi uute kohastuste kujunemiseks ning aeglustub spetsialiseerumise tempo. Kahtlemata on viimasel ka oma sisemised põhjused, kuid nendest teeme juttu hiljem. Üldiselt on maismaa-elupaigad vähem asustatud veebiotoopidega võrreldes ja seda ökoloogiliste tegurite (temperatuuri, niiskuse, vegetatsiooni) suurema mitmekesisuse ja märgatavamate kõikumiste tõttu.

Spetsialiseerumise faasis ilmneb sageli nähtus, mida märkasid juba möödunud sajandi paleontoloogid ja mida belgia paleontoloogi L. Dollo järgi 1893. a. hakati nimetama *fülogeneetilise pöördumatuse* ehk Dollo reegliks: organismid ei pöördu oma ajaloolises arengus eelkäijate juurde tagasi. Reeglit tuleb mõista nii, et fülogeneesis mandunud organ ei saavuta enam kunagi oma esialgset taset, kord kaduma läinud organ ei teki aga kunagi uuesti, vaid võib ainult asenduda mõne teise, sarnaselt talitleva, kuid anatoomiliselt erineva struktuuriga. Tuntud on Dollo enda näide kilpkonnade kilbist. Algselt moodustusid kilbid luudest. Kui üks kilpkonnade rühm siirdus elama merre, redutseerusid rasked luukilbid juura ja kriidi ajastu vältel õhukeseks plaadiks. Hiljem kohastus üks merekilpkonnade liin uuesti eluks rannapiirkondades

ja kilp osutus jälle vajalikuks. Seekord arenes kilp seljanahast, algse kilbi jäänuste kohalt, mitte aga mandunud kilbist endast.

Fülogeneetilise pöördumatuse reeglil (nagu igasugusel reeglil) ei puudu erandid. Kaasaegsetel hobustel võivad mõnikord kujuneda väikesed kõrvalvarbad koos kapjadega, vaaladel ja delfiinidel võivad esineda mandunud tagajäsemed, mõnedel imetajatel võivad areneda lisarinnanibud. Geneetikud ütlevad, et niisugustel juhtudel korduvad kaugetele eellastele omased või neile lähedased geenide kombinatsioonid. Viimased võivad tekkida pöördmutatsioonide tagajärjel, samuti hübridisatsioonil. Kodustatud tuvitõugude, samuti kanaari lindude omavahelisel ristumisel on järglastel vahel näiteks nende metsikutele eellastele iseloomulik sulestikuvärvus. Kõigil eespool nimetatud juhtudel korduvad eellaste tunnused ainult üksikutel isenditel. Seda nähtust nimetatakse *atavismiks*.

Fülogeenia, eeskätt taimeriigi ajalooline areng tunneb juhte, mil terve rühm näib pöörduvat tagasi mingi varasema elulaadi või arengutendentsi juurde. Üheiduleheliste taimede õieosade (eriti emakate ja tolmukate) fülogenees on üldiselt kulgenud mandumise suunas, kuid on olnud ka selle suuna pöördumisi (näiteks liiliatel, tulpidel). Tõenäoliselt olid õistaimede eellasteks tuultolmlejad taimed. Esimesed tõelised õistaimed kuulusid aga vaieldamatult putuktolmlejate hulka. Hulk õistaimede sugukondi (pöökpuulised, kaselised, kõrrelised, lõikheinalised jt.) on uuesti pöördunud tuultolmlejate leeri, kusjuures vähemalt ühel juhul on viimaste seas toimunud veel kord tolmlemisviisi muutus — kroonlehtedeta piimalillel on nektaariumid ja eredalt värvunud kõrglehed putukate ligimeelitamiseks. Viimane näide räägib ühelt poolt — funktsiooni osas — evolutsioonilistest pöördumistest, teiselt poolt kinnitab aga ometi Dollo reeglit: fülogeneesis kaduma läinud kroonlehed ei taastu, nende talitluse võtavad üle kõrglehed.

Evolutsiooni spetsialiseerumisjärkude üheks ilmsemaks tagajärjeks on organismide *terviklikkuse täiustumine*: üksikute elundite ja elundkondade vastastikuste suhete koordineerimine ja allutamine organismi kui terviku reguleerivale kontrollile. Organismid kujunevad hästi tasakaalustatud ja harmoonilisteks süsteemideks, mis eelkõige tähendab, et ühe organi või tunnuse muutu-

misel muutuvad vastavalt ka teised. Näiteks mitmesuguste jooksva liikumisviisiga selgroogsete loomade (kabjaliste, sõraliste, näriliste, kiskjaliste, kukruliste jt.) evolutsioonis ei muutunud ainuüksi jalad pikemaks ja liikumisfunktsiooni täitvad lihased tugevamaks, vaid vastavalt toimus ka varvaste arvu vähenemine, puusa- ja õlavöö tugevam väljaarenemine, südame ja kopsude täiustumine, teatavate käitumisviiside muutumine (näiteks karjainstinktide tugevnemine). Niisugused keerukad ja komplekssed kohastused ei kujune lihtsalt uute tunnuste lisandumise teel olemasolevatele, vaid kogu organisatsiooni ümberkorraldumise teel. Viimast juhivad mitmesugused organismi terviklikkusest tulenevad seaduspärasused. Kõikides organismides domineerivad nn. organisatsiooni- ehk süsteemitunnused — tunnused, millistele kuulub esmajärguline tähtsus antud organisatsioonitüübi kui tervikliku süsteemi kujunemisel. Süsteemitunnuste taga ei ole vaja otsida erilisi tundmatuid jõude, nagu seda teevad vitalistid. Küll võivad aga need tunnused tuleneda eranditult keerukaist suhteist tegurite vahel, mida on raske analüüsida.

Organismide sisemise terviklikkuse silmaspidamine aitab meil lahti harutada nii mõnegi keerulise, esimesel pilgul lausa mõistatuslikuna tunduva sõlme ühe või teise rühma fülogeneesis. Õistaimede evolutsiooni iseärasused muutuvad märksa arusaadavamaks, kui lähtume asjaolust, et õis on harmooniline tervik, mis peab kindlustama kaht eluliselt tähtsat talitlust — viljastumist ning seemnete valmimist ja levitamist. Õie mistahes osade muutumine põhjustab vastavate korrelatsioonide tõttu nihkeid teiste õieosade valikulises väärtuses.

Taimesugukondade eristamisel arvestatakse peamiselt kaheksat alljärgnevat tunnuste paari: kroonlehitus või õiekrooni olemasolu, lahk- või liitkroonlehisus, aktinomorfne või sügomorfne õis, palju või vähe tolmukaid, sigimikud lahus või kokkukasvanud, palju või vähe seemnealgmeid, aksillaarne või parietaalne platsentatsioon, ülemine või alumine sigimik. Nimetatud tunnuste kõikvõimalikest kombinatsioonidest (256) on õistaimede sugukondades ühed hästi levinud, teised esinevad harva, kolmandad ei realiseerugi. Nad moodustavad juba eelmisest peatükist tuttavaid «orge» ja «tippe» geenikombinatsioonide «maastikul»: sobivad (harmoonilised) kombinatsioo-

nid on tippudeks, sobimatud kombinatsioonid — orgudeks. Orgudesse satuvad sellised kombinatsioonid nagu näiteks liitkroonlehisus (või sügomorfsus) koos tolmukate suure arvuga (sügomorfne õiekroon on kohastunud putuktolmlemiseks ja täidab oma ülesannet kõige paremini juhul, kui tolmukate arv ja asetus on kindlad). Harva kohtame kombinatsiooni krooni puudumisest ja sügomorfsusest, kuivõrd esimene seostub tuultolmlemisega, viimane eeldab aga putuktolmlemist.

Sobivate tunnustekombinatsioonidega «kohastumistippudest» on ühed osutunud suhteliselt «kergesti ronitavateks», teised — raskemini ligipääsetavateks. Näiteks kombinatsioon — korrapärane õiekroon, vähe tolmukaid, alumine või keskmine emakkond, sünkarpsus, vähe seemnealgmeid ja aksillaarne platsentatsioon — esineb 34 eri sugukonnas (kikkapuulistel, anakardilistel, ruudilistel, liialistel, kommeliinilistel jt.). Selline tunnuste kombinatsioon saavutatakse nähtavasti suhteliselt väikeste variatsioonidega üsna erinevatest õietüüpidest. Kombinatsioon — sügomorfne õis, kindel tolmukate arv, apokarpsus ja alumine emakkond paljude seemnealgmetega — kuulub seevastu raskesti ligipääsetavate tippude hulka ning on kujunenud ainult ühe, kuid seejuures suure sugukonna, nimelt liblikõieliste eralduskombinatsiooniks. Ka teistes suuremates, s. o. perekonna- ja liigirikkamates sugukondades (näiteks käpalistel, kõrrelistel, ristõielistel, korvõielistel jt.) kohtame enamasti ainult neile iseloomulikke tunnustekombinatsioone.

Samu «tippe» hõivanud sugukondade taimed sarnanevad enamasti ka oma üldiselt haabituselt ja elupaiga nõuetelt. Kombinatsioon korrapärasest õiekroonist, vähestest tolmukatest jt. eespool nimetatud tunnustest iseloomustab näiteks peamiselt troopilisi ja subtroopilisi puid. Kombinatsioon — liitkroonlehisus, kiirjas õis, kindel arv tolmukaid, alumine emakkond, sünkarpne sigimik paljude seemnealgmetega ja aksillaarne platsentatsioon — esineb eelkõige mesofüütsetel rohttaimedel nii parasvöötmes kui ka troopilistes piirkondades (siniladvalistel, maavitsalistel, teelehelistel jt.).

Paljude loomade evolutsioonis on täheldatud muutusi kehamõõtmetes ja üksikute organite mõõtmete vahekorras. Sageli on aset leidnud keha üldine suurenemine, näiteks hobustel ja elevantidel. Märgatavad on olnud muu-

tused üksikute organite proportsioonides, millega on kaasnenud vastavad füsioloogilised muutused.

Juba mõned sajandid tagasi tundsid loodusteadlased fakti, et suuremate loomade proportsioonid erinevad neile lähedaste, kuid väiksemate loomade proportsioonidest. Imetajate, lindude ja roomajate sama liigi alamliikide, sama perekonna liikide või sama sugukonna lähedaste perekondade võrdlemisel ilmneb, et suuremate isenditega rühmades on suhteliselt väiksem pea, väiksemad silmad, lühemad kõrvad, sabad, jalad, tiivad, nokad. Suhteliselt väiksemateks osutuvad ka suuremate loomade mitmed siseelundid: neer, maks, süda, kopsud, näärmed; sool on seevastu pikem. Kehamõõtmete suurenemisega tugevneb paljudel loomadel suguline dimorfism.

Kehamõõtmetega seostub omakorda ainevahetuse intensiivsus. Keha mahu suurenemisega väheneb tema suhteline pind ja järelikult — soojusekadu ja hapniku tarbimine (tuletagem meelde Bergmanni reeglit!). Väiksemates püsisoojastes ja enamikus väiksemates kõigusoojasteski loomades on ainevahetus märksa intensiivsem. Hiirel lööb süda minutis 520—780 korda, seal 68—80, hobusel 34—36, elevandil 25—28 korda. Varblase, hallvarese ja kalkuni suhtes on need arvud järgmised: 745—850, 378, 93.

Ainevahetuse intensiivsuse langemisega kaasneb ka suuremate loomade ontogeneetilise arengu aeglustumine: tiinuse- ja inkubatsiooniperiood pikeneb, sünnijärgne kasv aeglustub. Hiirel saabub näiteks suguküpsus 5.—6. elukuul, kopral — aasta pärast sündi, põdral — $2^1/_2$ aasta pärast, pruunkarul — 3.—4. eluaastal, india elevandil — 12—15 aasta vanuselt.

Organismide terviklikkusest annab muu seas tunnistust ka asjaolu, et muutused nende kehasuuruses ei suuda ületada teatavat piiri ja seda mõlemas suunas: nii suurenemisel kui ka vähenemisel. Koed ja organid ei saa normaalselt talitleda, kui rakkude arv tõuseb üle või langeb alla kriitilise hulga. Kehamõõtmete vähenemisel miinimumini paljud organid manduvad ning säilivad ainult asendamatud struktuurid. Näiteks väikese, 1 mm pikkuse ja 0,2 mm laiuse mereteo *Caecum glabrum* närvitänkude ja sooleepiteeli rakud on hästi arenenud ning umbes sama suured kui suurematel rannikuliikidelgi (*Littorina littorea*), sugunäärmed on seevastu esindatud üheainsa kokkukeeratud torukesena ja lõpused puuduvad üldse: hapnikku

saavad need loomakesed nahahingamise teel. Hulkraksetest on väikseimad kehamõõtmed ilmselt ripskõhtsetel, kelle pikkus varieerub 0,06—1,5 mm vahel. Neil areneb korraga vaid üks muna, moodustades seejuures enam kui poole kehasuurusest. Kõige väiksemate imetajate (karihiirte) kehakaal on umbes 2,5 g, kõige väiksematel lindudel — koolibritel — kaks grammi.

Loomade kehasuurusel on ka ülemine piir, mille ületamine toob kaasa mitmesuguseid ebakõlasid organite mõõtmetes ja talitluses. Pea muutub suhteliselt liiga väikeseks (nagu hiidroomajatel), soolestik — ebanormaalselt pikaks. Teataval määral sõltuvad kehamõõtmed toitumise laadist. Suured maismaaimetajad (elevandid, ninasarvikud, suured laiskloomad, kaelkirjakud jt.) kuuluvad kõik taimtoiduliste hulka, sest maismaa-elupaigad ei suudaks neile pakkuda vajalikul määral lihatoitu. Lihatoidulised loomad ei saavuta tavaliselt taimtoiduliste mõõtmeid ka sellepärast, et oma saagi tabamiseks peavad nad olema hästi liikuvad ja kiire reaktsioonivõimega. Sama kehtib lindude ja roomajate kohta. Emud, nandud, luiged, jaanalinnud on taimtoidulised, nagu seda oli enamik hiidroomajaid. Lendavatel loomadel määrab kehasuuruse ülemise piiri tiibade kandejõud. Lendavaist lindudest kaalub 80% alla 2 kg.

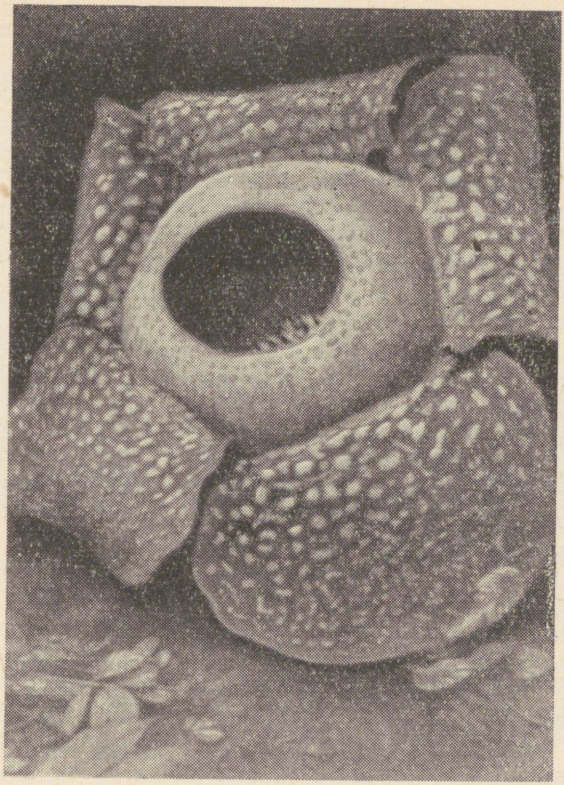
Üksteisega talitluslikult seotud ja evolutsioonis korrelatiivselt muutuvate elundite ja elundkondade kõrval leiame organismides ka suhteliselt iseseisvaid ja üksteisest sõltumatult varieeruvaid kudesid ja organeid. Viimane on olnud aluseks tunnuste mosaiiksuse ja nn. *mosaiikse evolutsiooni* ideele. Nii paleontoloogia kui ka nüüdisaegsete organismide morfoloogia pakuvad küllaldast materjali organismi üksikosade suhteliselt sõltumatu evolutsiooni kinnitamiseks. Ühed organid ja struktuurid evolutsioneeruvad kiiremini, teised — aeglasemalt. Niisuguse mosaiikse evolutsiooni tulemuseks on organismid, kes ühtede tunnuste poolest kuuluvad kõrgemalt arenenud, teiste tunnuste poolest — primitiivsemate organismide hulka. Tunnuste sõltumatust kohtame me sagedamini taimede evolutsioonis, kuivõrd üksikute kehaosade vahelised seosed on taimedel üldiselt nõrgemad. Teravalt väljendub mosaiiksus juure, varre ja lehtede evolutsioonis ühelt poolt ning õie, vilja ja seemne evolutsioonis teiselt poolt.

Reeglina ilmneb mosaiikne evolutsioon teravamalt vastava organismide rühma primitiivsematel esindajatel. Õistaimedest kohtame tunnuste erinevatempolist arengut eeskätt sellistes taimerühmades nagu magnoolialised, tulikalised ja vesiroosilised, mida peetakse hõimkonna kõige algelisemateks rühmadeks. Magnoolialistel on näiteks üsna primitiivsed õied, kuid seevastu suhteliselt kõrgelt arenenud puit. Tulikaliste hulka kuuluvail käokingal ja kukekannusel on sügomorfsed õied (arenenud tunnus), kuid lahkviljalehtne emakkond (primitiivne tunnus).

Vastava rühma edasise evolutsiooni käigus kaob järkjärgult primitiivsematele rühmadele iseloomulik «ebakõla» ning ühtlustub eri tunnuste arengutase. Kõikide kehaosade spetsialiseerumises saabub omamoodi kulminatsioonifaas, mil vastavad struktuurid on kõige paremini kohastunud oma funktsioonide teostamiseks. Seetõttu on raske leida mosaiikse evolutsiooni näiteid kõrgematel õistaimedel, aga samuti ka rakistaimede või paljasseemnetaimede kõrgemalt arenenud rühmades.

Tuleb tunnistada tõsiasja, et igasugusel spetsialiseerumisel ja täiustumisel on oma piir. Varvaste redutseerumine viielt ühele oli kasulik muutus hobuse eellaste ajaloolises arengus, viimase varba kadumine ei oleks seda enam. Kiili suured, peaaegu kogu pead katvad silmad on piiriks, millest edasi liitsilm ei saa enam täiustuda. Putukad hingavad teatavasti õhutorude abil, mis toovad hapniku vahetult kudedesse. Niisugune hapniku edasikandumise viis on väga tõhus, kuid ainult väikeste organismide puhul. Näiteks rotisuurune putukas ei suudaks eksisteerida. Väikesed kehamõõtmed omakorda teevad võimatuks temperatuuriregulatsiooni mehhanismide arengu ja piiravad aju suurust. Viimane seab aga kindlad piirid putukate psüühikale, nende «intelligentsile» ja õppimisvõimele. Võib arvata, et kui putukatel oleks arenenud teistsugune hingamisviis, oleksid nad edestanud evolutsioonis selgroogseid ning meid teiega võib-olla poleks olnudki.

Spetsialiseeruv kohastumine tähendab alati suuremal või vähemal määral ühekülgset arengut. Ühtede organite ja kehaosade täiustumisega kaasneb teiste osade mandumine ja kadumine. Viimasest annab tunnistust külgvarvaste kadumine hobustel, silmade taandareng koopaloomadel, värvipimedus paljudel ööloomadel. Ühekülgse spetsialiseerumise ilmekaks näiteks on siseparasiidid oma



Joon. 56. Raitlill (*Raflesia arnoldii*) Sumatra ürgmetsast. Õie läbimõõt 98 cm.

paljunemisorganite tugeva arenguga mitmete teiste organite (meeleelundite, liikumisvahendite, hingamisorganite jt.) taandarengu arvel. Ilmne ühekülgsus iseloomustab putuktoidulisi ja saprofüütseid taimi, samuti paljusid soo- ja veetaimi, kserofüütide ja sukulentide äärmuslikke vorme. Parasiittaimedel kaob fotosünteesi organ — leht, enamasti kaob ka veevõtuelund juur, mõnikord on vegetatiivsed elundid kõik mandunud. Äärmuslikuks näiteks võib selles suhtes pidada Indoneesias kasvavat raitlille (rafleesia), mis koosneb vaid ühest hiigelsuurest, vahetult

peremeestaime juurtele kinnituvast õiest; sel taimel pole ei juuri, vart ega lehti (joon. 56).

Evolutsiooniline spetsialiseerumine läheb aeg-ajalt sedavõrd kaugele, et on põhjust rääkida ülespetsialiseerumisest. Loomade kihvad, hambad, sarved, nokad, jäsemed, sabasuled, suised ja teised kehaosad võivad oma arengus näiteks saavutada ülemäärase suuruse, mis ei ole nende kandjatele enam kasulik (joon. 57). Ülespetsialiseerumist kohtame sagedamini fülogeneetilise arengutee lõpus paiknevatel organismidel. Veidrad vormid ja lopsakas kasv on signaaliks peatsele väljasuremisele.

Iga plahvatusliku radiatsiooniga antakse algus paljudele erisuunalistele evolutsiooniteedele. Järgneva spetsialiseerumise käigus erinevused üksikutes evolutsioonisuundades aina süvenevad, tagasipöördumist reeglina ei toimu. Aja möödudes leiavad aset üha uued ja uued lahknemised, luuakse üha uusi kohastumiste suundi. Maal on orgaanilise evolutsiooni käigus vaheldunud miljonid erinevad liigid, igal oma tunnused ja oma evolutsiooni suund. Kui aga hakata lähemalt võrdlema erinevaid organismide rühmi ja selgitama nende evolutsioonisuundi, ilmneb üllatav asjaolu: näeme sarnaste tunnuste, organite või tervete struktuuritüüpide kordumist mitte ainult lähedastel liikidel, vaid ka päritolult päris kaugetes rühmades. Nagu kasutaks loodus vaid teatud piiratud arvul struktuure ja värve, mida kombineerides ta on sunnitud paratamatult kordama juba olemasolevaid motiive.

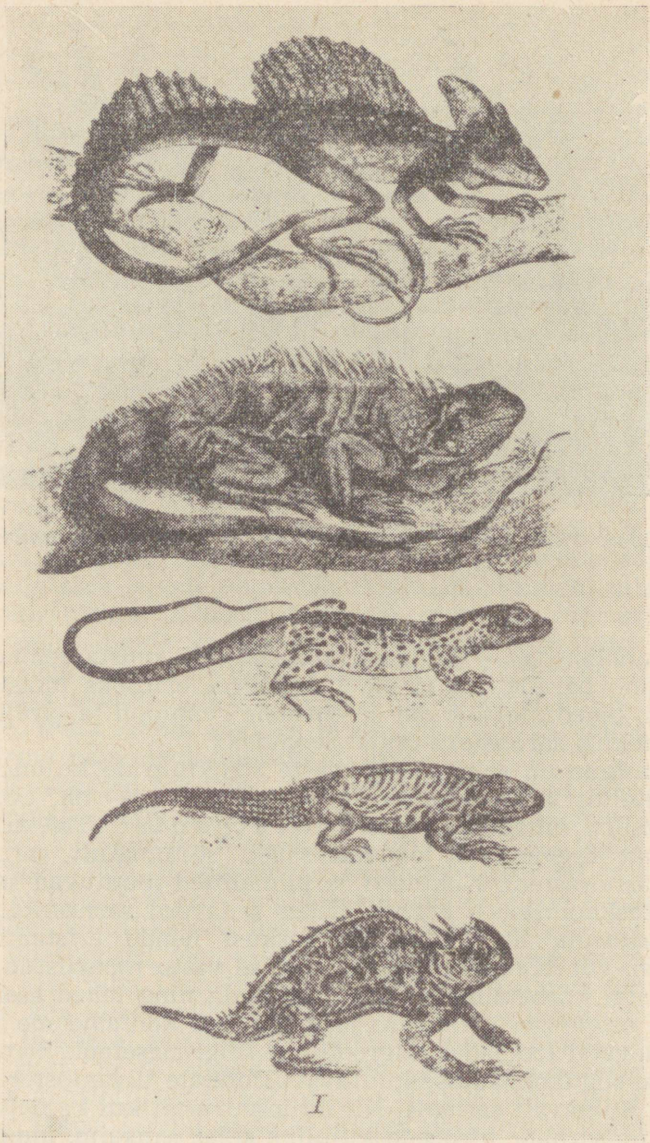
Kui sarnased tunnused kujunevad sõltumatult lähedase päritoluga organismide rühmades, nimetatakse seda paralleelseks evolutsiooniks. On teada, et lähedastel liikidel kujunevad sarnased teisendid ja vormid, et lähedaste perekondade või sugukondade evolutsioonilises muutlikkuses ilmneb teatav parallelism: korduvad ühesugused tunnused (joon. 58). Nähtust kirjeldas omal ajal juba Darwin, üldise seaduspärasusena formuleeris aga akadeemik N. Vavilov 1922. a. Rukkil, nisul, odral ja kaeral esinevad nii ohtelised kui ka ohtetud vormid, suvi- ja talisordid, valgete ja hallikate teristega sordid, hüdrofiilsed ja kserofiilsed tüübid (joon. 59). Aedherne, läätse ja viki sortidel ilmneb paralleelne muutlikkus õite ja seemnete värvuses, seemnete kujus, lehtede suuruses ja teistes tunnustes. Kõrvuti valgeõielistega leidub roosa-, kollase- või siniseõielisi vorme, kõrvuti valge-



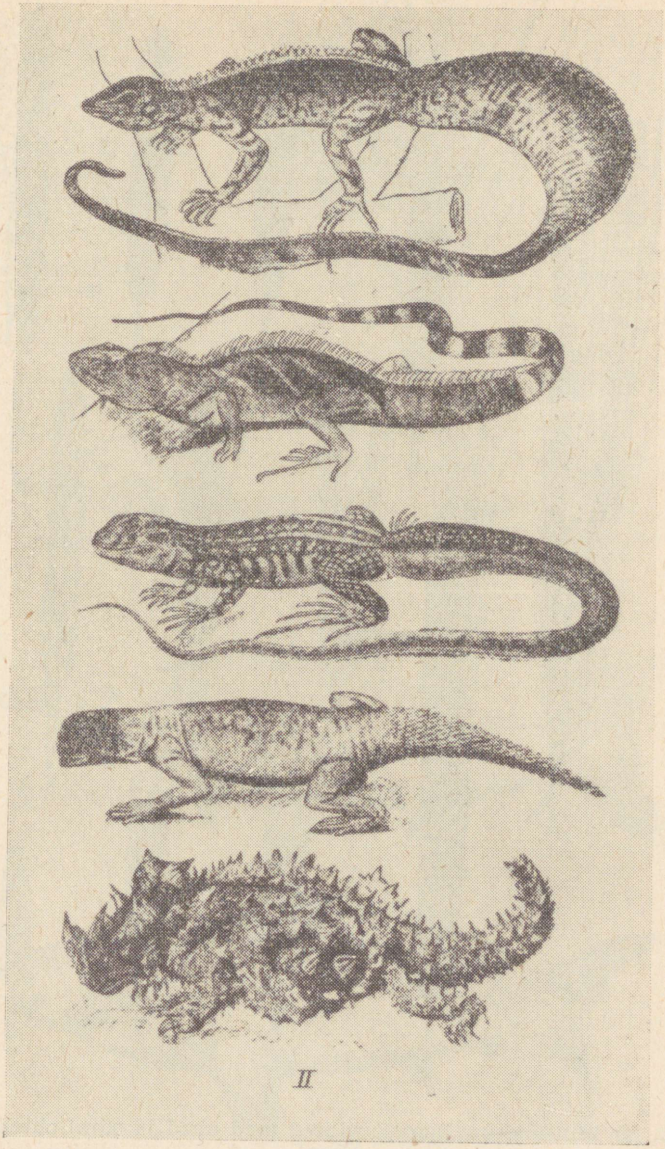
Joon. 57. Hüpermorfne evolutsioon. Väljasurnud hiidhirv.

seemnelistega — kollase-, rohelise- ja mustaseemnelisi. Selline parallelism ei ole tänapäeval eriliseks mõistatuseks: lähedastel liikidel on sarnane genofond ja järelikult ka eeldus sarnasteks mutatsioonideks.

Raskem on selgitada sarnaste struktuuride kujunemist päritolult kaugete organismide rühmades — nn. evolutsioonilist lähenemist ehk konvergentsi. Täiesti erinevad organismid jõuavad sageli sõltumatult sarnaste kohastumisteni. Kaktused ja piimalilled muutuvad samas elukeskkonnas — kõrbes elades sedavõrd sarnaseks oma väliskujult, et võhikul on raskusi nende eristamisega (joon. 60). Kaitseks liigse auramise vastu moodustub erinevatel kõrbetaimedel paks kutiikula ning lehed asenduvad asteldega. Albinismi ja melanismi kohtame me väga erinevatel loomadel selgrootutest selgroogseteni. Erinevatesse sugukondadesse kuuluvate liblikate tiivamuster võib olla üllatavalt sarnane. Nii ihtüosaurustel kui ka delfiinidel on sarnane torpeedo-kujuline keha, sabauim, uimetaolised esijäsemed ja pikenenud lõualuud, mis andis varemalt põhjust arvata, et vaalad ja delfiinid põlvnevad otse



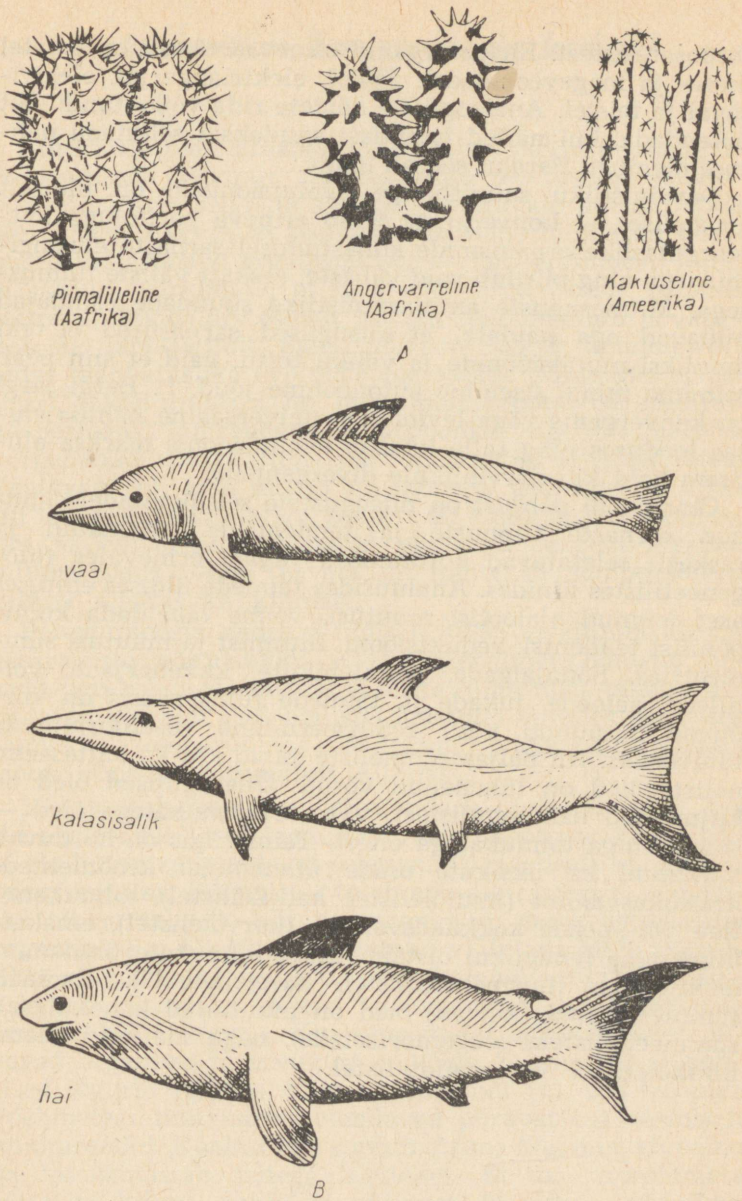
Joon. 58. Parallelism evolutsioonis.
I — Uue Maailma iguaanlased;



II — Vana Maailma agaamlased.



Joon. 59. Muutlikkuse homoloogilised read nisul ja odral ohtelisuse alusel.
1 . . . 4 — pehme nisu vormid; 5 . . . 8 — kõva nisu vormid; 9 . . . 12 — kuuetahulise odra vormid.



Joon. 60. Konvergents.
A — kõrbetaimedel; B — veeloomadel.

ihtüosaurustest. Elektriorganid esinevad täiesti erinevatel mere- ja mageveekaladel: raidel, elektriangerjal, elektrisägal ja teistel. Analoogiliste näidete rida võiks tunduvalt pikendada, kui näited iseendast suudaksid selgitada nähtuse olemust. Paraku see nii ei ole.

Darvinistliku suunitlusega evolutsionistid on üldiselt arvamusel, et konvergents tekib erineva päritoluga mittesugulaslike organismide kohastumisel sarnaste elutingimustega ning piirdub vaid väheste, eeskätt väliste tunnustega. Mitmesuguste antidarvinistlike suundade esindajad püüavad aga näidata, et niisugused sarnasused ei teki ainuüksi mutatsioonide ja valiku tõttu, vaid et siin peab toimima mingi sisemine autonoomne jõud. L. Bergi järgi on konvergents väga levinud ja universaalne nähtus elusas looduses ning talle kuulub evolutsioonis märksa olulisem koht kui darvinlikule divergentsile.

Omamoodi põhjust on niisugustele seisukohtadele andnud sarnaste tunnuste ja tendentside ootamatud ja raskesti seletatavad kordumised vägagi erinevates fülogeneetilistes liinides. Analüüsides taimede üldises ehituses aset leidnud ajaloolisi muutusi, võime täheldada kolme põhilist tendentsi: reduktsiooni, liitumist ja muutusi sümmeetrias. Sõnajalgade, palmlehikute, kukeharjade, võililledе, aaloede, jukade jt. taimede fülogeneesis on korduvalt toimunud võsu redutseerumine rosetikujuliseks lühivõsuks. Nii paljasseemneliste käbid kui ka katteseemneliste õied on lühenenud võsud. Ühesugulised õied on kujunenud kahesugulistest, väheste tolmukatega õied — suure hulga tolmukatega õitest. Taimeriigis on korduvalt toimunud ka üksikute osade ühinemine: kroonlehtede kokkukasvamine (huulõielistel, kellukalistel), tolmukaniitide või -peade kokkukasvamine (korvõielistel), emakate ühinemine (enamikul õistaimedest), tolmukate ühinemine õiekrooniga (nurmenukulistel, karelehelistel). Radiaalsümmeetrilised (kiirjad) õied on muutunud kahekülgselt sümmeetrilisteks (sügomorfseteks), nagu me neid näeme liblikõielistel või mailaselistel.

Evolutsiooniline harunemine ja looduslik valik

Korduvate plahvatuslike lahknemiste põhjuste otsinguil on teadlased jõudnud mitmesuguste seletusteni. Cuvier püüdis nähtust seletada aeg-ajalt toimuvate katastroofide abil. Darwin arvas, et põhjuseks on meie lünklikud teadmised väljasurnud organismidest — vahevormidest, kuigi ei jätnud märkimata, et igas uues organismide rühmas suureneb liikide arv esmalt teatava maksimumini ja väheneb siis järk-järgult. Saksa paleontoloog O. Schindewolf pidas plahvatuslike evolutsioonietappide põhjuseks erilisi suuri, äkilisi muutusi, nn. makromutatsioone. On oletatud ka perioodiți suurenevat mutatsioonide sagedust, näiteks kõrgenenud temperatuuri või lühilainelise kiirguse tõttu. Teatavasti oli Maa kliima nii mõnelgi geoloogilisel ajastul tänapäevasest märksa soojem. Et kaasajalgi iseloomustab soojemaid ja niiskemaid piirkondi suurem liigiline mitmekesisus, võiks arvata, et liigitekke tempo sõltub mingil määral ka kliimast.

Paleontoloogia andmed üldiselt siiski ei kinnita kliima iseärasuste põhjuslikku seost õitsenguperioodidega liikide, perekondade, seltside ja teiste rühmituste tekkimisel: peaaegu kõikidel geoloogilistel ajastutel on ühes või teises taime- või loomarühmas aset leidnud plahvatuslik radiatsioon, ilmselt sõltumatult kliimast.

Mis puutub troopiliste piirkondade liigirohkusesse, siis selle seletamiseks on loodud mitmeid hüpoteese, kuid siiski ei ole leitud ammendavat seletust. Tõenäoliselt on põhjusi enam kui üks. Kõigepealt tuleb arvesse ajategur: mandrijää alt suhteliselt hiljuti vabanenud parasvöötmealade organismid ei ole lihtsalt jõudnud vallutada kõiki võimalikke elupaiku ja kujundada troopikale iseloomulikku liigirohkust. Troopilisi alasid iseloomustab ka elupaikade suurem mitmekesisus. Kui suurematel laiuskraadidel piiravad organismide arvukust eelkõige ebasoodsad abiootilised tegurid (pinnas, kliima, veerežiim jt.), siis troopika «pehmetes» tingimustes etendavad piiravat osa peamiselt konkurendid. Konkurents sunnib otsima üha uusi elupaiku ja intensiivistab sellega liigiteket. Ei saa arvestamata jätta ka kliima suhtelist püsivust troopikas, võrreldes parasvöötmealadega. Muutumatu kliima võimaldab aga

«ohutumalt» kitsamat spetsialiseerumist ja sellega seoses jällegi liikide arvu suurenemist.

Hüpoteesid, mis plahvatuslike radiatsioonide seletamisel tuginevad mutatsioonide suuremale sagedusele või makromutatsioonidele, ei ole tänapäeval leidnud laiemat poolehoidjaskonda. Valitseb seisukoht, et ka mutatsioonide tavaline, nn. spontaanne sagedus pakub küllaldast materjali evolutsioonilisteks muutusteks. Makromutatsioonid osutuvad aga enamasti kahjulikeks, mistõttu on vähe tõenäoline, et nad soodustavad suuri evolutsioonilisi lahknemisi.

Kaasaegse darvinismi tuntumad esindajad (Huxley, Mayr, Rensch, Simpson jt.) seletavad plahvatusliku radiatsiooni perioode looduslikku valiku intensiivistumisega.

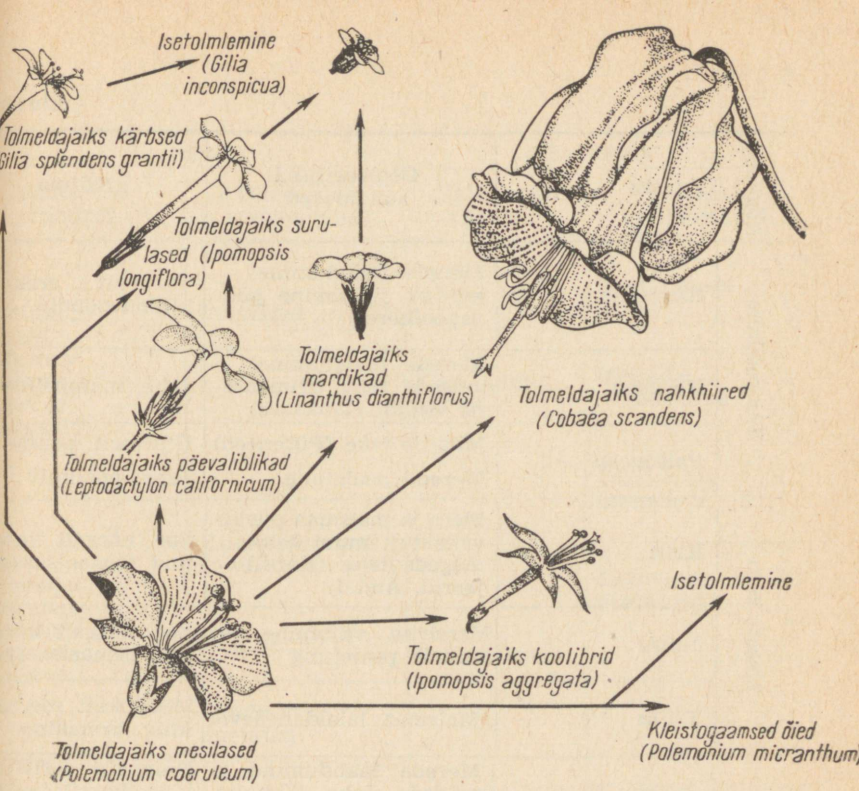
Loodusliku valiku toime tugevnemiseks on mitmeid võimalusi. Näiteks tõhustub looduslik valik mingi organismide rühma levila laienemisel. Uute alade asustamisel alluvad organismid uutele valikuteguritele ning neil hakkavad kujunema uut laadi kohastused.

Niisugustest muutustest räägivad meile ilmekalt ookeanisaarte asustamislood. Havai saarte 4620 putukaliigist on 82% kujunenud kohapeal (endeemsed). Konkurentide algne puudumine avas esimestele asustajatele kõige mitmekesisemad elupaigad kohastumiseks ja võimalused uute liikide tekkimiseks.

Parasiitsetel organismidel järgneb plahvatuslik radiatsioon uute peremeesliikide tekkimisele. Seoses lindude ja imetajate rohkearvulise tekkimisega tertsiaari alguses tekkis hulgaliselt uusi isoleeritud elupaiku sooleparasiitidele. Ainuüksi lindudes parasiteerib teada olevail andmeil esindajaid ligi 135 pealusside perekonnast.

Uute vabade elupaikade ulatuslikumaid vallutusi toimus kahtlemata esimeste organismide siirdumisel veest maismaale. Taimed olid «rajaleidjateks», kellele sõna otseses mõttes laviinina järgnesid loomariigi esindajad. Karbonis tekkis kiiresti 12 eri putukaseltsi, arvukalt skorpione ja ämblikke. Arenesid maismaateod ja kahepaiksed ning ilmusid esimesed roomajad.

Analoogiline olukord kujunes keskaegkonna lõpul: õistaimede levik pakkus uusi erinevaid toiduvarusid (seemneid, vilju, õisi, õiemahla, õietolmu), samuti uusi elu- ja varjepaiku ning soodustas paljude uute taimtoiduliste lii-



Joon. 61. Õite divergents siniladvaliste sugukonnas, sõltuvalt tolmlemisviisist.

kide tekkimist tigude, putukate, lindude ja imetajate hulgas.

Tuntakse ka vastupidiseid näiteid: taimede lahknemisi seoses loomaliikide mitmekesistumisega. Parima näitena võime jällegi nimetada õistaimi. Vastavalt tolmeldavatele organismidele (mesilastele, liblikatele, kärbestele, mardikatele, aga ka koolibritele või nahkhiirtele) kujunesid välja mitmesugused iseärasused õite ehituses ning leidis aset märgatav lahknemine (joon. 61).

Uusi elupaiku pakkus organismidele iga suurem muutus maakoore reljeefis ja pinnakattes (mägede teke ja kulumine, kõrbete moodustumine, mandrijää, mere pealetung

Aegkond	Ajastu	Geoloogilised sündmused	Kliima
Kainosoikum	Kvaternaar	Merede taandumine; korduv jäätumine põhjapoolkeral	Teravalt eristu kliimavööndid
	Neogeen	Merede taandumine, mägede teke (Himaala-, Alpid, Kaukasus)	Jahe, mandriline
	Paleogeen	Mägede teke (Püreneed) Merede pealetung	Ühtlaselt pehme Jahe, poolkuiv
Mesosoikum	Kriit	Mere ja maismaa piiride vahelduv muutumine; mägede teke (Kordiljeerid, Andid)	Soe, nõrgalt kuju nud tsonaalsusega
	Juura	Mandrite vajumine ja merede pealetung	Soe, nõrgalt kuju nud tsonaalsusega
	Triias	Maismaa laialdane levik	Mõõdukalt soe, p kuiv, tsonaalne
Paleosoikum	Perm	Merede taandumine ja mägede teke (Uraalid, Ardennid, Apalatšid)	Tsonaalne (eriti p japoolkeral); suht selt kuiv
	Karbon	Merede ulatuslik pealetung	Valdavalt soe ja niiske
	Devon	Maismaa laialdane levik	Suhteliselt kuiv soe
	Silur	Merede taandumine ja mägede teke (Lääne-Skandinaavia, Sajaanid)	Ühtlaselt soe
	Ordoviitsium	Mandrite vajumine ja merede pealetung	
	Kambrium	Mandrite vajumine ja merede pealetung	Ühtlaselt soe
Proterosoikum			

laal

Loomastik		Taimestik	
Valitsevad rühmad	Tähtsamad arenguetapid	Valitsevad rühmad	Tähtsamad arenguetapid
Imetajad, linnud, kõrgemad uukalad, putukad, nolluskid	Inimlased	Katteseemnetaimed	Rohttaimede levik Metsade vähenemine Laialehiste metsade levik
Roomajad, uukalad, nolluskid, peajalgsed, putukad	Esimesed emakooksed imetajad Ürglinnud Algelised imetajad	Paljasseemnetaimed	Esimesed õistaimed
Kahepaiksed, kõhrkalad, putukad, peajalgsed	Algelised roomajad	Sõnajalgtaimed	Esimesed paljasseemnetaimed
Lõuatud, primitiivsed kalad, trilobiidid, käsijalgsed, korallid	Algelised kahepaiksed; esimesed putukad		Esimesed maismaataimed
Trilobiidid, arheotsüaadid		Vetikad	
Mitmesugused alamad selgrootud			

või taganemine jt.). Ei ole põhjust väita, et näiteks iga mägede teke oleks kaasa toonud organismide plahvatusliku radiatsiooni, kuid teatavat seost võib siiski täheldada.

Mäeteke suurendab märgatavalt maismaa-alasid mere arvel, muudab maapinna reljeefi ja merehoovuste suundi. Kõik see avaldab omakorda mõju Maa kliimale, mis mäetekke perioodidel muutub üldiselt mandrilisemaks. Võib arvata, et seoses mägede tekkega toimuvad teatavad ümberpaigutused Maa massis ja järelikult ka vastavad muutused planeedi ekliptikas[1]. Viimane põhjustab jällegi muutusi Maa kliimas.

Võrdleva ülevaate Maa tektoonilise aktiivsuse, kliimamuutuste ja organismide evolutsiooni omavahelisest seosest annab tabel 5. Tuginedes mitmete tuntumate evolutsionistide (Schmalhauseni, Stebbinsi jt.) asjaomastele töödele võib väita, et mäetekke perioodidega on kaasnenud mõningate organismide levik ja mitmekesistumine uute seltside ja sugukondade tekke näol. Kaledoonia kurrutus siluris seostus näiteks esimeste maismaataimede tekkega. Devoni kontinentaalne kliima ning kõikumised maismaa ja mere vahekorras suurendasid sooneostaimede mitmekesisust. Karboni sooja ja niiske kliima tingimustes ei tekkinud uusi taimegruppe, vaid toimus juba olemasolevate levik ja täiustumine. Levisid ka esimesed maismaaselgroogsed — kahepaiksed. Ulatuslik ülemaailmne mägede teke vanaaegkonna lõpul muutis kliima uuesti märksa kontinentaalsemaks ning kõrvaldas Maalt paljude sõnajalgade ja algeliste seemnetaimede (palmlehikud jt.) rühmad, pannes aluse paljasseemneliste levikule. Loomariigis tähistas see periood kahepaiksete õitsengu lõppu ning roomajate ajastu algust. Suhteliselt ühtlase ja pehme kliimaga keskaegkonda iseloomustas teatavasti ka suhteliselt püsiv taimestik (valdavalt paljasseemnetaimed) ja loomastik (ülekaalus roomajad). Järgmine suurem muutus leidis aset kriidis. Mägede tekkega kaasnes kliima muutumine jahedamaks, kuid päikeselisemaks. Taimeriigis alustasid oma võidukäiku katteseemnetaimed, mistõttu nimetatakse neid ka «päikese lasteks». Sel ajal kujunesid välja enamiku nüüdisaegsete puittaimede ja paljude rohttaimede perekonnad. Loomariigis levisid püsisoojased linnud ja imetajad. Viimane suur geoloogiline muutus — mand-

[1] Ekliptika — tasapind, milles Maa tiirleb Päikese ümber.

rijäätumine pliotseenis ja pleistotseenis — seostus rohttaimede nüüdisaegsete perekondade kujunemise ja levikuga, samuti tänapäevale iseloomulike taimekoosluste tekkimisega vastavates piirkondades.

Toodud näidetest võiks järeldada, et ainuüksi välised tegurid mägede tekke ja kliimamuutuste näol määravad ära evolutsiooni suuna või tempo vastaval perioodil. Ei tohi aga unustada, et kõik need lahknevad organismide rühmad olid lähtevormidena juba varem olemas, kuigi väheste liikide näol. Esimesed katteseemnetaimed ilmusid teatavasti juba kriidis, linnud — juuras, imetajataolised loomad arvatavasti veelgi varem, nimelt triiases. Nende organismide koht teiste, valitsevate organismide kõrval oli aga esialgu enam kui tagasihoidlik. Võib arvata, et peamiste elupaikade vabanemine roomajate võimust soodustas lindude ja imetajate plahvatuslikku lahknemist, kuid on põhjust koos Schmalhauseniga kahelda selle teguri ainumääravas osas. Loodusliku valiku intensiivistumine elutingimuste teravamal muutumisel või uute elupaikade vallutamisel selgitab küll liigilise mitmekesisuse suurenemist, kuid ei põhjenda veel uute organisatsioonitüüpide algset tekkimist.

Uute organisatsioonitüüpide teke — progressiivne evolutsioon

Eelmises osas jõudsime järeldusele, et lahknemine evolutsioonis seostub enamasti levila laienemisega või elupaiga vahetamisega, teiste sõnadega — «hüppega» uude keskkonda. Hüpe uude keskkonda nõuab aga omakorda vastavaid sisemisi eeldusi organismidelt, mis selle ette võtavad. Niisuguse populatsiooni või liigi genofondis peab toimuma «revolutsioon», mis iga kord kaugeltki ei õnnestu.

Üheks ulatuslikumaks ja «riskantsemaks» keskkonnavahetuseks elu ajaloos oli kahtlemata organismide siirdumine veest maismaale, mis tõi kaasa põhjalikud muutused «maavallutajate» järglaste ehituses ja elutegevuses ning osutus uute liikide, perekondade, seltside jt. rühmituste plahvatuslikuks tekkimiseks. Et see elupaiga vahetus

õnnestus ainult vähestel, ilmneb juba asjaolust, et 35-st tuntud loomahõimkonnast elab praegu maismaal ainult kolme hõimkonna — lülijalgsete, limuste ja keelikloomade — esindajaid[1]. Seejuures moodustavad maismaa-asukad ometi kuni üheksa kümnendikku kõikidest loomaliikidest. Viimane näitab selle «plahvatuse» ulatust, mis sai alguse vähestest edukatest «väljarändajatest».

Maismaale võisid siirduda loomad, kellel oli tugev luustik või rüü, sest õhk on 800 korda kergem veest. Liikumine maismaal nõudis tugevamat lihastiku arengut. Kõikumised niiskuse-, temperatuuri- ja teistes keskkonnatingimustes tingisid vastavate kaitsemehhanismide kujunemise. Erituselundkond pidi vähendama veekao miinimumini, hingamiselundid pidid olema võimelised kasutama õhuhapnikku. Tekkis vajadus uute tõhusamate meeleelundite järele.

Et maismaale siirdumine ei olnud kerge «jalutuskäik», seda tõendab muu seas ka asjaolu, et esimeste neljajalgsete ilmumisest kuni tõeliste maismaaroomajate tekkimiseni kulus ligi 60—75 miljonit aastat. Mayri arvates kujuneb ainult ühel liigil kümnest kuni sajast tuhandest niisugune tunnuste kombinatsioon, mis teeb võimalikuks uue, oluliselt erineva elupaiga vallutamise. Liigid on omamoodi «proovikivideks» evolutsiooni eksperimentides.

Missugused sisemised eeldused võimaldavad aeg-ajalt suuri hüppeid uude elukeskkonda ja teevad võimalikuks ulatuslikke evolutsioonilisi lahknemisi? Millised eelised olid roomajatel kahepaiksete või imetajatel roomajate ees?

Roomajate ehitustüübis on kahepaiksetega võrreldes vähemalt kaks silmapaistvat iseärasust, mis aitavad neil elada kuiva õhuga keskkonnas: nende munad on kohastunud arenemiseks õhukeskkonnas (suurem rebu hulk ja lootekestade olemasolu) ning nende nahka katavad sarvsoomused ja -kilbised, mis kaitsevad keha kuivamise eest. Märkimist väärib ka sisemine viljastamine. Eelised kehaehituses, paljunemisviisis ja loote arengutingimustes kindlustasid roomajatele umbes 150 miljoni aasta kestel valit-

---

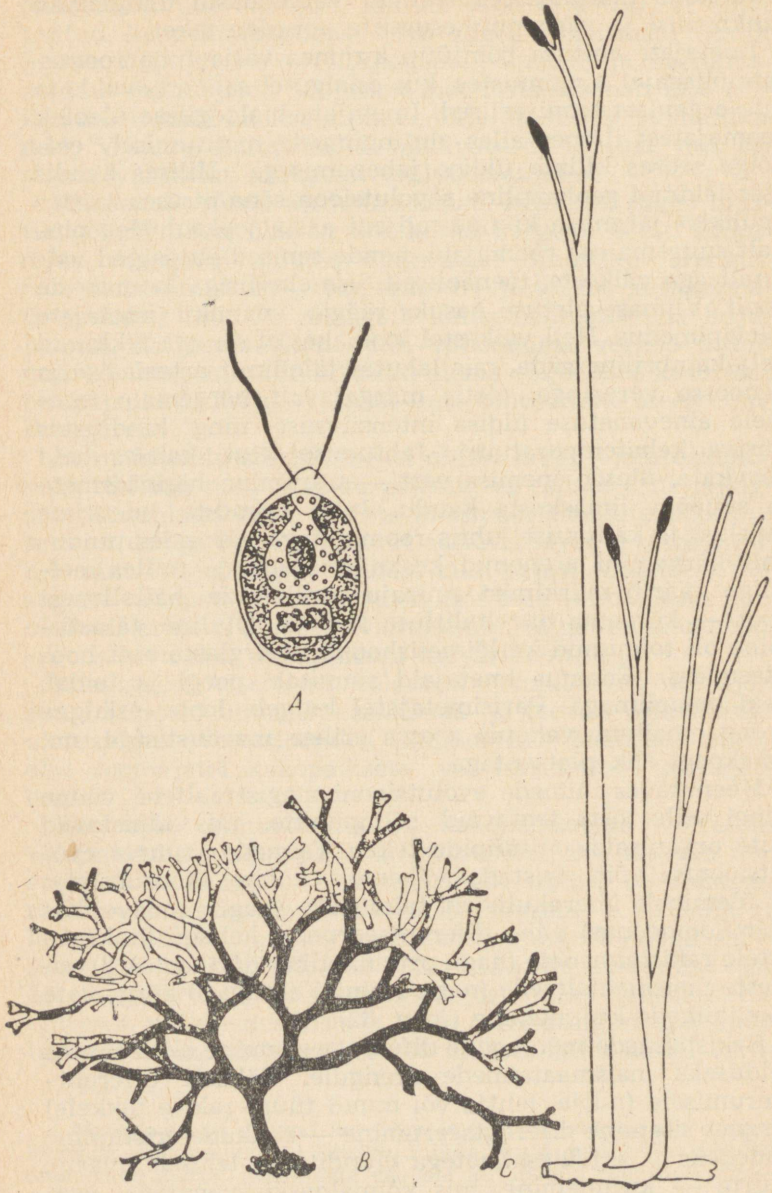
[1] Maismaale on asunud ka mitmete teiste hõimkondade (ümarloomade, rõngusside jt.) üksikuid liike, kuid nad kõik vajavad oma eluks niisket keskkonda ega ole kujunenud tõelisteks maismaaloomadeks.

seva koha maismaaloomastikus, võimaldasid ulatuslikke lahknemisi ja väga mitmesuguste vormide teket.

Imetajate ehituse põhitüüp kujunes välja juba roomajate õitseajal, tingimustes, kus esialgu ei saanud avalduda uue organisatsiooni eelised. Imetajate bioloogiline üleolek roomajatest ilmnes alles elutingimuste muutumisel, eelkõige seoses kliima üldise jahenemisega. Hilises kriidis aset leidnud geoloogiline revolutsioon sõna otseses mõttes «pühkis» järgneva kümne miljoni aasta jooksul Maa pinnalt suurema osa roomajaid, nende senised elupaigad vallutati aga väikeste, tõenäoliselt öise eluviisiga loomakeste poolt. Viimase oletuse kasuks räägib enamiku imetajate värvipimedus. Neil väikestel loomakestel oli aga tekkinud neljakambriline süda, mis lahutas täielikult arteriaalse ja venoosse vereringe, tõstis märgatavalt kõrgemale tasemele ainevahetuse üldise intensiivsuse ning kindlustas püsiva kehatemperatuuri. Jahtumise eest kaitses neid karvkate, ülesoojenemise eest — auramine higinäärmete ja suuõõne limaskesta kaudu. Juba esimeste imetajate talitlusi ja käitumist juhtis roomajatega võrreldes tunduvalt kõrgemini arenenud kesknärvisüsteem, milles eelkõige väärib märkimist suuraju poolkerade hallollusest koor — kõrgema närvitalitluse keskus. Oluline täiustumine oli toimunud ka lõimetishooldes (järglaste eest hoolitsemises). Enamus imetajaid sünnitab poegi ja toidab neid emapiimaga. Pärisimetajatel kulgeb loote esialgne areng emaihus, vahetus seoses erilise moodustisega, nn. emakoogi ehk platsentaga.

Meenutades taimede evolutsiooni magistraalteid, võime siingi esile tõsta teatavaid sõlmpunkte, mis tähistavad uute organisatsioonitüüpide teket. Taimede «suures evolutsioonis» võib eristada vähemalt kolme «tõusuastet»: 1) üleminek üherakulistelt taimedelt (nagu rohevetikas klamüdomoonas) vähe diferentseerunud kehaga hulkraksetele rakistaimedele (nagu pruunvetikas diktüoota); 2) esimeste maismaataimede (nagu rüünia) areng; 3) kõrgemate soontaimede kujunemine (joon. 62).

Rakistaimede mõningane diferentseerumine oli oluliseks eelduseks maismaataimede arengule. Välisele diferentseerumisele (niitja, lehtja või muud tüüpi rakise tekkele) järgnes sisemine diferentseerumine — rakkude eristumine kudedeks ja eri ülesannetega elundite — lehtede, varte, juurte — kujunemine, mis võimaldaski vahetada vee-


A
B
C



Joon. 62. Taimede morfoloogilise evolutsiooni mudel.
A — klamüdomoonas, B — diktüoota, C — rüünia,
D — puissõnajalg Tseilonilt.

keskkonna õhukeskkonna vastu. Taimede maapealne osa, eelkõige lehestik, kohastus fotosünteesiks, maa-alune osa — vee ja mineraalainete imamiseks ja kinnitumiseks. Otsustava tähtsusega oli väliste rakukihtide muutumine auramist takistavaks kattekoeks, samuti erilise, torujatest rakkudest juhtkoe moodustumine.

Tuntud nõukogude evolutsionist, evolutsioonilise morfoloogia rajaja A. N. Severtsov nimetas uute struktuuritüüpide teket aromorfoosideks. Hiljem on sellest tuletatud ja kasutamist leidnud mõiste arogenees.

Severtsov mõistis aromorfooside all selliseid muutusi organite ehituses ja talitluses, mille tulemusena tõuseb organismide elutegevuse üldine energia. Silelihaste asendumine vöötlihastega, närvirakkude koondumine närvitänkudeks ja edasi — kesknärvisüsteemiks, südame areng selgroogsetel kalade kahekambrilisest südamest imetajate ja lindude neljakambrilise südameni ning sellega kaasnev püsisoojasus, meeleelundite täiustumine, — need ja teised taolised evolutsioonilised muutused tõstavad organismide organiseerituse taset ning elutegevuse üldist energiat. Nad tähistavad morfofüsioloogilist progressi, nagu ütleb Severtsov.

Progressi olemasolu üle looduses on palju vaieldud ning selle kohta on avaldatud lausa vasturäägivaid arvamusi. Ühed teadlased (Spengler, Haldane) arvasid, et progressi mõistele ei leidu kohta bioloogias ning progressist rääkides väljume teadusliku objektiivsuse raamidest, sattudes «inimlike väärtuste kõikuvasse sohu». Me kaldume lugema «kõrgemaks» seda, mis enam sarnaneb inimesega ega suuda väljuda oma inimlike hinnangute ühekülgsetest raamidest. Sipelga või delfiini seisukohalt ei tarvitse inimene olla kuigi kõrgelt arenenud. Progressi eitajad rõhutavad tavaliselt asjaolu, et bakter on oma keskkonnaga sama hästi kohastunud kui inimene, mistõttu pole põhjust pidada viimast progressiivsemalt arenenuks. Oma seisukoha kinnituseks viidatakse sageli ka organismidele, kes on jäänud muutumata miljoneiks aastaiks — järelikult progress ei ole vajalik, ei ole üleüldine nähtus.

Eeltoodule vastandlikku seisukohta on jaganud ja jagavad paljud tuntud ning seejuures erineva evolutsioonikäsitlusega bioloogid, nagu Darwin, Bronn, Spencer, Huxley, Rensch jt. Nende arvates võib progressile anda teadusliku määratluse ning leida sellele ka kinnitust elusas

looduses. Skeptitsismi progressi suhtes põhjustab Huxley arvates peamiselt väär arusaam progressi olemusest: progressiivsed evolutsioonilised muutused samastatakse kohastumistega ja sellega kaotatakse paratamatult kriteerium progressi eristamiseks.

Progressi objektiivsuse hindamine taandubki tegelikult tema kriteeriumide väljaselgitamisele. Peab märkima, et evolutsiooniteooria ei ole siiani suutnud anda üldtunnustatud aluseid progressiivse evolutsiooni eristamiseks «tavalisest» kohastumusliku iseloomuga evolutsioonist. Suur osa evolutsioniste nõustub ilmselt sellega, et kõik evolutsioonilised muutused ei ole ühte laadi, ei ole ühesuguse «väärtusega» organismide edasise evolutsiooni suhtes. Lamarcki gradatsioon, Severtsovi aromorfoosid, Renschi anagenees[1] — kõik nad tähistavad evolutsioonilisi muutusi «tõusu suunas», iseloomustavad ulatuslikumaid ümberkorraldusi organismide ehituses ja elutegevuses. Puuduvad aga üldised eraldustunnused, mis kõikidel juhtudel võimaldaksid tõmmata piiri progressiivsete ja mitteprogressiivsete muutuste vahele. Õigemini, nimetatakse küll mitmeid kriteeriume, mis vaieldamatult iseloomustavad väga olulisi ja ilmselt objektiivseid külgi progressiivses evolutsioonis, kuid mille konkreetne rakendamine ei osutu alati lihtsaks ega ole väljendatav mingisuguste mõõdetavate näitajatega. Küllaltki komplitseerituks ja suhteliseks jääb näiteks «organiseerituse taseme» kõrguse konkreetne määramine, kuigi seda tunnust seostatakse sageli progressiga elusas looduses. Tundub, et kõige üldisemalt ja objektiivsemalt on progressi kriteeriume tänapäeval määratlenud Huxley. Ta loeb «kõrgema arengu» näitajateks organismide sõltumatuse suurenemist keskkonnast ja suuremat «kontrolli» keskkonna üle.

Organismide sisekeskkonna üha märgatavam stabiliseerumine (kindel vere koostis, püsiv kehatemperatuur jm.), sisemiste regulatsioonimehhanismide täiustumine (neurohumoraalne regulatsioon, mutaator- ja modifikaatorgeenid), liikumisviisi ja meeleelundite areng, parem hoolitsemine järglaskonna eest (emakoogi kujunemine, imetamine jm.) ja teised juba nimetatud ning progressiivse

---

[1] Anagenees (kr. *anas* — ülespoole + kr. *genesis* — areng, teke) — progressiivse evolutsiooni nimetus B. Renschi käsitluses.

evolutsiooni näidetena tuntud muutused on ilmselt suurendanud vastavate organismide sõltumatust nende elukeskkonnast, veelgi enam — suurendanud organismide endi «kontrolli» keskkonna üle. Loomade käitumises leiame me palju sellist, mis näitab, et nad ei kohane passiivselt oma elutingimustega. Suur hulk loomi valib endale elupaiga, ehitab pesa, kogub toiduvarusid. Kes ei oleks kuulnud sipelgate «lehmadest» (lehetäidest) või kobraste poolt ehitatud tammidest. Vähem teatakse, et taimedki on võimelised oma elukeskkonda muutma. Nende juurte eritised muudavad mullareaktsiooni, lahustavad ja teevad kättesaadavaks vajalikke aineid.

Nii Huxley kui ka mitmed teised viitavad progressiivse evolutsiooni eristamisel veel ühele olulisele näitajale — *edasise progresssi võimalusele*. Progressiivsed evolutsioonilised muutused ei sulge teed järgnevale arengule, nagu me seda enamasti näeme kitsapiiriliste spetsialiseerumiste puhul, mis varem või hiljem viivad vastava rühma väljasuremisele (või vähemalt peatavad progressi).

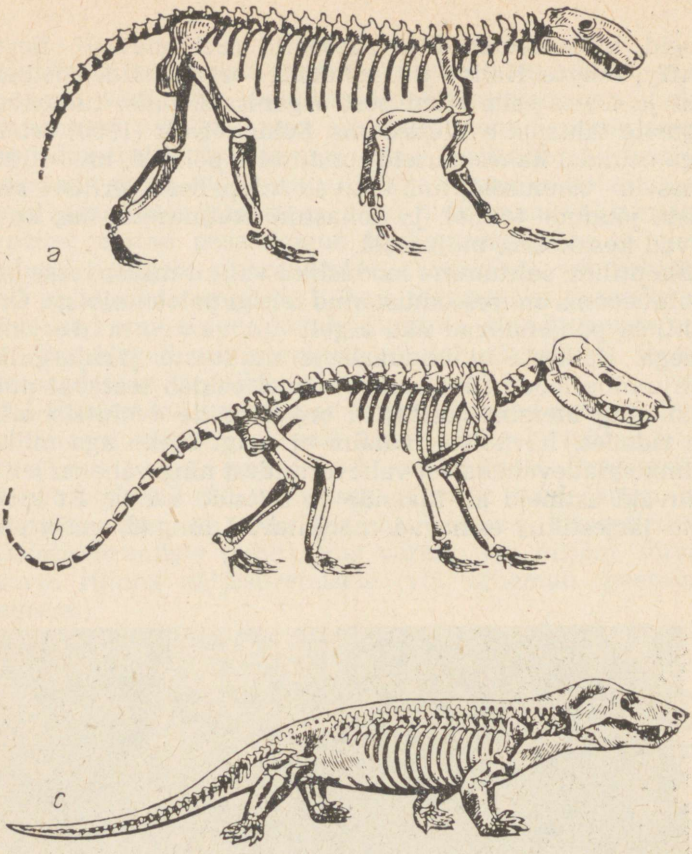
Sõltumata sellest, kas me ühendame suuremad organisatsioonilised ümberkorraldused mõistega «progress», tuleb vastata küsimusele, millised tegurid määravad selliste muutuste tekke ja suuna. Paraku on makroevolutsiooniliste muutuste *mehhanism* jäänud sama vaieldavaks kui progressi olemus. Ikka ja jälle leidub evolutsioniste, kes seavad küsimärgi alla darvinistliku seisukoha, mille järgi makroevolutsioonis toimivad samad tegurid mis mikroevolutsioonis — pärilik muutlikkus ja looduslik valik. Tuntud nõukogude geneetik Filiptšenko, kes võttis esimesena kasutusele mõisted mikro- ja makroevolutsioon, väitis näiteks, et esimese kulgu määravad pärilikud muutused ja looduslik valik, teise oma — mingisugused sisemised autonoomsed tegurid. Samasugust mõtet avaldas sajandivahetusel vene botaanik S. Koržinski, kui ta ütles, et organismide tendents progressiivseks arenguks on täiesti sisemine omadus ega sõltu välistest teguritest. Akadeemik L. Berg esines 20-ndatel aastatel korduvalt seisukohaga, mille järgi looduslik valik ei ole uute vormide kujunemise põhjuseks. Ta väitis, et organismide täiustumine toimub kindlasuunaliselt, mingisuguste sisemiste seaduspärasuste järgi, mida me seni ei ole suutnud kindlaks teha. Analoogilisi mõtteid on avaldanud veel mitmed bio-

loogid, küberneetikud ja filosoofid (Schindewolf, Bertalanffy, Whyte, Hailov jt.), rõhutades organismide süsteemsust ja tõstes esile sisemisest organisatsioonist tulenevate tegurite tähtsust evolutsioonis. Schindewolf (1950) eristab organismidel kahesuguseid tunnuseid: põhilisi, nn. «tüübiomaseid» tunnuseid, mis tekivad hüppeliselt, eriliste sisemiste jõudude toimel, ja kohastumistunnuseid, mis kujunevad keskkonna mõjutusel.

Skeptiline suhtumine loodusliku valiku määravasse ossa evolutsioonis on iseloomustanud teisigi paleontolooge. Oma kahtlusi põhjendavad nad sageli v a h e v o r m i d e vähesusega. Väikeste individuaalsete muutuste järkjärguline kuhjumine loodusliku valiku toimel eeldab teatavat pidevust ning üleminekuastmeid organismide evolutsioonilistes ridades. Kivististe maailm ei räägi meile aga midagi hõimkondadevahelistest vahevormidest ning vähe on leitud siduvaid astmeid ka klasside ja seltside vahel. Et kivististe järjestikus esinevad märgatavad lüngad, näib uute



Joon. 63. *Tupaia*, putuktoiduliste ja primaatide tunnustega poolahviline.

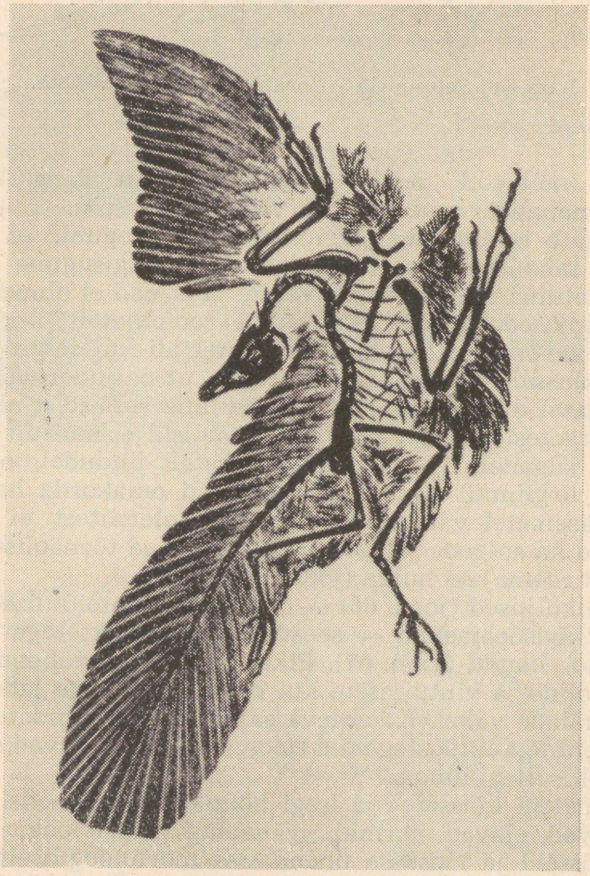


Joon. 64. Roomaja (a), imetaja (b) ja imetajalaadse roomaja *Cynognathus*'e (c) luustikud.

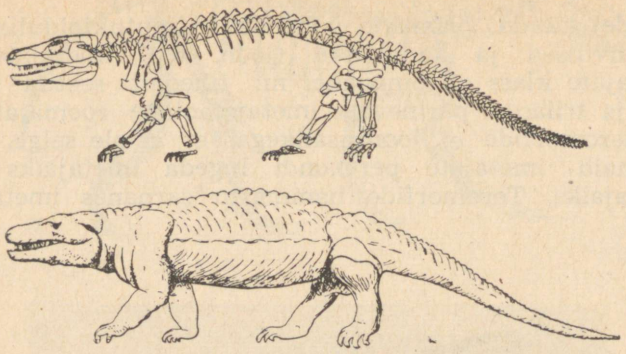
struktuuritüüpide teke olevat toimunud väga kiiresti, hüppeliselt.

Vastukaaluks paleontoloogide kahtlustele võib kõigepealt väita, et uued leiud on pidevalt vähendanud paleontoloogilise kroonika lünki vahevormide osas. Hõimkondadevahelisi vorme ei ole mõtet otsidagi, kuivõrd need elasid eelkambriumi aegadel. Klasside- ja seltsidevahelisi astmeid aga juba tuntakse: kiskjalised seostuvad kriidiaegsete putuktoidulistega paleogeeni ürgkiskjaliste (kreo-

dontide) kaudu, primaate vahendavad putuktoidulistega poolahvilised ja kannalised (joon. 63). Imetajate ja roomajate klass on omavahel nii tihedalt seotud permist ja triiasest pärinevate imetajataoliste roomajatega, nn. teromorfide e. loomsisalikega, et ei ole selge, kas vanimaid imetajate perekondi lugeda imetajaiks või roomajaiks. Teromorfide hammastu sarnanes imetajate



Joon. 65. Ürglind (*Archaeopteryx*) juurast.



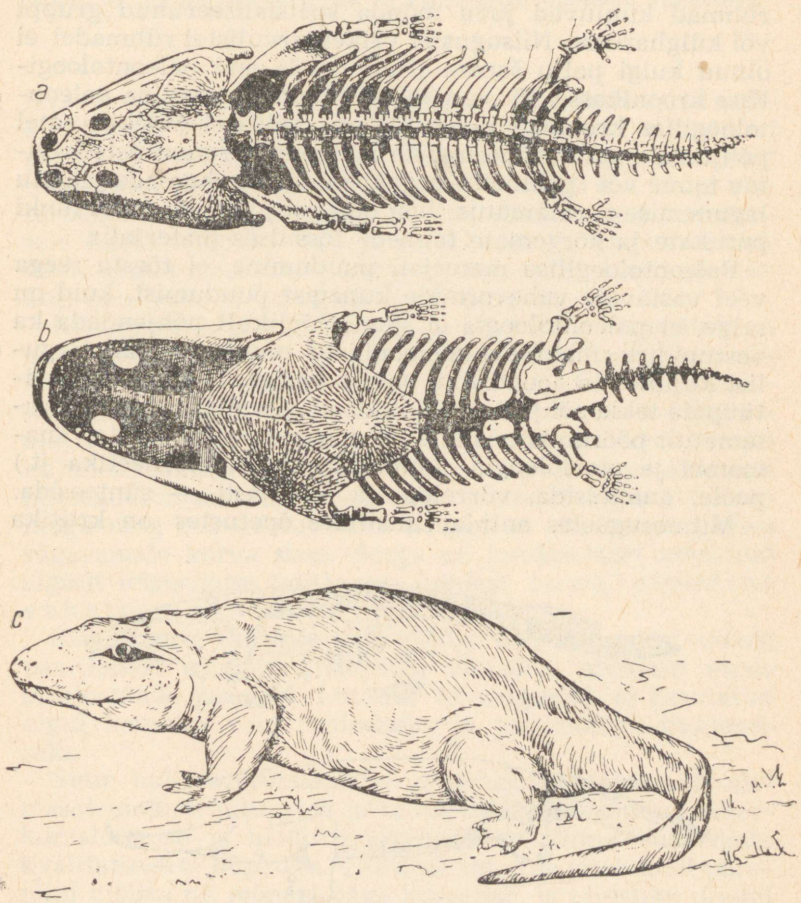
Joon. 66. Seimuuria — primitiivne katelkoljune.

omale, neil oli redutseerunud ruutluu ning oletatakse nahanäärmete ja karvade olemasolu. Luustiku mõningate iseärasuste järgi arvatakse koguni, et selle rühma täiuslikumatel esindajatel oli mingisugune kehatemperatuuri reguleerimise võime ja et nad ei olnud päris kõigusoojased. Ülemineku kohta roomajatelt lindudele leidub vähem paleontoloogilist materjali kui selgroogsete teiste klasside kohta. Kuid on teada, et paljudel väikestel roomajatel dinosauruste ja krokodillide eellastest oli skelett kergetest luudest ning nad kõndisid eranditult tagumistel jalgadel. Vanimatel fossiilsetel lindudel, näiteks tuntud ürglinnul *Archaeopteryx* olid omakorda hambad ja esijäsemetel varbad. Kui nendest olenditest ei oleks säilinud ka sulgede jäljendeid, oleksid nad tõenäoliselt liigitatud roomajate hulka (joon. 65).

Katelkoljused (joon. 66) — enamasti taimtoidulised roomajad kivisöeajastust — seostuvad kahepaiksetega stegokefaalide kaudu (joon. 67). Pikemat aega oli tühemik stegokefaalide ja vihtuimsete kui esimestele kõige lähedasemate kalade vahel. Käesoleva sajandi 20 — 30-ndatel aastatel leiti aga ihtüostegaalid (joon. 68), kes täidavad suurepäraselt sellegi lünga.

Mitmetegi klasside- ja isegi hõimkondadevahelisi lünki sillutavad elavad vormid, vähemalt morfoloogia osas. Ainuõõsseid ja ripsusse ühendavad morfoloogiliselt sellised kammloomad nagu *Coeloplana* ja *Ctenoplana*, kes kasutavad liikumiseks ripsmeid, kellel on kõhtmine suu

ektodermaalse neeluga ja eritusorganid leekrakkudega, ning kellel arenevad mikromeerid. Rõngusse ja lülijalgseid seob küüsikloom *Peripatus* (joon. 69), kelles rõngusside tunnused (lülistumata jäsemed, kitiniseerumata kutiinkiht nahapinnal, võrdne lõigustumine jt.) segunevad lülijalgsete omadustega (lülilised käpad, trahheed, selgmine veresoon suistikega).



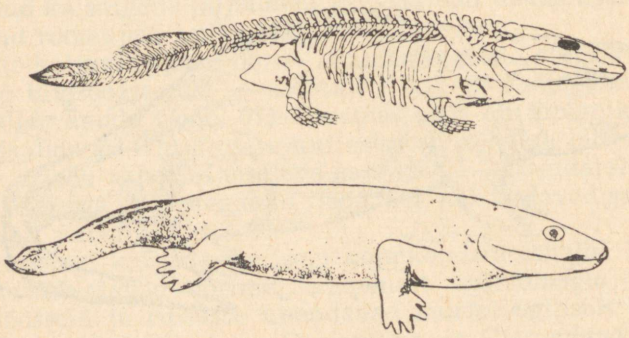
Joon. 67. Stegokefaal.
a — vaade ülalt; b — vaade alt; c — rekonstruktsioon.

Edasi võib märkida, et lüngad esinevad sagedamini uute struktuuritüüpide kujunemise algetappidel, mida iseloomustab üldiselt kiirem evolutsioonitempo.

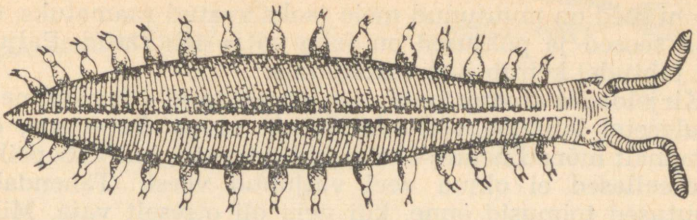
Üheks vahevormide vähesuse põhjuseks peab kaasaegne darvinism ka asjaolu, et uued tüübid, s. o. hargnemise lähtepunktid on algul esindatud väikeste populatsioonidena. Siduvateks lülideks on enamasti väikesed, vähe spetsialiseerunud organismide rühmad, tavaliselt ühe liigi, kõige rohkem ühe perekonna esindajad. Ülejäänud lähedased rühmad kuuluvad juba mõnda spetsialiseerunud gruppi või külgharusse. Niisugustel väikesearvulistel rühmadel ei olnud kuigi palju šansse jäädvustada end paleontoloogilisse kroonikasse. Ei ole põhjust pikemalt peatuda paleontoloogilise kroonika puudulikkuse sellistel objektiivsetel põhjustel nagu mitmesuguste tektooniliste muutuste hävitav toime või «pehmete» organismide ja kehaosade jäägitu lagunemise paratamatus. Just neil põhjustel on suuri lünki putukate ja kõrgemate taimede fossiilses materjalis.

Paleontoloogilise materjali puudumine ei tõesta seega veel vastavate vahevormide kunagist puudumist, kuid on selge, et paleontoloogia ei suuda lõplikult põhjendada ka vastupidist: makroevolutsiooniliste muutuste järkjärgulist kujunemist loodusliku valiku toimel. Uute struktuuritüüpide tekkepõhjuste ja -viiside selgitamiseks tuleb paratamatult pöörduda teiste teadusharude (nagu võrdlev anatoomia ja morfoloogia, embrüoloogia, küberneetika jt.) poole, analüüsida, võrrelda ja kindlasti — sünteesida.

Mitmesugustes antidarvinistlikes õpetustes on kriitika



Joon. 68. Ihtüostegaal.



Joon. 69. *Peripatus*, rõngusse ja lülijalgseid ühendav vahevorm.

teravik sageli suunatud juhuslikkuse momendi vastu valikuteoorias. Tõepoolest, tundub uskumatuna, et juhuslikud pärilikud muutused ja keskkonna juhuslike tegurite poolt teostatav valik suudaksid kujundada täiesti uut tüüpi otstarbekohase organi, nagu neer, silm või aju. Oma keerukusele lisaks nõuavad nad ju ka mitmete teiste elundkondade, nagu veresoonte, pisarnäärmete, kaitsva luu- ja sidekoe, neuronite jt. kooskõlastatud talitlust.

Niisuguste argumentide puhul unustatakse tavaliselt, et uued organid ei teki absoluutselt uutena. Toome näiteks imetajate kuulmeluude arengu. On teada, et vasar (*malleus*) arenes liigesluust, mis kaladel, kahepaiksetel ja roomajatel ühendab alumist lõualuud ülemisega; alasi (*incus*) kujunes roomajate ruutluust; jalus (*stapes*) moodustus aga hüomandibulaarluust, mis kaladel ühendab ajukoljut lõualuuga ning mis evolutsiooni käigus on nihkunud järjest sügavamale kõrva sisse. Seega on kuulmeluud arenenud algselt teistsuguse talitlusega luudest funktsioonide vahetumise teel.

Samasuguse talitluse vahetumise teel kujunesid kalade paarilistest ujupõitest kopsud, uimedest arenesid maismaaloomade jäsemed. Lindude tiivaalgmeid ei kasutatud algul lennuks, vaid ronimiseks ja juhuslikuks liuglemiseks.

Suur hulk evolutsioonilisi muutusi on toimunud olemasolevate struktuuride ja talitluslike süsteemide ümberkorraldumise ja modifitseerumise teel, ilma suuremate kvalitatiivsete hüpeteta. Talitluse muutus aitab meil paremini mõista nii mõnegi väga keerulise ja täiusliku organi ajaloolist kujunemist.

Viimati öeldust ei tohi aga teha järeldust, et evolut-

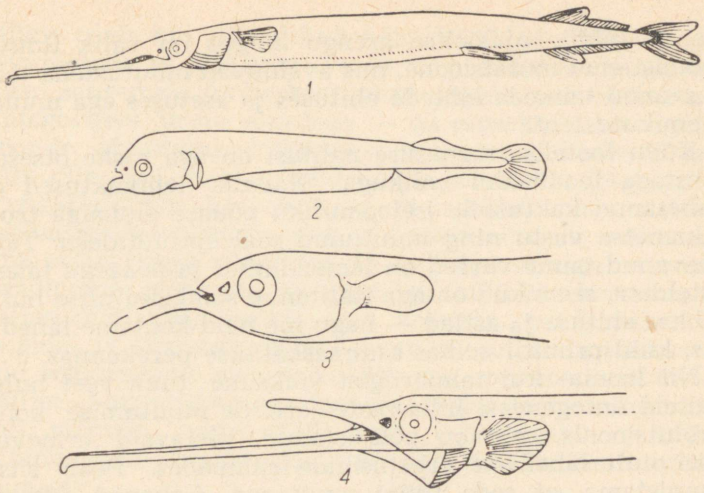
siooni teed on muutunud meie jaoks avatud raamatuks, et kõik seosed ja põhjused on juba välja selgitatud. Paljudel juhtudel kehtib just vastupidine.

Kirjeldades aromorfoose, mis võimaldasid esimestel neljajalgsetel lahkuda veekeskkonnast, arvas Severtsov, et vähemalt mõned nendest toimusid juba siis, kui kahepaiksete eellased ei olnud veel väljunud veest. Tähendab, muutused toimusid enne, kui neid oli otseselt vaja. Milliste tegurite toimel nad sel juhul siis tekkisid?

Mõningat uut valgust heidab evolutsiooniliste muutuste kujunemisele organismide individuaalse arengu uurimine. Taandub ju mistahes liigi ajalooline areng põlvkonniti üksteisele järgnevate isendite arengule. Evolutsioonilised muutused ei saa tekkida ega avalduda väljaspool isendeid (kuigi nad iseendast ei ole individuaalsed muutused!). Küsimus, millisel ontogeneesi järgul tekivad muutused, mis kinnistuvad liigi järgnevas fülogeneesis, on ammu huvitanud nii embrüoloogе kui ka evolutsioniste. Saksa loodusteadlane Ernst Haeckel formuleeris möödunud sajandil nn. biogeneetilise reegli, mille järgi organismide ontogenees on fülogeneesi kiire ja lühike kordamine. Teiste sõnadega, organism kordab esmalt oma eelkäijate tunnuseid ja alles pärast seda võib tekkida evolutsiooniliselt uusi tunnuseid. Tänapäeval, eeskätt A. Severtsovi laialdaste uurimuste tõttu on kujunenud tunduvalt sügavam arusaam evolutsiooniliste muutuste seosest ontogeneesi etappidega.

Ei ole põhjust näha evolutsiooniliste muutuste algset allikat milleski muus kui sugurakkude pärilikkuse materjali (geenide, kromosoomide või tsütoplasmaatiliste pärilikkustegurite) muutumises. Nende muutuste avaldumine fenotüübis, s. t. nende morfoloogiline või füsioloogiline efekt võib aga ilmneda isendi arengu mitmesugustel järkudel, muna esimestest lõigustumistest ontogeneesi viimaste faasideni.

Nii võib muutus avalduda kõrvalekaldena muna koostises (näiteks plasma ja rebu vahekorras), mis toob kaasa märgatavad erinevused kogu järgnevas ontogeneesis. Rebu suurem hulk ja polaarplasma puudumine väheharjasussi *Pachydrilus lineatus* munas, võrreldes lähedasse sugukonda kuuluva liigiga *Tubifex rivulorum*, põhjustab suuri erinevusi nende edasise arengu käigus. Esimesel liigil edestab sooltoru areng kõhtmise närviketi oma, teisel —



Joon. 70. Anaboolia tüüpi fülembrüogenees.
1 — *Belone acus*'e täiskasvanud isend, 2 . . . 4 — sama liigi 10 mm — 9 cm pikkused vastsed.

vastupidi; esimesel liigil algab lootesuu sulgumine eesmises osas, teisel — tagumises osas.

Üldiselt on päritolult lähedaste organismide vastavate organite algne areng väga sarnane (enamus organeid on algul kerakujulised või ovaalsed struktuurid), erinevused ilmnevad hiljem. Näiteks kahe kalaliigi, tuulehaugi *Belone acus* ja ateriini *Atherina hepsetus* 10 mm pikkuseil vastseil on ühepikkused lõualuud. Esimese liigi vastsete edasise arengu käigus pikeneb aga algul alalõug ning siis ka ülalõug ebanormaalselt suureks (joon. 70).

Seemikute esimesed lehed on sageli primitiivsemad täiskasvanud taime lehtedest. Küpressilistel (kadakal, elupuul) on täiskasvanult soomusjad lehed, esilehed on aga endiselt nõeljad nagu üldiselt okaspuudel. Täiskasvanud eukalüpti bilateraalselt sümmeetrilised, sklerenhüümirakke sisaldavad lehed kinnituvad varrele vaheldumisi, seemikute lehed on dorsoventraalse ehitusega, laiemad ja õhemad, rohtsemad ning kinnituvad varrele vastakuti. Niisugust nähtust kohtame mõnel teiselgi kuiva kliimaga piirkonnas kasvaval taimeliigil, mille seemnete idanemine ja esialgne kasv langevad ajaliselt niiskemasse perioodi.

Nende liikide ajaloolise arengu käigus on valik ilmselt soodustanud mutatsioone, mis avalduvad muutustena täiskasvanud taimede lehtede ehituses ja asetuses ega muuda seemikute lehti.

Kõiki lootelise sarnasuse nähtusi on aga raske otseselt seostada loodusliku valikuga. Näiteks lehtkaktused on vahetanud kaktustele iseloomuliku põuase elupaiga troopikametsa vastu ning muutunud seal epifüütideks. Täiskasvanud taime varred on lamendunud ja peaaegu täiesti asteldeta, seemikud on aga säilitanud sambakujulise hulktahkse ehituse ja astlad — nagu me neid kohtame lähedases, kuid primitiivsemas sammaskaktuse perekonnas.

Nii looma- kui taimeriigist võiksime tuua veel hulga näiteid ontogeneesi hilisemate järkude muutumise kohta evolutsioonis, mis on põhjustanud vastavaid erinevusi päritolult lähedaste organismide rühmades. Peab siiski tunnistama, et seda tüüpi muutused jätkavad üldiselt senise arengu suundi ega too endaga kaasa uute struktuuritüüpide teket. Enamus mutatsioone, mille toime avaldub täiskasvanud organismi organite kuju või suuruse muutumises, piirdub keha eri osade kasvukiiruste mõjutamisega.

Hilise avaldumisega muutusi tuntakse üldiselt rohkem kui ontogeneesi varajaste astmete kõrvalekaldumisi. Kahtlemata on selle üheks põhjuseks varasemalt avalduvate muutuste suurem ja — arvestades mutatsioonide üldist kahjulikkust — ohtlikum mõju organismi edasisele arengule. Mida varasemad lootelise arengu järgud muutuvad, seda suurem «sektor» organismi kujunevatest struktuuridest osutub muutunuks. Seda suurem on ka risk. Mõni viltu laotud katusekivi ei muuda eriti maja ilmet, valesti paigaldatud vundamendikivi tõttu võib aga kogu ehitus kokku vajuda.

Katseliselt on näidatud, et kanaloote mõjutamisel kolhitsiini või röntgenikiirtega võib esile kutsuda lootelise sidekoe hulga mõningase vähenemise. Tulemuseks on kõigi varvaste üheaegne lühenemine. Mida varasemal etapil sidekude redutseerida, seda märgatavamad on tagajärjed: kaob tervenisti mõni varvas. Mõne loomarühma (näiteks hobuste) evolutsioonis on varvaste arvu vähenemine etendanud olulist osa.

Järelikult on põhjust arvata, et embrüogeneesi varastel staadiumidel ilmnevad muutused kõrvaldatakse enamasti

valiku poolt kui kahjulikud kõrvalekalded. Teiselt poolt võib oletada, et just mõned seda tüüpi muutustest põhjustavad suuremaid ümberkorraldusi organismide ehituses ja elutegevuses, teiste sõnadega — on aluseks makroevolutsioonile. Muutused ontogeneesi esimestes järkudes ei tarvitse olla eriti suured, kuid nende järelmõju järgmistele arengujärkudele kasvab nagu ahelreaktsioonis, mistõttu täiskasvanud organism võib olla tundmatuseni muutunud oma eelkäijatega võrreldes. Et lootelise arengu esimeste staadiumide uurimine on iseendast küllaltki keerukas ja väljasurnud organismide osas võimatu, tuleb paleontoloogidel ja evolutsionistidel enamasti piirduda täiskasvanud organismide kõrvutamisega, mis omamoodi süvendab muljet «hüppelistest muutustest» evolutsioonis ning muudab mõnelgi juhul küsitavaks vahevormide otsimise. Schindewolfi sõnade järgi «esimene lind koorus roomaja munast».

Tuleb siiski märkida, et mitte kõik varastel arengustaadiumidel ilmnevad muutused ei tähenda olulisi kõrvalekaldeid vastava organismide rühma arengus. Tigude kodade vasemale või paremale keerdumise suund määratakse juba sügoodi esimese lõigustumisega, ometi võib see tunnus varieeruda isegi sama populatsiooni sees.

*

Evolutsiooni suured teed on olnud ja jäävad kindlasti veel edaspidigi teatava saladuskattega varjatuks, mille kõrvaldamine nõuab teaduselt nii uusi fakte kui ka ideid. Praegusajal tunduvad olevat sõlmprobleemideks ühelt poolt ontogeneesi ja fülogeneesi suhted, teiselt poolt — ajaloolise ja struktuurilis-süsteemilise lähenemise vahekord bioloogilistele nähtustele. Mõlemal probleemil on ühine kokkupuutepind: sisemiste ja väliste tegurite osatähtsuse küsimus evolutsioonis.

Probleem ei ole uus, bioloogia ajalugu tunneb selle ühekülgsete lahenduste — auto- ja ektogeneesi[1] õpetuste — mitmeid eri variante, millel ei ole põhjust pikemalt pea-

[1] Autogenees (kr. *autos* ise) — organismide individuaalse kui ka ajaloolise arengu määratletus ainuüksi sisemiste tegurite poolt; ektogenees (kr. *ektos* väljaspool) — arengu määratletus välistegurite poolt.

tuda. Tungimata üksikasjalikumalt ühe või teise auto- või ektogeneesi õpetuse iseärasustesse ning vaagimata nende tugevamaid ja nõrgemaid külgi, võime ometi teha järelduse, et kui kahe vastandliku arusaama pooldajaid esineb teaduse ajaloos korduvalt, siis peab leiduma mõlemas õpetuses tõeteri, mille suhtes ei ole kuigi arukas juba ette silmi ja kõrvu sulgeda. Küsimuse teravik on selles, millises vahekorras ja millises konkreetses vormis toimivad organismide evolutsioonis nn. sisemised ja välised tegurid.

Esmalt püüame mõningal määral selgusele jõuda sisemiste ja väliste evolutsioonitegurite endi olemuse suhtes. On ju «sisemine» ja «väline» suhtelised mõisted. Väliste tegurite nimetamine ei ole siiski kunagi olnud eriliseks raskuseks, mis teataval määral on kujundanud inimestes eelsoodumuse ektogeneetiliseks lähenemiseks. Kliimatingimused, pinnase iseärasused, teiste organismide mõju — see kõik on võrratult mõistetavam ja ilmsem kui mingisugused meeleelunditele vahetult tajumatud asjaolud organismide endi sees. Esimesed evolutsionistid olid üldiselt kõik lamarkistid, s. o. mõistsid liikide muutumist kui organismide järkjärgulist kohastumist elutingimuste otsesel või talitluste kaudu vahendatud toimel. Darwin vastandas elutingimuste otsesele mõjule loodusliku valiku põhimõtte, kuid valikuteguriteks jäid ikkagi organismivälised nähtused. Tõsi, Darwin tunnistas organismide loomuse määravat osa individuaalse muutlikkuse tekkimisel, kuid sõna «loomus» ise juba näitab, kui ebamäärane arusaam võis olla Darwinil sisemistest teguritest. Pealegi jäi evolutsiooni ainukeseks suunajaks ikkagi valik, s. o. välised tegurid. Ei saa öelda, et ka mitmesuguste otseselt autogeneetiliste õpetuste pooldajad oleksid suutnud omistada sisemistele teguritele mingisugust konkreetset vormi. Oleme juba juttu teinud Lamarcki «sisemisest tendentsist täiustumisele», samuti Bergi viitest «sisemistele seaduspärasustele». Analoogilisi väljendusi on veelgi esitatud, kuid kõigist neist nähtub, et ka veendunud autogeneetikud ei ole jõudnud kaugemale kahtlustest ja kõige üldisemat laadi kaalutlustest. Sellest siis ka teadlaste valdavalt eitav hoiak nende seisukohtade suhtes, millest nii mõnegi üle tasuks siiski järele mõelda.

Tänapäevastest lähenemistest sisemistele teguritele ja nende osale evolutsioonis väärivad eelkõige märkimist Bertalanffy ja tema koolkonna seisukohad, mis aitavad

mõnevõrra paremini mõista ka varasemate autorite väljendusi. Bertalanffy rõhutab organismide terviklikkust, nende süsteemilisust, sisemise struktuuri määravat osa süsteemi muutumisel.

Organismid on terviklikud süsteemid, sellele ei vaidle põhimõtteliselt vastu ükski tänapäeva bioloog. Organismid on miljardeid aastaid kestnud evolutsiooni saaduseks, täiuslikud «masinad», mille tööoperatsioonide komplitseeritus ja ökonoomsus on ideaaliks isegi selliste keerukate seadmete konstrueerimisel nagu raalid. Nimetatud asjaolu eeldabki rohkem kui miski muu, et sellistes täiuslikes süsteemides peavad olema väga mitmekülgsed regulatsioonimehhanismid, mis mitte ainult ei kindlusta süsteemide tasakaalu ja muutumatust, vaid ka nende muutlikkust. Teiste sõnadega, organismides endis peavad olema tegurid, mis suuremal või vähemal määral s u u n a v a d nende ajaloolist arengut. Põhiprobleemiks on nende tegurite ja seaduspärasuste leidmine. Üht-teist on selles osas juba selgunudki. Me ei räägi enam mutatsioonide absoluutsest juhuslikkusest ja organismide piiramatust muutlikkusest mistahes suundades, vaid tunnistame teatavate genotüüpide kalduvust muteeruda valdavalt teatavates suundades. Me tunneme mutatsioonide «paranemise» nähtust, mõistame üha rohkem rakusiseste eluprotsesside reguleerivat toimet päriliku muutlikkuse avaldumisele.

Samuti peame tunnistama, et organismidel ei saa kujuneda mistahes kohastused, et organismidel on ka enamvähem kindel fülogeneetiliste muutuste «spekter». Nii ei tunta meres elavaid närilisi. Haikalad ei suuda omakorda elada magevees. Spetsiaalsed kohastused lubasid omal ajal kahepaiksetel tungida mitte ainult magevette, vaid ka kõrbe sügavustesse, tuntakse isegi lauglemisvõimelisi lehekonni, kuid ükski kahepaiksete liik ei ela meres — keskkonnas, milles kunagi elasid kahepaiksete eellased. Kahepaiksete hingamise tüüp juba ei võimalda seda.

Võib arvata, et pilgu tõstmine molekulaarselt tasemelt mõnevõrra «kõrgemale» lähendab biolooge edaspidi veelgi enam üksikute elundite ja tervete elundkondade ajaloolise kujunemise sisemistele seaduspärasustele, muudab arusaadavamaks nii mõnegi seni mõistatuslikuna tunduva «sammu» makroevolutsioonis, olgu see siis uute struktuuritüüpide teke või ootamatu konvergents. Esialgu lõpetame aga oma lühikese mõtteavalduse makroevolutsioonist Hux-

ley sõnadega: «Darvinism ei pea evolutsiooni käigu määrajaks mitte üksnes looduslikku valikut, mitte ainult mutatsioonide sagedust, mitte ainult liigi eelnevat ajalugu, vaid ka geeniavaldumiste iseloomu ja ontogeneesi tervikuna.»

Progress, lahknemine ja väljasuremine

Liikide muutumise ja paljunemise põhjuste selgitamine tõi omal ajal kaasa evolutsiooniteooria üldise tunnustamise. Darwin näitas, et keskkonnatingimuste muutused tähendavad muutusi valikutegurite suunas ja surves, valik omakorda kujundab individuaalse muutlikkuse baasil keskkonna muutustele vastavaid liigiomaseid kohastusi ning viib teatud juhtudel uute liikide tekkimisele. Uute liikide tekkimine ja nende pidev täiustumine haaras sedavõrd evolutsionistide mõtteid, et peaaegu unustati rääkida vastupidisest — liikide väljasuremisest. Ometi kinnitavad paleontoloogid, et kuni 99% Maal iganes elanud liikidest on välja surnud. See arv räägib kõigest muust kui väljasuremise juhuslikkusest.

Darwin ise tugines väljasuremise põhjendamisel asjaolule, et liikide arv ei saa suureneda lõpmatult. Organismid, paljunedes geomeetrilises progressioonis, asustavad kõik võimalikud elupaigad ning nende arvukuse edasine tõus viib paratamatult valikule: enam kohastunud vormide (teisendite, liikide) isendite arvu suurenemisele vähem kohastunud vormide isendite hulga arvel. Suure hulga isenditega esindatud liikidel on enam võimalusi individuaalseks muutlikkuseks ja järelikult ka suuremad šansid edasisteks kohastumisteks. Olelusvõitluse tulemusena surub iga uus teisend või liik kõrvale eelkõige oma lähemaid sugulasi. Konkurentsis alla jäänud vormid muutuvad üha väiksearvulisemaks ning satuvad kergesti väljasuremise ohtu, olgu siis kliimamuutuste, vaenlaste või mõne muu ebasoodsa teguri tõttu. Haruldaste liikide «saatuseks» on väljasuremine.

Nagu näha, pidas Darwin liikide väljasuremisel oluliseks tervete rühmade, s. o. teisendite- või liikidevahelist olelusvõitlust. Me võime siit minna veel edasigi ning makroevolutsiooni suuremaid sõlmpunkte meenutades

rääkida koguni seltside või klasside «konkurentsist». Eostaimede asendumine seemnetaimedega, roomajate «võit» kahepaiksete üle, kõigusoojaste «väljavahetamine» püsisoojaste poolt — kõik need tähistasid uusi vaatusi elu näitelaval, milles erinevalt inimeste näitemängust vahetusid ka osatäitjad. Mõistatuslikuks osutub aga selle «konkurentsi» mehhanism, sest enamikul juhtudel kadusid «eelmise vaatuse osatäitjad» evolutsiooni lavalt enne, kui pärale jõudsid (õigemini, vajaliku «küpsuse» saavutasid) uued «staarid». Keskkonna mõju, võidakse arvata. Ameerika paleontoloog Simpson väidab aga selle kohta, et Maa kui eluase on jäänud enam-vähem samaks kambriumist alates. Maapind on olnud küll lavaks evolutsioonidraamale, kuid ta ei ole kunagi täitnud näitejuhi osa. Elu etendus on olnud üks pidev improviseering.

Tõsi, iga põlvkond kohtub mõnevõrra erinevate elutingimustega, kuid reaktsioon nendele tingimustele määratakse eelkõige vastava rühma sisemiste tegurite, tema geneetilise programmi poolt. Iga põlvkonna vastused keskkonnale määratakse seega eelnevate põlvkondade arenguloога ja iga põlvkond omakorda osaleb tulevaste põlvkondade kujundamises.

Järgnevalt püüamegi iseloomustada geneetilise pärandi osa liikide «elukäigus», nende õitsengus või väljasuremises.

Evolutsiooni käigu üldiste seaduspärasustega tutvumisel ilmnes, et aeg-ajalt toimuvad evolutsioonis plahvatuslikud lahknemised, suhteliselt lühikese aja jooksul tekib palju uusi liike, seltse ja teisi rühmitusi. Lähterühma genofond jaotub paljude erinevate rühmade vahel. Niisugune lähteliik on võrreldav suure maaomanikuga, kes jaotab oma vara paljude laste vahel. Ükski lastest ei ole enam nii rikas kui isa, isegi ebavõrdse jaotuse puhul. Suurema maatüki pärandanud poeg võib küll edaspidi saavutada isa jõukuse, aga kui maa tükeldamine jätkub järgmisteski põlvkondades, saabub varem või hiljem ometi olukord, kus kõigist maavaldajaist on saanud kehvikud, kellele väiksemgi ebaõnn kujuneb saatuslikuks.

Analoogiliselt pärandub ja killustub suurte evolutsioonilistе lahknemiste perioodidel liikide genofond. Uute paljunenud liikide «elukäik» kujuneb mõnevõrra erinevaks: rikkalikuma geneetilise pärandiga liigid suudavad paremini reageerida keskkonna mitmesugustele mõjutustele,

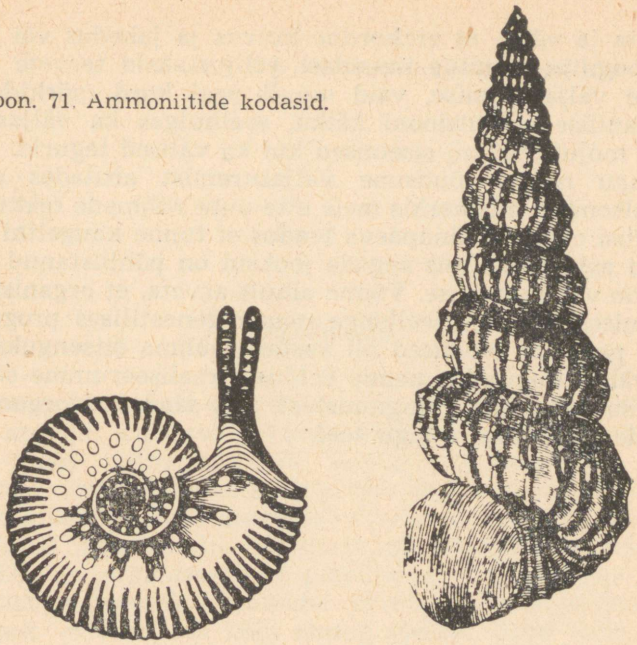
jäävad pikemaks ajaks püsima ja annavad omakorda uusi tütarliike; geneetiliselt vaesemad liigid on määratud peatsele väljasuremisele. Erinevalt maaomanikust, kes sureb tavaliselt enne oma poegadest pärijaid, rääkimata pojapoegadest või veelgi kaugematest järeltulijatest, ei tarvitse lähteliik pärast tütarliikide moodustumist lakata olemast. Vastupidi, arvatakse koguni, et ta «elab üle» oma järeltulijad ja et mõningaid perekondi tänapäeval esindavad ainukesed liigid on just kunagised lähteliigid. See seisukoht muutub arusaadavamaks, kui tuletame meelde, et uute liikide rajajateks on peamiselt väikesed piirmised, s. o. geneetiliselt vaesemad populatsioonid.

Kuid ka genofondilt kõige rikkam ja järelikult kõige elujõulisem lähteliik ei saa lõpmatult jaotada oma pärilikkuse varusid. Kehvikutest tütarliikide järkjärgulise väljasuremisega vaesustub ka kunagine lähteliik. Valitsemisele ja vallutustele järgneb lüüasaamine. Evolutsiooniline lahknemine on väljasuremise «prelüüd», nagu ütleb üks tänapäeva evolutsioniste, ameerika teadlane Hugh Miller.

Paleontoloogiline kroonika jutustab, et umbes 200 miljonit aastat tagasi, kui ulatuslik mägede teke muutis elukõlbmatuks paljud seni asustatud piirkonnad Maal ning tugevdas konkurentsi, surid välja mitmed suured loomarühmad. Varem 12 sugukonnast ja paljudest liikidest koosnenud ammoniitide seltsi jäid esindama ainult üksikud liigid. Allesjäänud vähesed liigid hakkasid aga edukalt paljunema ja umbes 30 miljoni aasta möödudes taastasid endisest ulatuslikuma (vähemalt 23 uuest sugukonnast koosneva) seltsi. Paleontoloogide arvates ei erinenud hilisemad ammoniidid oma varasematest eelkäijatest eriliste suuremate kohastuste poolest. Kui mõni aeg hiljem, kriidi lõpul järgnes uus suur väljasuremine, osutus see lõplikuks: ammoniitide seas ei leidunud enam liike, mis oleksid suutnud taastada rühma. Võib arvata, et eelnev kiire ekspansioon oli pöördumatult «kulutanud» ammoniitide pärilikkuse ressursid.

Väljasuremine järgnes ka kahepaiksete, roomajate, eostaimede ja teiste suuremate rühmade ulatuslikule lahknemisele ja õitsengule. Suurematest loomarühmadest on tänaseni teistest edukamalt säilinud kolm: limused, putukad ja selgroogsed, kusjuures viimastel ilmnevad ka juba languse tunnused.

Joon. 71. Ammoniitide kodasid.



Praegu elavatest liikidest ilmutavad väljasuremise tundemärke need, keda iseloomustab tunnuste üldine püsivus, s. o. vähene muutlikkus. Viimane räägib nimelt ka pärilikkuse ressursside vaesumisest. Niisuguste liikidena nimetatakse näiteks luukaladest heeringat ja turska. Erilisi väljavaateid kestvamaks säilimiseks ei ole ka korvõielistel, nende seas võilillel, mille pidev suguta paljunemine välistab geneetilise rekombinatsiooni.

Püüdsime seega näidata, et liikide väljasuremisel etendab olulist osa nende geneetiline pärand, teiste sõnadega — eelnev arengukäik. Õeldust ei tohi aga teha järeldust, et organismide evolutsioon on olnud üks suur *perpetuum mobile*, ainuüksi iseenda sisemistele jõududele tuginev liikumine. Ühegi organismide rühma ajalooline areng ei ole kulgenud vaakumis, vaid konkreetses ning seejuures muutuvas keskkonnas, eluta ja elusa looduse tegurite pideval osalemisel. Tuletame meelde, et ammoniitide väljasuremise lugu alustasime me... ulatuslikust mägedetekkest, roomajate suurt langust seostasime muutustega kliimas. Me ei taha sellega eespool öeldut ümber

lükata ja väita, et erakordne kuivus ja jahedus või suur geoloogiline muutus iseendast põhjustaksid tervete rühmade väljasuremise, vaid ainult veel kord märkida, et orgaanilise evolutsiooni käiku, sealhulgas ka väljasuremist mõjutavad nii sisemised kui ka välised tegurid.

Nagu näete, jõudsime väljasuremist arutades sama probleemini, mis kerkis meie ette uute rühmade tekkimise põhjusi otsides. Tänapäeva teadus ei tunne kaugeltki veel kõiki asjaolusid, mis aegade jooksul on põhjustanud 99% liikide väljasuremise. Võime ainult arvata, et organismide sisemises ehituses (eelkõige nende geneetilises programmis) peituvad eeldused nii vastava rühma õitsenguks kui ka väljasuremiseks; nende eelduste realiseerumine sõltub aga suurel määral tingimustest, mis saadavad organisme nende ajaloolise arengu teel.

Lõpetuseks

Oleme korduvalt andnud mõista, et organismide ajaloolist arengut määravate väliste tegurite seas kuulub oluline koht mitmesugustele biootilistele teguritele, s. o. teistele organismidele. Lõpetuseks tahamegi mõne sõnaga iseloomustada Maad asustavat elu kui terviksüsteemi, milles ühed organismid ei saa elada ega areneda ilma teisteta.

«Elu on organiseeritud planetaarses mastaabis,» ütles tuntud geokeemik Vernadski. Biosfääri aine- ja energiaringest võtavad osa kõik elusad olesed. Ühed neist, näiteks taimed, valdavad orgaanilise aine esmase sünteesi kunsti; teised, näiteks loomad, piirduvad selle sünteesi saaduste tarbimisega; kolmandad — mikroobid — lagundavad orgaanilise aine tagasi lähteelementideks ning süntees võib uuesti alata. Süntees ja lagunemine toimuvad «käsikäes». Kas see aga alati on nii olnud?

Elu algse tekke uurijatest kaldub tänapäeval enamik arvama, et esimestele elusatele olestele, nn. protobiontidele eelnes orgaanilise aine abiogeenne moodustumine, ning et esimestest organismidest said selle tarbijad. Leidub aga ka teisitimõtlejaid, nende hulgas juba nimetatud Vernadski ja tema õpilased, näiteks M. Kamšilov. Vernadski sõnade järgi pidid koheselt tekkima eri liikidest organismide kooslused — biotsönoosid. Teiste sõnadega, valmis orgaanilise aine tarbijate (heterotroofide) kõrval pidid samaaegselt kujunema ka esmased orgaanilise aine sünteesijad ehk autotroofid. On avaldatud arvamust, et esmased autotroofid ei sisaldanud klorofülli ning said sünteesiks vajaliku energia ultraviolettkiirtelt lainepikkusega 240—290 mμ. Alles osooni ilmumisega Maa atmosfääri kohastusid autotroofid väiksemate valguskvantide kasu-

tamisele, mida neelati sedavõrra suuremates kogustes. Katseliselt on tõestatud, et UV-footonite energiat võib konserveerida ATP[1] makroergilistes seostes, mida tuntakse universaalsete energiaakumulaatoritena elusas looduses.

Mis puutub ultraviolettkiirguse üldiselt kahjustavasse toimesse, siis tuleb sellega nõustuda, kuid ei saa jätta märkimata, et paljud ainuraksed (näiteks viburloom *Bodo marina* ja seen *Rhodotorula glutinis*) taluvad vägagi suuri kiiritusdoose, kusjuures vastava valikuga võib nende vastupidavust veelgi tõsta.

Milline polnud ka Maa esimeste elusate oleste ainevahetustüüp, tänapäeval sünnib elus vaid elusast ning suudab eksisteerida üldise aineringe tingimustes. Sama liiki organismid koonduvad populatsioonideks, eri liikidest populatsioonid moodustavad mitmesuguseid biotsönoose. Neid bioloogilisi süsteeme iseloomustab eelkõige sisemise regulatsiooniga tagatav terviklikkus ja pidev eneseuuendamine. Molekulide sünteesis ja lagunemises, isendite sünnis ja surmas, tervete liikide tekkimises ja väljasuremises, kõiges selles avaldub elu sügavaim müsteerium — võime säilida pideva lagunemise arvel, sündida fööniksilinnuna iseenda tuhast.

Elussüsteemid ei ole aga igavesti uuenevad ja lõpmatult eksisteerivad süsteemid *perpetuum mobile* põhimõttel. Kuluvate ja hävivate koostisosade taastamiseks vajalik materjal, energia ja ka informatsioon saadakse ümbritsevast keskkonnast ning keskkonda eraldatakse ka üleliigsed lagusaadused. Me ütleme, et bioloogilised süsteemid on avatud süsteemid. Niisuguses eneseuuendamises sisaldub ühtlasi vastavate süsteemide lõplikkus, sest eneseuuendamisega kaasnevad paratamatult vead, toimub üksikute elementide ja seoste «kulumine» ning kogunevad mõningad «jääkproduktid», mis kõik häirivad süsteemi terviklikkust ning valmistavad ette selle hukkumise.

Selgitagem eespool öeldut populatsiooni ja biotsönoosi kui iseuueneva bioloogilise süsteemi lähema iseloomustamise varal.

P o p u l a t s i o o n i kui süsteemi elementideks on üksikud isendid, kelle sünd ja surm tagavadki põlvkondade vaheldumise näol populatsiooni kestva uuenemise. Iga

[1] ATP — adenosiintrifosfaat.

järgmine põlvkond sarnaneb põhilises eelmisega, kuigi pole kunagi täiesti selle sarnane. Suhteliselt muutumatute «detailide», s. o. isendite korduv «stantsimine» suuremal või vähemal määral muutlikus miljöös eeldab mingisuguse eeskuju või programmi olemasolu. Korduva eneseuuendamise programmiks populatsiooni tasemel on tema genofond — kõigi pärilikkustegurite kogum, mis on välja kujunenud vastava populatsiooni ajaloolise arengu käigus. See on omamoodi «mälu», mis talletab endas positiivseid reaktsioone eelnevate põlvkondade poolt «kogetud» mõjutustele. Pärilikkustegurite pidev kombineerumine isendite ristumisel avardab omalt poolt populatsiooni üldist reaktsiooninormi igas põlvkonnas. Seetõttu on populatsiooni «programmi» piirid üsna paindlikud ja «ebamäärased» (näiteks organismi «programmiga» võrreldes). Populatsiooni plastilisust suurendavad aeg-ajalt aset leidvad «vead» pärilikkustegurite replikatsioonil. Pärilik muutlikkus on paljunemise kaasprodukt, nagu ütleb Schmalhausen.

Sellise plastilisuse eest tuleb populatsioonidel maksta küllaltki suurt hinda. Materjali ja energia kasutamine osutub populatsioonides organismidega võrreldes märksa ebaökonoomsemaks. Populatsioonid säilitavad ennast «proovide ja vigade teel», suur hulk moodustuvatest sügootidest on määratud hukkumisele. Sõltuvalt tingimustest paljunevad eelistatult kas tüüpilise (s. o. keskmise) fenotüübiga või teatavate kõrvalekalletega isendid. Populatsiooni genofond sisaldab varjatud kujul alati mitmesuguseid, antud tingimustes mittevajalikke ja isegi kahjulikke muutusi, mis võivad aga osutuda kasulikeks mingites uutes olukordades. Need on muutused «igaks juhuks», populatsiooni «perspektiivne aktiivsus», nagu mõned ütlevad. Seega varjuvad populatsiooni eneseuuendamise mehhanismis, s. o. isendi paljunemises nii populatsiooni säilimise kui ka muutumise eeldused. Kui muutused keskkonnatingimustes ületavad genofondi võimalike reaktsioonide spektri, ei ole populatsioon enam võimeline ennast taastama ja hukkub.

Populatsioonide ja koos sellega vastavate liikide väljasuremist soodustab ka nende jagunemine uuteks tütarpopulatsioonideks, mis toob kaasa nii «pärandaja» kui ka «pärijate» genofondi üldise vaesumise, nagu me näitasime liikide väljasuremise põhjuste selgitamisel.

Analoogiliselt populatsioonidele võib iseloomustada ka biotsönoose kui iseuuenevaid bioloogilisi süsteeme. Eri liikidest organismide populatsioonid ei kata Maad juhusliku mustrina, vaid moodustavad piirkonniti teatud kindlaid, suuremal või vähemal määral terviklikke kooslusi, mida ongi hakatud nimetama biotsönoosideks. Mingi metsa, raba või tiigi organismid moodustavad omaette koosluse, milles selgesti ilmneb erisuguste organismide vastastikune mõju ja sõltuvus. Kordamata siinkohal kõigi loomsete organismide üldtuntud sõltuvust orgaanilise aine sünteesijatest, tuletame vaid meelde, et taimedki vajavad «koostööd» teiste organismidega. Normaalseks elutegevuseks vajavad taimed näiteks mikroobide mitmesuguseid sünteesiprodukte vitamiinide, kasvuainete, antibiootikumide ja isegi mõnede aminohapete näol. Mikroorganismidest steriliseeritud mullas ei avaldu täiel määral väetiste toime taimede kasvule. Taimede juureeritised on omakorda vajalikuks toiduks mikroobidele. Iga seenekorjaja teab, et kasepuravik ja -riisikas kasvavad kaskede, männiriisikas ja võipuravik aga mändide all. Eks räägi seegi fakt eri liikidest organismide vastastikusest sõltuvusest. Koostöö ja vastastikuse abistamise kõrval kujunevad biotsönoosi eri liikide vahel sageli ka konkurentsi ja üksteise hävitamise suhted, millest tegime juba juttu olelusvõitlust käsitlevas peatükis. Kujunevas segametsas tõrjub kuusk välja kase, rabas toimub omamoodi võitlus turbasambla ja männi vahel.

Meie eesmärgiks ei ole aga praegu pikemalt peatuda biotsönoosisiseste suhete iseloomustamisel, mis nõuaks omaette tööd vastavalt eriteadlaselt. Tahaksime ainult juhtida lugeja tähelepanu biotsönoosisiseste komponentide ja nendevaheliste seoste keerukusele. Biotsönoosi elementideks (tõenäoliselt isegi mitte määravateks) ei ole ainuüksi populatsioonid, vaid ka bioloogilised süsteemid mitmesugustel teistel tasemetel: üksikud isendid, eluvormid[1], sünuusid[2] jt. Organismi ja populatsiooniga võrreldes on biotsönoos kahtlemata vähem terviklik, tema koostisosi

[1] Ühte eluvormi loetakse liigid, mis on kohastunud teatavate välistingimustega nii sarnaselt, nagu oleksid nad lähedalt «sugulased», näit. «kala»-eluvorm on nii fossiilsel ihtüosaurusel, enamikul kaladest kui ka delfiinil.

[2] Sünuus — ühte eluvormi kuuluvate taimeliikide üherindeline rühmitus, näit. rohurinne, põõsarinne jt.

iseloomustab suurem iseseisvus. «Tsentraliseeritud keskvalitsusega riigi» asemel kohtame siin üsnagi «lojaalse seadusandlusega föderaalühendust».

Struktuuri keerukuse ja üksikosade suurema sõltumatuse kõrval iseloomustab biotsönoose ka pikaajalisem kestus, mis tähendab ulatuslikumaid ja mitmekesisemaid mõjutusi keskkonna poolt ning nõuab biotsönoosidelt veelgi suuremat plastilisust kui populatsioonidelt. Biotsönooside uuenemise taga ongi raske näha mingisugust üldist sisemist «programmi». Ometi ilmnevad biotsönooside uuendumistes küllaltki kindlad seaduspärasused, mis on võimaldanud rääkida biotsönooside kui terviksüsteemide arengust ja eristada viimases vastavaid astmeid ehk etappegi. Ühed populatsioonid asenduvad teistega, olemasolnud eluvormid uutega ja mõne aja möödudes leiame näiteks, et metsa asemele on kujunenud soo. Kahtlemata sõltub biotsönoosidegi «elukäik» suurel määral nende elukeskkonna mitmesugustest teguritest, kuid on põhjust arvata, et siin mingil viisil räägib kaasa ka biotsönooside endi struktuur, eelkõige nende koostisosade vahelised keerukad suhted.

Populatsioonide eneseuuendamisega võrreldes on biotsönooside uuendumine veelgi vähem määratletud. Kui esimest võib võrrelda mingi klassikalise muusikapala korduva noodist mängimisega, siis teine meenutab džässorkestri vabu improviseeringuid mingil teemal. Kui biotsönooside uuendumise aluseks ongi mingi «programm», peab see olema «isetäiustuv», «isekorrigeeruv» programm.

Biotsönooside suhteliselt tasakaalustatud olek saavutatakse veelgi «kallima hinnaga» kui populatsioonide oma. «Prooviühikuteks» on üksikute isendite kõrval terved organismide rühmitused, mis kaovad teatud piirkondadest ning asenduvad uute, antud tingimustega paremini sobivate organismidega.

Meile teada olev elu suurim süsteem — b i o s f ä ä r — areneb väiksemate süsteemide — organismide, populatsioonide, biotsönooside arengu ja vastastikuste mõjutuste tulemusena. Elu suure ringe konveier töötab katkematult juba ligi neli miljardit aastat, korrates kordumatut ja taastades olematut. Kõik, mis sünnib, on määratud surmale, et saaks tärgata uus elu, mis kunagi ei kopeeri eelmist. Ainult sel viisil teostub organismide ajalooline areng, saab võimalikuks nende evolutsioon.

Kirjandus

Darwin, Ch. The Origin of Species. New York, 1963.
Dittmer, H. I. Phylogeny and Form in the Plant Kingdom. New York, London, 1964.
Haberman, H. Elu olemusest. Tallinn, 1968.
Evolution after Darwin I. Ed. by Sol Tax. Chicago, 1960.
Huxley, J. Evolution, Modern Synthesis. London, 1964.
Miller, H. Progress and Decline. Oxford, 1964.
Molekulaarbioloogia küsimusi. «Valgus», Tallinn, 1966.
Pavel, Ü. Pärilikkus, geenid ja haigused. «Valgus», Tallinn, 1966.
Piiper, J. Arenemisõpetuse ajaloo põhijooni. Tartu, 1937.
Rensch, B. Evolution above the Species Level. London, 1959.
Serebrovski, A. S. Bioloogilised matkad. Tartu, 1948.
Stebbins, G. L. Variation and Evolution in Plants. New York, 1950.
Stebbins, G. L. Evolutionsprozesse. Jena, 1968.
Tschulok, S. Evolutsiooniteooria. Tartu, 1941.
Wallace, A. Teisendite tendents piirituks eemaldumiseks põhitüübist. — S. A. Novikov ja A. A. Paramonov. Darvinismi lugemik I, Tartu, 1948.
Whyte, L. L. Internal Factors in Evolution. London, 1965.

Берг Л. С. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Петербург, 1922.
Дарвин Ч. Происхождение видов. Изд. сель.-хоз. лит-ры, М., 1952.
Завадский К. М. Вид и видообразование. «Наука», Л., 1968.
История эволюционных учений в биологии. «Наука», М., Л., 1966.
Ламарк Ж. Б. Избранные произведения. Изд. АН СССР, М., 1955.
Майр Э. Зоологический вид и эволюция. «Мир», М., 1968.
Паавер К. Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту, 1965.
Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. Изд. Московского ун-та, 1967.
Симпсон Г. Д. Темпы и формы эволюции. Изд. иностр. лит-ры, М., 1948.
Сковрон С. Развитие теории эволюции. Варшава, 1965.
Современные проблемы эволюционной теории. «Наука», Л., 1967.
Тимофеев-Ресовский Н. В.; Воронцов Н. Н.; Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. «Наука», М., 1969.
Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. «Наука», Новосибирск, 1968.
Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. «Наука», М., 1968.
Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. «Мир», М., 1968.

Register

aastaajaline isolatsioon 143
abiogenees 241
adeniin 27, 28, 30, 42
adenosiintrifosfaat (ATP) 242
alamliik 135—137, 140—146, 151, 152, 161, 162
albinism 62, 203
alleel 37, 40, 60—70, 80, 89, 90, 103, 126, 127, 138
— dominantne 37, 60
— retsessiivne 37, 60
Alleni reegel 139
allopatriline liigiteke 157
allopolüploid 50
anagenees 221
aneuploidsus 46
antimutageen 58
Aristoteles 5—7, 128
arogenees 220
aromorfoos 220, 221, 230
astmik 170
asustustihedus 87, 88, 133, 135
atavism 195
autogenees 233, 234
automutageen 58
autopolüploid 48, 50

Bateson, W. 73
Berg, L. 173, 208, 222, 234
Bergmanni reegel 139, 198
Bertalanffy, L. 223, 234, 235
biogeneetiline reegel 230
biosfäär 245
biotsönoos 168, 241—245
Bonnet, Ch. 168
Bronn, H. G. 220
Buffon, G. 6, 10, 11, 136
Bumpus, H. C. 118

Crick, F. H. C. 27, 29
Cuvier, C. 6, 12, 13, 184, 209

darvinism 24, 101, 104, 236
— klassikaline 136, 140
— kaasaegne 74, 107, 111, 228
Darwin, Ch. 7, 9, 13—26, 81, 82, 88, 89, 102, 103, 114, 136, 140, 152, 165, 168, 185, 209, 234, 236
Darwin, E. 6, 11
deletsioon 43—45
desoksüribonukleiinhape (DNA) 27—31, 34—36, 41, 42, 56
diferentseeritud reproduktsioon 91
diploidsus 34, 48—50, 67, 70, 76, 79, 103
divergents 23, 24, 208
Dobzhansky, T. 131, 151
Dollo, L. 194
Dollo reegel 194, 195
dominantsus 37, 60, 66, 79
Dubinin, N. P. 53, 57
duplikatsioon 43—45, 54

ektogenees 233, 234
eliminatsioon 83, 86
elulained 135
elupaigaline isolatsioon 143
eluvorm 244
Empedokles 6

endeemne liik 210
etoloogiline isolatsioon 144
evolutsioon 10—13, 167—240
— makro- 169, 170, 233—236
— mikro- 169, 222
— mosaiikne 199, 200
— paralleelne 202
— progressiivne 215, 221
evolutsiooniline harunemine 209, 216

fenotüüp 37—40, 80, 125, 243
Filippov, G. S. 39
Filiptšenko, J. A. 222
Fischer, R. A. 101
funktsioonide vahetumine 111, 229
fülogenees 168, 194, 230, 233
fülogeneetiline pöördumatus 194

geen 36
geenide siire 70, 136, 139
geenikombinatsioon 78, 79, 106—108, 164
geeninihe 125
geenivahetus 68, 69, 80, 158
geenmutatsioon 41—43, 50, 54, 74, 75, 80
geneetiline isolaat 159
geneetiline revolutsioon 149
geneetiline surm 90, 103
generatiivne mutatsioon 41
genofond 64, 89—91, 148—152, 243
genoommutatsioon 41, 45, 48, 50, 57
genotüüp 37—40, 77—79, 89—92
geograafiline isolaat 148
geograafiline muutlikkus 136, 140
geograafiline rass 74, 135
Gibson, J. B. 158
geokronoloogiline skaala 174
Glogeri reegel 139
Goethe, J. W. 112
gradatsioon 170, 221
guaniin 27, 28, 30, 42

Haeckel, E. 230
Hailov, K. M. 223
Haldane, J. B. S. 101, 220
Hanelt, P. 75
Harland, S. C. 138
haploidsus 34, 67, 68, 77, 79
Henslow, J. S. 13
heteroos 149
heterosügootsus 37, 38, 60, 67, 69, 70, 105, 109, 118
hoiatusvärvus 94, 96, 100
homoloogilised kromosoomid 36, 43, 50, 60, 68, 69
homosügootsus 37, 40, 70, 105
Huxley, J. 210, 220—222, 235
hübridogeenne liigiteke 159
hübriid 50, 51, 72, 158—160, 164
hübriidide viljatus 147, 152

individuaalne muutlikkus 19, 25, 26, 82, 97, 101, 130
individuaalne territoorium 83
indutseeritud mutatsioon 52, 53
informatsiooni-ribonukleiinhape (mRNA) 34, 35
inversioon 45, 74
isolaat 136, 149—151
— geneetiline 159
— ruumiline 153—155
isolatsioon 75, 140, 157—159, 169
— aastaajaline 143
— elupaigaline 143
— etoloogiline 144
— mehaaniline 144
isolatsioonimehhanismid 151—153, 159, 160

Johannsen, W. L. 39

kahendumine 29—31, 41, 48, 56
kahjulik mutatsioon 62, 65—68, 107, 118, 119
kaitsevärvus 18, 64, 86, 93, 96, 139
Kamšilov, M. 241
kannibalism 88
karotüüp 31, 41, 137
kasulik mutatsioon 65, 68, 118
kaughübridisatsioon 72, 160
kiiritusmutatsioon 57
kirjulehisus 60
kliin 137, 140
kloon 131
kodoon 36
kohastumine 12, 96—106

kombinatsiooniline muutlikkus 68, 70
konkurents 17—19, 87, 236—238
konvergents 203, 207, 208, 235
korrelatiivne muutlikkus 104
korrelatsioon 104, 105, 196, 199
Koržinski, S. 222
kreatsionism 10, 15
kromatiid 31, 33, 46
kromosoom 27—36, 41—80
— aberratsioon 43, 45, 54, 56, 57, 75
— mutatsioon 41, 43, 50, 74, 75
kunstlik valik 15
kääv 31, 48, 54

Lamarck, J. 6, 11, 12, 14, 16, 81, 101, 102, 136, 160, 168, 170, 221, 234
lamarkism 12, 67, 101, 234
Lamprecht, H. 159
letaalne mutatsioon 62, 66
liigi struktuur 132, 136
liigiteke 131, 140, 153—163, 209, 236
— allopatriline 157
— hübridogeenne 159
— sümpatriline 157—159
liik 132
Linné, K. 6, 16, 136
looduslik valik 10—16, 22, 81, 91
lookus 36
lõhestav valik 123, 158

makroevolutsioon 169, 170, 233—235
makromutatsioon 209, 210
Malthus, Th. 15
Mayr, E. 72, 78, 130, 148, 153, 160, 210, 216
mehaaniline isolatsioon 144
meioos 32, 33, 45, 48—51, 68, 147
melanism 62, 203
— tööstuslik 120, 121
Mendel, G. 6
Miller, H. 238
mikroevolutsioon 169, 222
mimikri 94—97, 123
mitoos 31, 32, 41, 46, 48
modifikatsioon 39, 40, 78
modifikaatorgeen 221
monofüülia 173
monomeer 27
monomorfsus 148
monosoomik 46
morfofüsioloogiline progress 220
Morgan, Th. H. 106
mosaiikne evolutsioon 199, 200
Muller, H. J. 39, 152
mutaatorgeen 58, 221
mutageen 53—58
mutantsus 60—66, 79, 106—108
mutatsioon 40
— dominantne 60
— geen- 41—43, 50, 54, 74, 75, 80
— genoom- 41, 45, 48, 50, 57
— generatiivne 41
— indutseeritud 52, 53
— kahjulik 62, 65—68, 107, 118, 119
— kasulik 65, 68, 118
— kromosoom- 41, 43, 50, 74, 75
— letaalne 62, 66
— poolletaalne 63
— retsessiivne 60, 74
— somaatiline 41
— spontaanne 52, 53, 57, 65
muutlikkus 25
— geograafiline 136—140
— individuaalne 19, 25, 26, 82, 97, 101, 130
— kombinatsiooniline 68, 70
— korrelatiivne 104
— mittepärilik 26
— määratlemata 20
— määratletud 20
— paralleelne 202
— pärilik 26, 40, 80
mäeteke 214

Nadson, G. A. 39
neoteenia 161
nukleotiid 27—30, 34—36, 41, 42, 54—56
nullsoomik 46

olelusvõitlus 17—24, 82—84, 88—90
Olenov, J. M. 57
ontogenees 18, 168, 230, 236

Pallas, P. S. 136
paralleelne evolutsioon 202
paralleelne muutlikkus 202
partenogenees 161
peloorsus 104, 139
plahvatuslik radiatsioon 185—188, 202, 209, 210
pleiotroopsus 104, 139
polüfüülia 173
polügeensus 60, 67, 114
polümeer 27
polümorfism 122—124, 158
polüploidsus 48, 54, 57, 75, 76, 159, 161
polüribosoom 34
Popov, M. G. 159
populatsioon 130—136, 242—245
populatsioonilained 135
preformism 168
progress 220—222, 236
progressiivne evolutsioon 215, 221
puhalehisus 60
põõsas-skeem 170, 172
pärilikkus 26
pärilikkuse informatsioon 34, 90
pärilik muutlikkus 26, 40, 80

raamat-skeem 173
rakutuum 27, 31, 48
rass 135, 159
— geograafiline 74, 135, 137
— ökoloogiline 135
rekombinatsioon 40, 70, 73, 79, 150
Rensch, B. 159, 184, 210, 220, 221
retsessiivne alleel 37, 60
retsessiivne mutatsioon 60, 74
retsessiivsus 37, 60, 66
ribosoom 34, 35
ribonukleiinhape (RNA) 27, 34—36, 56
— informatsiooni- (mRNA) 34, 35
— transport- (sRNA) 34, 36
ristumisbarjäär 130, 147, 152, 155—166
ruumiline isolaat 153—155

Schindewolf, O. 209, 223, 233
Schleiden, M. 6
Schmalhausen, I. I. 91, 118, 214, 215, 243
Schwann, T. 6
Severtsov, A. N. 220, 221, 230
Simpson, G. 108, 210, 237
Snyder, F. 87
somaatiline mutatsioon 41
Spencer, H. 168, 220
Spengler, O. 220
spetsialiseerumine 163, 188, 191—194, 200, 210
spontaanne mutatsioon 52, 53, 57, 65
stabiliseeriv valik 118, 125
Stadler, L. J. 39
Stebbins, G. L. 214
Sturtevant, A. H. 151
sugupuu 170, 171
suunav valik 119, 120
sümpatriline liigiteke 157—159
sünuus 244

Zavadski, K. M. 158, 159, 161

Tahtadžjan, A. E. 82, 161
tektooniline aktiivsus 214
tetraploid 48—50
tetrasoomik 46
Thoday, J. M. 158
transduktsioon 166
transformatsioon 166
translokatsioon 44, 45, 74
transport-ribonukleiinhape (sRNA) 34, 36
triplet 36
trisoomik 46, 47
tsentromeer 43, 44
tsütoplasma 34, 36
tsütosiin 27—30, 42
Tšetverikov, S. S. 67
tunnuste lahknemine 24
täidisõiesus 62
tööstuslik melanism 120, 121
tümiin 27—30, 42

uratsiil 55

vaba nišš 155
valik
— kunstlik 15
— looduslik 10—16, 22, 81, 91
— lõhestav 123, 158
— stabiliseeriv 118, 125
— suunav 119, 120

valikuline väärtus 101—104, 109, 111, 114, 126
valkude biosüntees 34
Vavilov, N. I. 202
Vernadski, V. I. 241
Vesalius, A. 6
viljastamine 70, 72, 107, 126
Virchow, R. 6
vitalism 196
de Vries, H. 106
väljasuremine 169, 222, 236—240, 243
Waddington, C. H. 105
Wallace, A. 16
Watson, J. D. 27
Weismann, A. 73, 106, 151
Whyte, L. 222
ökogeograafilised reeglid 139
ökoloogiline rass 135
ökotüüp 135, 136
üleasustus 82, 88
ülespetsialiseerumine 202

Sisukord

Sissejuhatuseks 5
1. Esimestest karjakasvatajatest Darwinini 9
2. Evolutsiooni toormaterjal 25
Mis on pärilikkus 26
Kuidas tekivad mutatsioonid 41
Kromosoomide tantsust ja geenide rändamisest . . . 68
Kunstnik või keemik? 73
3. Kõikidel ei ole ühepalju järeltulijaid 81
Iibe probleemist looduses 82
Olelusvõitlus ja geenid 88
Looduslik valik — evolutsiooni peakohtunik . . . 91
Looduslik valik — suur kombinaator 106
Loodusliku valiku vormid 116
Kui looduslik valik on liberaalne 125
4. Kuidas tekivad uued liigid 128
Mis on liik 129
Liigisisene muutlikkus 137
Liigid ja isolatsioon 140
Vestleme jälle geenidest 148
Kõik teed ei vii Rooma 153
Sümpatrilistest liikidest ja nende tekkimisest . . . 157
Kui palju aega kulub uue liigi tekkimiseks 160
Kui looduses ei oleks liike 164
5. Evolutsiooni peateed 167
Mis on evolutsioon 168
Plahvatused evolutsioonis 173
Rahuliku spetsialiseerumise perioodid 188
Evolutsiooniline harunemine ja looduslik valik . . . 209
Uute organisatsioonitüüpide teke — progressiivne evolutsioon 215
Progress, lahknemine ja väljasuremine 236
Lõpetuseks 241
Kirjandus 246
Register 247

X. Каллак. ОБ ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ. На эстонском языке. Художественное оформление У. Лийвамяги. Издательство «Валгус». Таллин, Пярнуское шоссе, 10.

Toimetaja M. Johanson. Kunstiline toimetaja A. Säde. Tehniline toimetaja M. Kukerman. Korrektorid T. Nahkur ja S. Vettik.

Laduda antud 14. X 1969. Trükkida antud 19. II 1970. Kohila Paberivabriku trükipaber nr. 2, 54×84/16. Trükipoognaid 15,75. Tingtrükipoognaid 13,23. Arvestuspoognaid 13,45. Trükiarv 3500. MB-02164. Tellimuse nr. 7044. Trükikoda «Kommunist», Tallinn, Pikk t. 2.

Hind 45 kop.

A
30484
5126039

