

Eliöiden liikkumisen ja evoluution satunnaiskulkuja

Otso Ovaskainen

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Helsingin yliopisto

Mitä yhteistä on seuraavilla tapahtumilla?

- Perhonen lenteli Etelä-Suomalaisessa perinnemaisemassa edestakaisin niityn yllä, etsi ehkä toukkien ravintokasvia, jolle voisi laskea munansa. Lopulta se lähti seuraamaan metsän ja niityn reunaa.

- Galapagos-saarilla evoluutio tuotti vuosituhansien aikana kullekin saarelle oman peippolajinsa Eri saarten peipot eroavat toisistaan nokan koon ja muodon perusteella.

Vastaus: Molempia tapahtumia voi kuvata matemaattisesti satunnaiskuluilla ja niitä approksimoivilla diffuusio-advektio -malleilla.

Tässä artikkelissa havainnollistan matematiikan tuomaa lisäarvoa ekologian ja evoluutiobiologian lainalaisuuksien ymmärtämiselle. Aihe on luonnollisesti poikkeuksellisen kiehtova, mutta yhtä lailla se on matemaatikolle haastava johtuen biologisten systeemien luonteesta. Luonnossa kaikki vaikuttaa kaikkeen, eliöiden ja niiden elinympäristötekijöiden muodostama vuorovaikutteinen verkko sisältää loputtoman määrän erilaisia tarinoita. Silti, niin yllättävää kuin se ehkä onkin, ekologian ja evoluution kuvaaminen onnistuu usein menestyksekkäästi hyvin yksinkertaisilla lähestymistavoilla, kuten satunnaiskävelyitä kuvaavilla stokastisilla malleilla. Alla kuvatut esimerkit puhukoot tämän kauniin ajatuksen puolesta.

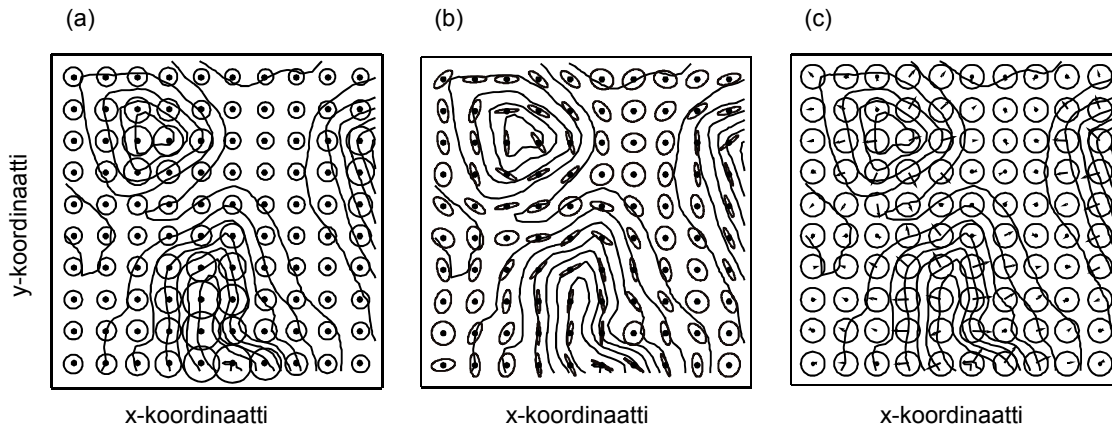
Otso Ovaskainen, TkT, toimii akatemitutkijana Helsingin yliopiston Viikin kampuksella osana **Iikka Hanskin** vetämää Metapopulaatio-biologian tutkimusryhmää. Vuonna 2008 Otso Ovaskaiselle myönnettiin arvostettu nuoren tutkijan ERC-tutkimusrahoitus.

Satunnaiskulun perusteista

Oletetaan että yksilotteisessa maailmassa asuva olio voi liikkua joko itään tai länteen. Olio lepää keskimäärin ajan τ ja ottaa sitten keskimäärin λ :n mittaisen askeleen. Askeleen suunta on satunnainen, eli olio siirtyy todennäköisyydellä 0.5 itään (paikasta x paikkaan $x + \lambda$ ja todennäköisyydellä 0.5 länteen (paikasta x paikkaan $x - \lambda$). Sitten yksilö taas lepää hetken ja jatkaa matkaansa. Merkitään ajan t harhailleen yksilön sijainnin todennäköisyystiheyttä muuttujalla $v(x, t; x_0)$, missä x on olion sijainti hetkellä t ja x_0 on se piste josta olio lähti liikkeelle hetkellä t_0 . Jos yksittäiset askeleet ovat pieniä ja niitä otetaan paljon, todennäköisyystiheyden v kehittymistä voidaan kuvata diffuusioyhtälöllä [1]

$$\frac{\partial v}{\partial t} = a \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}$$

missä $a = \lambda^2 / (2\tau)$ on diffuusiovakio. Yhtälön alkuarvo on $v(x, t_0; x_0) = \delta(x - x_0)$, missä Diracin delta $\delta(x - x_0)$ kertoo että hetkellä t_0 yksilö oli varmasti paikassa x_0 . Diffuusioyhtälön ratkaisu on normaalijakauman tiheysfunktio, jonka



Kuva 1. Eliön liikkumista kuvaavan diffuusio-advektiomallin (Yhtälö 1) graafisia esityksiä. Ellipsit kuvaavat diffuusiota, vektorit advektiota. Paneelit esittävät kolmea erilaista hypoteesia siitä miten eliö saattaisi liikkua suhteessa maiseman korkeusvaihteluun. Paneelissa (a) diffuusionopeus kasvaa korkeuden funktiona. Paneelissa (b) diffuusio on anisotrooppista siten, että eliöllä on taipumus seurata korkeuskäyriä. Paneelissa (c) mukana on advektiotermin, joka kuljettaa eliötä alamäkeen. Paneelien (a) ja (c) tapauksissa eliö viettää suuren osan ajastaan matalassa korkeudessa, paneelin (b) tapauksessa eliö päätyy viettämään erityisen runsaasti aikaa jyrkissä rinteissä.

odotusarvo pysyy paikassa x_0 , ja varianssi kasvaa ajan mukana lineaarisesti, $\sigma^2 = 2at$. Koska yksilö on aina varmasti jossain, tiheysfunktion integraali koko avaruuden yli säilyy, eli $\int_{-\infty}^{\infty} v(x, t; x_0) dx = 1$ kaikilla t :n arvoilla.

Kuvitellaan sitten että oliomme liikkuukin uimalla jokea pitkin, ja virtaava vesi kuljettaa sitä tasaisella nopeudella b kohti länttä. Olio itse ei tiedosta virtaa, vaan ui satunnaisesti vuoroin itään ja vuoroin länteen. Olio voi myös laskeutua pohjaan, todennäköisyydellä c per aikayksikkö, jolloin se jää loppuiäkseen paikoilleen. Nyt diffuusiomalli täydentyy virran mukana kulkeutumista kuvaavalla advektiotermeillä ja pysähtymisen mahdollisuutta kuvaavalla reaktiotermeillä,

$$\frac{\partial v}{\partial t} = a \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + b \frac{\partial v}{\partial x} - cv.$$

Ratkaisun integraali $\int_{-\infty}^{\infty} v(x, t; x_0) dx = e^{-ct}$ kertoo todennäköisyyden, jolla olio on vielä liikkeessä. Jos se on liikkeessä, sijaintia kuvaava todennäköisyystiheys on edelleen normaalijakauman tiheysfunktio, mutta nyt odotusarvo $E[x] = x_0 - b t$ siirtyy virran mukana

kohti länttä.

Yksiuolotteinen satunnaiskulku on helppo yleistää useampaan ulottuvuuteen. Ilman ja veden asukkien liikkumista voidaan kuvata 3-ulotteisella diffuusiolla, maan pinnalla kulkijoiden voi ajatella rajoittuvan kahteen ulottuvuuteen. d -ulotteisessa avaruudessa \mathbf{R}^d diffuusiokerto a on symmetrinen positiividefiniitti $d \times d$ matriisi, advektio \mathbf{b} on d -ulotteinen vektori, pysähtymistodennäköisyys c säilyy skalaarina. Yleisessä tapauksessa todennäköisyystiheys kehittyy kuten [2]

$$\frac{\partial v(\mathbf{x}, t; \mathbf{x}_0)}{\partial t} = \sum_{i,j=1}^d \frac{\partial^2}{\partial x_i \partial x_j} [a_{i,j}(\mathbf{x}) v(\mathbf{x}, t; \mathbf{x}_0)] + \sum_{i=1}^d \frac{\partial}{\partial x_i} [b_i(\mathbf{x}) v(\mathbf{x}, t; \mathbf{x}_0)] - c(\mathbf{x}) v(\mathbf{x}, t; \mathbf{x}_0). \quad (1)$$

Eliöiden liikkuminen matemaattisena ongelmana

Aku Anka ryhtyi vuonna 1953 ilmestyneessä sarjassa ”Kruuna vai klaava” höpsistiksi, ja antoi siis kolikon päättää kääntyykö seuraavasta kadunkulmasta oikealle vai vasemmalle. Höpsismi on aitoa satunnaiskulkua, jossa lähtöpistee-

seen mitatun etäisyyden neliö kasvaa lineaarisesti suhteessa käveltyjen kortteleiden lukumäärään [1]. Mutta oikeat ankat tai muutkaan eliöt tuskin tekevät liikkumispäätöksiään aivan näin kevyin perustein. Tai jos ovat joskus tehneet, luonnonvalinta (jota käsittelem seuraavassa jaksossa) on todennäköisesti karsinut näiden yksilöiden geenit pois kuljeksimasta.

Jotkut eliöt liikkuvat vain kerran elämässään (esim. useimmat kasvit), toiset ovat jatkuvasti liikkeessä. Liikkumisen motiivit ovat monet: ravinnon etsintä, parittelukumppanin etsintä, petojen välttely, oman reviirin etsiminen ja ylläpito, tai yleisemmin hengissä pysyminen ja lisääntyminen. Liikkumista tutkivalla biologilla on yleensä jonkinlainen ajatus liikkeen takana olevasta motivaatiosta tai syy-seuraussuhteesta Tämä oletamus voidaan kuvata vektorilla \mathbf{b} . Passiivisen virran mukana kulkeutumisen ohella \mathbf{b} :llä voi mallittaa eliön pyrkimystä liikkua pitkin gradienttia (esim. planktonia ravinnokseen käyttävä ui kohti suurempaa planktonitiheyttä), tai vaikkapa eliön taipumusta palata takaisin reviirilleen. Vektorin \mathbf{b} avulla voi myös mallittaa liikkumiselle ominaista autokorrelaatiota,

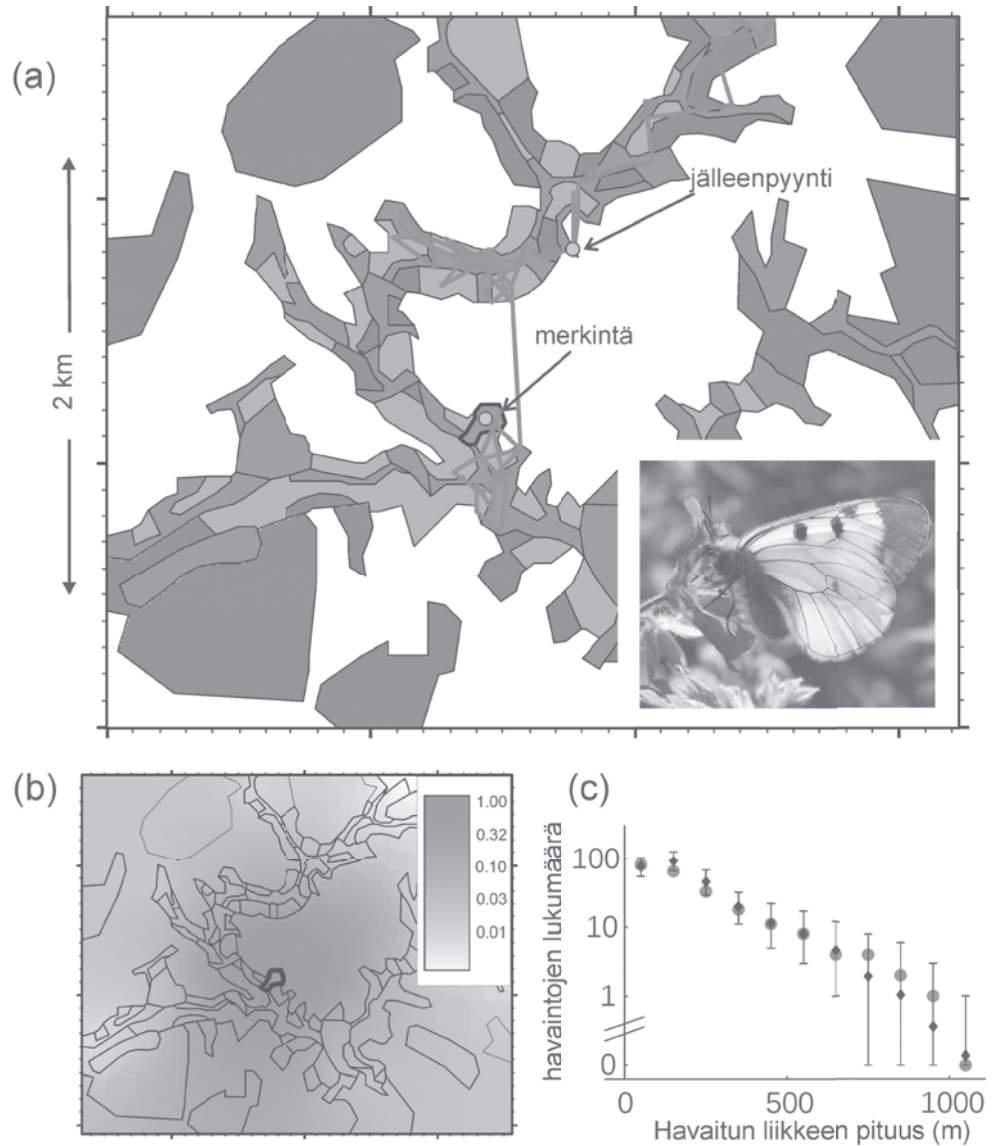
eli sitä, että eliön seuraava askel on keskimäärin samaan suuntaan kuin edellinen. Vektoriin **b** sisällytettyjen tekijöiden voidaan ajatella kuvaavan liikkeen odotusarvoa. Eliöiden aivoituksia ei kuitenkaan tunneta täydellisesti, eikä myöskään niitä ympäristön signaaleja, joiden mukaan eliöt suunnistavat, pystytään mitaamaan tarkasti. Niinpä liikerataan jää aina selittämättömää vaihtelua, jota voidaan kuvata diffuusioparametrilla **a**.

Mallilla (1) voidaan kuvata eliön liikkumista heterogeenisessä ympäristössä olettamalla että parametrien **a**, **b**, ja **c** arvot riippuvat siitä millainen elinympäristö (habitaatti) sen kulloisessakin paikassa **x** on (Kuva 1). Matriisia **a** voi kaksiulotteisessa tapauksessa havainnollistaa ellipsillä, joka vastaa seuraavan askeleen todennäköisyysjakauman 95 % kvanttilia. Yleensä diffuusio oletetaan isotrooppiseksi (Kuvat 1a, 1c), jolloin $\mathbf{a} = a \mathbf{I}$, missä a on liikkumisen nopeutta kuvaava vakio ja \mathbf{I} on $d \times d$ identiteettimatriisi. Joskus satunnaiskulku voi kuitenkin olla anisotrooppista, esimerkiksi tapauksessa jossa eläin mieluummin seuraa korkeuskäyrää kuin kulkee alaspäin tai ylöspäin (Kuva 1b). Vektori **b** puolestaan kertoo mihin suuntaan ja millä nopeudella eliön sijainnin odotusarvo siirtyy (Kuva 1c).

Maan päällä pysytellessämme me ihmiset elämme kaksiulotteisessa maailmassa, mutta teemme suuren osan liikkumisestamme yksiulotteisia teitä pitkin. Myös eläimet käyttävät

liikkumiskäytäviä, tai välttelevät ylittämästä yksi- tai kaksiulotteisia esteitä. Esimerkiksi myyrä saattaa seurailta ojanpiennarta, mutta ei lähde turhaan ylittämään leveää ojaa. Monilla eläimillä on lisäksi erityisiä käyttäytymispiirteitä habitaattityyppien välisillä reunoilla. Jos perhonen

sattuu lentämään sille mieluisalta kedolta vähemmän kiinnostavalle viljapellolle, se kääntyy todennäköisesti takaisin. Tällaiset käyttäytymispiirteet voi sisällyttää malliin (1) yksi- ja kaksiulotteisen diffuusion sekoituksena, tai erilaisina reunaehtoina [2]. Piennarta seuratessaan myyrä on



Kuva 2. Liikkumismallin (Yhtälö 1) yhdistäminen empiiriseen aineistoon. Paneeli (a) esittää pikkuapollipopulaation asuttamaa maisemaa Somerolla. Harmaan eri sävyt kuvastavat lajille sopivaa lisääntymisaluetta ja erilaisia metsiä ja peltoja. Viiva näyttää simuloitun reitin ja hypoteettisen merkintä- ja jälleenpyyntipisteen. Paneeli (b) esittää kuvan (a) maisemasta kerätyn merkintäjälleenpyyntiaineiston perusteella parametrisoidun mallin ennusteen. Harmaan värin intensiteetti kertoo sen todennäköisyyden, jolla tietyistä pisteistä liikkeelle lähtevä yksilö käy elinaikanaan tummalla ääri-viivalla rajatulla kedolla. Paneelissa (c) harmaat pallot perustuvat toisesta maisemasta kerättyyn riippumattomaan merkintä-jälleenpyyntiaineistoon, ja mustat luottamusvälit esittävät maisemasta (a) kerätystä aineistosta parametrisoidun diffuusiomallin ennustetta [3,5].

yskiulotteisessa moodissa. Jos oja on sille absoluuttinen este, muodostuu tästä heijastava reunaehto. Jos ojan voi ylittää pienellä todennäköisyydellä, muodostuu tästä puoliläpäisevä reunaehto, joka aiheuttaa hitautta todennäköisyystiheyden tasaantumiseen ojan yli.

Yhdistelemällä erilaisia komponentteja sinänsä yksinkertaisesta diffuusiomallista voidaan rakentaa hyvinkin kompleksi kuvaus eliön liikkumisesta. Tutkimuksen suurin haaste onkin mallien yhdistäminen todellisuuteen, eli mallien parametrisointi eliöiden liikkumisesta kerättyjen aineistojen perusteella [3]. Pienten eläinten (kuten perhosten ja muiden hyönteisten) liikkumisesta voidaan kerätä tietoa merkintä-jälleenpyynnin avulla, isompien eläinten liikkeistä kertyy kiihtyvällä tahdilla satelliittipaikannusdataa. Liikemalli voidaan parametrisoida yhdistämällä siihen havaintomalli, joka kertoo millä menetelmällä ja intensiteetillä aineisto on kerätty [3]. Merkintä-jälleenpyynnissä kunkin yksilön liikkumasta reitistä saadaan yleensä vain muutama havainto (Kuva 2), mutta aineistossa voi olla tietoa sadoista yksilöistä, jolloin parametrien tilastollinen estimointi on mahdollista. Saatujen havaintojen todennäköisyys voidaan laskea asetamalla alkuehdoksi $\delta(\mathbf{x}_0)$, missä \mathbf{x}_0 on yksilön merkitsemispiste, ja integroimalla todennäköisyystiheys $\nu(\mathbf{x}, t; \mathbf{x}_0)$ sen alueen ylitse, jossa jälleenpyyntiä hetkellä t yritettiin. Merkintä-jälleenpyynnin tapauksessa havaintomalli kertoo todennäköisyyden, jolla yksilö havaittaisiin sillä ehdolla, että se todella olisi etsityllä alueella. Heterogeenisessä maisemassa todennäköisyystiheyttä $\nu(\mathbf{x}, t; \mathbf{x}_0)$ ei voi ratkaista suljetussa muodossa, mutta sen voi laskea numeerisesti esimerkiksi elementtimenetelmällä [2]. Liikkumismallin ja havaintomallin parametrit voi tällöin estimoida suurimman uskottavuuden menetelmällä tai Bayesin menetelmällä [4]. Diffuusiomallit ovat osoittautuneet

melko hyväksi kuvauksiksi ainakin perhosten liikkumisesta. Pikkuapolon liikkumisesta tekemässämme tutkimuksessa [5] estimoimme parametrit tietyistä maisemasta kerätystä merkintä-jälleenpyyntiaineistosta, ja osoitimme että malli kykeni ennustamaan pehosen liikkumista rakenteellisesti erilaisessa maisemassa (Kuva 2).

Luonnonvalinta ja geneettinen satunnaisajautuminen

Darwinin keskeinen oivallus oli se, että luonnonvalinta muuttaa populaatioiden ja lajien ominaisuuksia pikkuhiljaa paremmin niiden ympäristöön sopeutuneiksi. Galapagos-saarten peippojen (Darwinin peipot) nokan muodon ja koon vaihtelu on seurasta peippojen erikoistumisesta eri saarilla esiintyviin ravintolähteisiin. Siementen syötiin tarvitaan jyrkävä nokka, hyönteisten pyydystämiseen soveltuu kapeampi. Yksilöt jotka ovat erityisen hyviä pysymään hengissä ja lisääntymään siirtävät omia geenejään seuraavaan sukupolveen paremmin kuin huonommin menestyvät yksilöt. Jos ravinnosta ja tilasta ei olisi pulaa, kaikkien eliölajien yksilöiden lukumäärä kasvaisi eksponentiaalisesti sukupolvien määrän funktiona. Koska näin ei voi äärellisessä maailmassa tapahtua, käydään luonnossa resursseista jatkuvaa kamppailua, ja pienetkin erot yksilöiden ominaisuuksissa voivat johtaa evoluution kannalta merkittäviin eroihin niiden lisääntymismenestyksessä.

Yksilöiden välinen vaihtelu toimii evoluution raakamateriaalina. Tietyn ominaisuuden (esim. nokan koko) vaihtelua voidaan mitata kyseisen muuttujan varianssilla. Useamman ominaisuuden (esim. nokan koko ja muoto, jälkimmäinen sopivasti parametrisoituna) vaihtelua voidaan kuvata varianssi-kovarianssimatriisilla \mathbf{P} . Matriisin \mathbf{P} diagonaalielementit kertovat kunkin yksittäisen ominaisuuden varianssin, diagonaalin ulkopuoliset elementit kunkin ominaisuusparin kovarianssin. Kuten

tunnettua, olemme geeniemme ja ympäristömme vaikutuksen summa. Fenotyyppin eli ilmiäsuun vaihtelua kuvaavan matriisin \mathbf{P} voikin kirjoittaa summana $\mathbf{P}=\mathbf{G}+\mathbf{E}$, missä \mathbf{G} on geenien ja \mathbf{E} ympäristön osuus yksilöiden välisestä vaihtelusta. Geeneillä ja ympäristöllä voi olla myös yhteisvaikutusta, ja sekä geneettisen että ympäristön osuuden voi pilkkoa edelleen erilaisiin osatekijöihin. Jätetään nämä monimutkaistukset kuitenkin tämän tarkastelun ulkopuolelle.

Luonnonvalinta ei osaa erotella geenien ja ympäristön vaikutusta toisistaan, vaan arvioi yksilöitä niiden ilmiäsuun perusteella. Jos yksin geenit määräisivät ilmiäsuun, luonnonvalinnan vaikutuksesta populaation keskimääräisen ilmiäsuun muutos yhdessä sukupolvessa olisi [6]

$$\mathbf{s} = \bar{W}^{-1} \int \mathbf{z}p(\mathbf{z})W(\mathbf{z})d\mathbf{z} - \bar{\mathbf{z}}.$$

Tässä yhtälössä $W(\mathbf{z})$ on ilmiäsuun \mathbf{z} omaavan yksilön kelpoisuus (määriteltynä esim. sen tuottamien jälkeläisten lukumääränä), $p(\mathbf{z})$ on populaatioissa esiintyvien ilmiäsuujen jakauma, ja yläviiva $\bar{\cdot}$ merkitsee populaation yli laskettua keskiarvoa. Ilmiäsuun vaikuttaa geenien lisäksi myös ympäristö, ja valinnan vaikutus siirtyy seuraavaan sukupolveen vain siltä osin kuin ominaisuus on periytyvä. Tästä syystä keskiarvon $\bar{\mathbf{z}}$ muutoksen odotusarvo yhden sukupolven yli on $E[\Delta\bar{\mathbf{z}}] = \mathbf{P}^{-1}\mathbf{G}\mathbf{s}$, missä matriisi $\mathbf{P}^{-1}\mathbf{G}$ mittaa yksittäisten ominaisuuksien periytyvyyden astetta sekä geneettisten korrelaatioiden vaikutusta periytyvyyteen.

Evoluutio ei pysähtyisi vaikka luonnonvalinnalta kohtelisi kaikkia tasapuolisesti, eli vaikka kaikkien yksilöiden kelpoisuus olisi tarkalleen sama. Tämä johtuu siitä, että seuraavan sukupolven perimät geenit ovat otos niistä geeneistä jotka olivat edustettuina edellisessä sukupolvessa. Tällaisen geneettisen satunnaisajautumisen merkitys on erityisen suuri pienissä populaatioissa. Satunnaisuuden aiheuttama

Taulukko 1. Yhteinen matemaattinen viitekehys muodostaa analogian yhden eliön liikkumisen ja populaation keskimääräisen ominaisuuden evoluution välille.

Matematiikka	Liikkuva yksilö	Evoluutio
satunnaismuuttuja x	yksilön sijainti	populaation keskimääräinen ominaisuus
todennäköisyystiheys $v(x, t; x_0)$	yksilön sijainnin todennäköisyysjakauma hetkellä t	populaation keskimääräisen ominaisuuden todennäköisyysjakauma hetkellä t
ensimmäinen spatiaalinen osittaisderivaatta $\partial v / \partial x$	tiettyyn suuntaan kulkeminen	luonnonvalinta
toinen spatiaalinen osittaisderivaatta $\partial^2 v / \partial x^2$	satunnaiskulku	geneettinen ajautuminen

varianssi seuraavaan sukupolveen on $E[\Delta\bar{z}(\Delta\bar{z})^T] = \mathbf{G} / N_e$, missä N_e on efektiivinen populaatiokoko [6]. Efektiivinen populaatiokoko on yleensä pienempi kuin todellinen populaatiokoko mm. siksi, että yksilöiden välisessä lisääntymismenestyksessä on eroja.

Yhdistämällä luonnonvalinnan ja geneettisen satunnaisajautumisen vaikutukset saadaan populaation ominaisuuksien keskiarvon $\mathbf{x} = \bar{\mathbf{z}}$ todennäköisyystiheyden $v(\mathbf{x}, t; \mathbf{x}_0)$ evoluutiolle malli

$$\frac{\partial v(\mathbf{x}, t; \mathbf{x}_0)}{\partial t} = \sum_{i,j}^d \frac{\partial^2}{\partial x_i \partial x_j} [G_{ij}(\mathbf{x})v(\mathbf{x}, t; \mathbf{x}_0)] + \sum_{i=1}^d \frac{\partial}{\partial x_i} [(\mathbf{P}^{-1}\mathbf{G}\mathbf{s})_i(\mathbf{x})v(\mathbf{x}, t; \mathbf{x}_0)] \quad (2)$$

missä dimensio d on tarkasteltavien ominaisuuksien lukumäärä.

Myös evoluution tapauksessa tutkimuksen yksi suurimmista haasteista on teorian kytkeminen empiirisiin aineistoihin. Mallin (2) parametreista fenotyypin vaihtelun matriisi \mathbf{P} on yleensä helppo mitata, samoin populaation keskiarvo \mathbf{x} . Geneettisen vaihtelun matriisi \mathbf{G} voidaan mitata esimerkiksi risteyttämällä yksilöitä laboratorio-olosuhteissa, tai mittaamalla luonnonpopulaation yksilöiden ominaisuuksia useamman sukupolven ajan ja selvittämällä yksilöiden

sukulaisuussuhteet [7]. Periytyvyysaste on sitä suurempi mitä enemmän sukulaiset muistuttavat toisiaan.

Yhtälön (2) avulla voidaan arvioida kuinka voimakas ja minkä suuntainen valintapaine on johtanut yhteistä alkuperää olevien populaatioiden erilaistumiseen. Nollahypoteesina voidaan pitää oletusta jonka mukaan populaatiot olisivat erilaistuneet toisistaan vain geneettisen satunnaisajautumisen tuloksena. Evoluution mallintamista mutkistaa se, että geneettinen ja fenotyypin varianssi-kovarianssimatriisi (\mathbf{G} ja \mathbf{P}) sekä valintapaine \mathbf{s} saattavat riippua populaation sen hetkisestä tilasta \mathbf{x} (Yhtälö 2). Geneettistä vaihtelua mittaava \mathbf{G} matriisi riippuu vaihtelua lisäävien mutaatioiden ja sitä poistavien fixaatioiden tasapainosta. Matriisin \mathbf{G} evoluutioon vaikuttavat sekä luonnonvalinta että geneettinen satunnaisajautuminen [8].

Liikkumisen ja evoluution analogiasta

Koska sekä eliöiden liikkumista (Yhtälö 1) että populaatioiden evoluutiota (Yhtälö 2) voi tarkastella samalla matemaattisella mallilla, on kiintoisaa verrata näiden kahden ilmiön tulkintaa (Taulukko 1). Populaation kohdistuva valintapaine vastaa

liikkeellä olevan yksilön pyrkimystä tiettyä suuntaa kohti. Populaation geneettinen satunnaisajautuminen vastaa puolestaan liikkuvan yksilön satunnaiskulkua. Luonnonvalinta voi olla suuntaavaa, jolloin se suosii yhtä ääripäätä, esimerkiksi aina populaation suurimpia yksilöitä. Tällainen valinta kuljettaa populaatiota koko ajan samaan suuntaan, kuten tasaisesti puhaltava tuuli kuljettaa voikukan siementä. Tasapainottava valinta puolestaan suosii sellaista ääripäiden väliin asettuvaa muotoa, joka on parhaiten sopeutunut juuri omaan ympäristöönsä (ESS; evolutionary stable strategy). Tasapainosta pois ajautunut populaatio pyrkii palaamaan takaisin evoluutiomaisemansa korkeimmalle huipulle kuten elinpiiriltään harhautunut eläin palaa takaisin reviirilleen.

Liikkumisen evoluutiosta

Yksi empiirisen ja teoreettisen evoluutiobiologian kestoosiokeista on liikkumisen evoluution tutkiminen. Edellisen perusteella tätä ilmiötä voidaan mallittaa kaksinkertaisella diffuusio- ja kulkemalla. Kukin yksilö liikkuu Yhtälön (1) mukaisesti, ja kullakin yksilöllä on sille ominaista liikkumisaktiivisuutta mittaava diffusiovakionsa. Populaation diffusiovakioiden keskiarvon evoluutio

noudattaa puolestaan Yhtälöä (2). Liikkumista lisääviä valintapaineita syntyy mm. ravinnosta käytävän kilpailumisen välttämisestä, sukusiitoksen aiheuttaman kelpoisuuden vähentymisen välttämisestä, sekä elinympäristön laadun ajallisesta vaihtelusta. Liikkumista vähentäviä valintapaineita aiheutuu puolestaan mm. liikkumiseen kuluvan energian minimoinnista, sekä erityisesti vain kerran liikkuvilla eliöillä siitä, että yksilön syntypaikan ja sen lähiympäristön laatu on yleensä satunnaisen sijainnin laatua parempi.

Kiitokset: Kiitän **Juho Pennasta** liikkumisen ja evoluution mallinnusta koskevista keskusteluista ja tämän tekstin kommentoinnista.

Viitteet

1. Turchin, P., *Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population redistribution in animals and plants*. 1998, Massachusetts, USA: Sinauer Associates, Sunderland.

2. Ovaskainen, O., *Analytical and numerical tools for diffusion-based movement models*. *Theoretical Population Biology*, 2008. **73**(2): p. 198–211.

3. Patterson, T.A., et al., *State-space models of individual animal movement*. *Trends in Ecology & Evolution*, 2008. **23**(2): p. 87–94.

4. Ovaskainen, O., et al., *Bayesian methods for analyzing movements in heterogeneous landscapes from mark-recapture data*. *Ecology*, 2008. **89**: p. 542–554.

5. Ovaskainen, O., et al., *An empirical test of a diffusion model: predicting clouded apollo movements in a novel environment*. *American Naturalist*, 2008(171): p. 610–619.

6. Lande, R., *Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain:body size allometry*. *Evolution*, 1979. **33**(1): p. 402–416.

7. Ovaskainen, O., J.M. Cano, and J. Merilä, *A Bayesian framework for comparative quantitative genetics*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B Biological Sciences*, 2008. **275**: p. 669–678.

8. Steppan, S.J., P.C. Phillips, and D. Houle, *Comparative quantitative genetics: evolution of the G matrix*. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002. **17**(7): p. 320–327.