

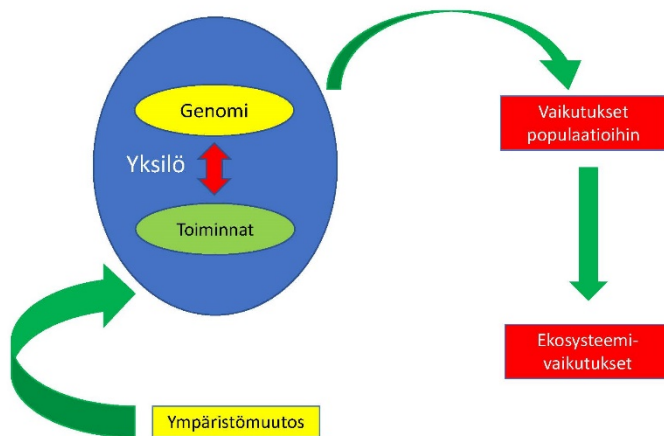
Biologia perustuu toimintoihin, joten ympäristömuutoksien biologiset vaikutukset voi ymmärtää vain, kun toiminnotkin selvitetään

Mikko Nikinmaa, Biologian laitos, 20014 Turun yliopisto

sähköposti: miknik@utu.fi

1. Johdanto

Biologia on oppi elämästä. Elollisen luonnon erottaa kivikunnasta toiminta. Vaikka murikalla olisi täsmälleen samat DNA- ja proteiinimolekyylit kuin eliöllä, ilman toimintaa se olisi vain kivi. Lisääntyminen, liikkuminen, syöminen, yhteytys, hengitys – kaikki ne ovat toimintoja. Biologian peruspilari on evoluutio, minkä ansiosta on syntynyt nykyinen biologinen lajikirjo – monimuotoisuus. Evoluutio on eliöiden perinnöllisten ominaisuuksien muutos sukupolvien saatossa. Jotta evoluutiota voisi olla, eliöiden on lisääntyttävä. Kun eliöt lisääntyvät, muuntuvat ja lajiutuvat, ne muodostavat yhteisöjä. Eliöiden vuorovaikutuksia toistensa sekä niitä ympäröivän elottoman ympäristön kanssa selvittää ekologia. Kaikki vuorovaikutukset niin elollisen kuin elottoman ympäristön kanssa perustuvat toimintoihin: linnun muutto on suunnistusta eli aivotointoja ja energetiikkaa, peto-saalissuhteet ovat pakoreaktioita ja saalistusta eli aistintoimintoja ja lihaksen fysiologiaa, käyttäytymisen takana ovat monimutkaiset hermoverkot, selviäminen eri lämpötiloissa perustuu pitkälti sydämen ja verenkierron toimintaan, sopeutuminen vähähappiseen ympäristöön riippuu hengityksen ominaisuuksista ja hapenkulutuksesta jne. Mutta vaikka niin evoluutio kuin ekologiset vuorovaikutukset ovat mahdollisia vain eliöiden toimintojen tuloksena, toimintoja tutkiva biologian ala, fysiologia, on jäänyt pahasti paitsioon. Kuva 1 antaa periaatteellisella tasolla eri biologian alojen riippuvuuden toiminnasta. Tässä kirjoituksessa käsittelen sitä, miten eläinten vasteita ja sopeutumia muuttuvaan ympäristöön voi selvittää vain eläinfysiologiaa kunnolla ymmärtäen. En käsittele kasvien ja mikro-organismien fysiologiaa, vaikka niitä koskevat maailmanlaajuisesti suurelta osin samat näkyvyysongelmat kuin eläinfysiologiaa, koska aloilla on paljon minua asiantuntevampia tutkijoita.



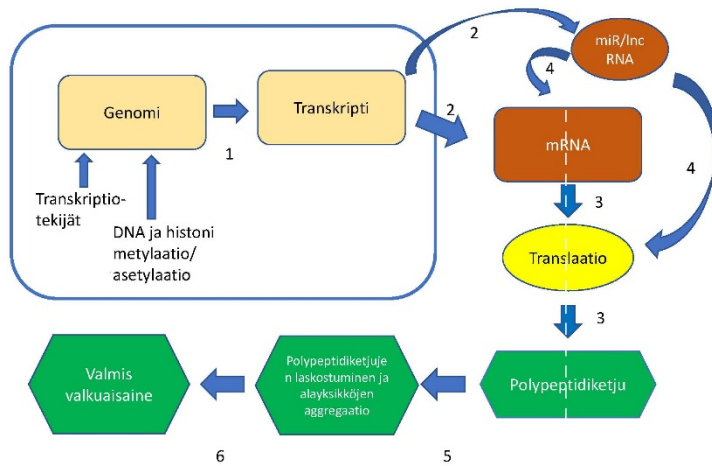
Kuva 1. Ympäristömuutoksien vaikutusreitti. Ympäristön muuttuminen vaikuttaa suoraan joko yksilöiden perimään tai toimintaan. Jos vaikutus on genomiin, populaatio- ja ekosysteemivaikutuksia on vain, jos yksilön tai sen jälkeläisten toiminta muuttuu kelpoisuutta muuttavasti. Yksilön (ja sen jälkeläisten) toiminnan muutokset heijastuvat populaatiotasolle ja populaatioiden muutokset näkyvät ekosysteemin muutoksina.

2. Geenien ilmeneminen: mihin ympäristömuutokset voivat vaikuttaa?

Kuvassa 2 on esitetty geenien ilmenemisen eri vaiheet. Solujen ja eläinten rakentumiseen tarvittava informaatio sisältyy tumassa olevaan DNA:han. Vain pari prosenttia DNA:sta on solujen valkuaisaineita koodaavia geenejä. Aluksi ajateltiin, että loppu DNA olisi vain turhaa jätettä, mutta parin viime vuosikymmenen aikana on selvinnyt, että se tuottaa mikroRNA:ita (miR), lncRNA:ita (long non-coding RNA) ja sisältää geenien säätelyalueita, jotka määräävät geenien ilmenemisen aktiivisuuden aiheuttaen suurelta osin esimerkiksi sen, että eri solutyypin valkuaisaineet poikkeavat merkittävästi toisistaan.

Ensimmäisessä vaiheessa geenien ilmenemisestä se luetaan. Luennan (transkription) tehokkuuteen vaikuttavat mm. epigeneettiset ja transkriptiotekijät, valkuaisaineet, jotka sitoutuvat geenien säätelyalueille (promoter ja enhancer). Ympäristömuutoksiin liittyen eniten on tutkittu Ah-reseptoria, hypoksian indusoimaa tekijää (HIF) ja lämpöshokkitekijää (HSF), mutta transkriptiotekijät säätelevät myös

rytmiikkaa sekä metallipitoisuuksista ja hapetus/pelkistys-tasapainosta riippuvia genejä. Tässä geenien ilmenemisen ensimmäisessä vaiheessa fysiologiaa ja genetiikkaa on vaikea erottaa toisistaan, koska solufysiologiset säätelymekanismit vaikuttavat geenien luentaan. Fysiologian ja genetiikan erottaminen on vaikeaa muissakin geeniekspression vaiheissa.



Kuva 2. Geenien ilmenemisen vaiheet. Aluksi genomien geenit luetaan ja syntyy esi-mRNA (transkripti; 1). Luennan tehokkuutta säätelevät transkriptiotekijät ja epigeneettiset tekijät (DNA- ja histonimetylaatio ja asetylaatio). Transkripti siirtyy tumasta solulimaan valmiina lähettiRNA:na (mRNA) tai mikroRNA:na (miR) ja lnc RNA:na (2). Soluliman ribosomeissa mRNA:n informaatio käännetään polypeptidiketjuksi (translaatio; 3). MiR ja lncRNA voivat vaikuttaa translaation tehokkuuteen joko suoraan tai vaikuttamalla mRNA:n pysyvyyteen (4). Polypeptidiketju laskostuu oikeaan avaruudelliseen muotoonsa ja useiden valkuaisaineiden alayksiköt kerääntyvät yhteen (5) muodostaen lopullisen toiminnallisen geenituotteen, valmiin valkuaisaineen (6).

Geeniluennassa syntyy esi-mRNA, joka sisältää sekä eksonit että intronit. Näistä intronit silmukoidaan pois, joten lopullinen mRNA muodostuu vain eksonista. Sama geeni voi tuottaa useita valkuaisaineita vaihtoehdoisen silmukoinnin avulla, siinä intronien lisäksi myös eri eksonia poistetaan mRNA:sta. Silmukointi tapahtuu tumassa, minkä jälkeen transkripti siirtyy solulimaan valmiina lähetti RNA:na (mRNA).

Solulimassa mRNA:n sisältämä informaatio käännetään valkuaisaineeksi (translaatio). Translaatiota säätelevät esimerkiksi miR:t ja lncRNA:t ja ne voivat vaikuttaa joko mRNA:n pysyvyyteen tai itse translaation tehokkuuteen. Ympäristömyrkyt ja abioottiset ympäristötekijät voivat vaikuttaa translaatioon joko suoraan translaation tehokkuutta muuttamalla tai epäsuorasti miR tai lncRNA toimintaan vaikuttaen. Seuraavassa vaiheessa tapahtuu valkuaisaineen laskostuminen ja alayksikköjen yhdistyminen toiminnalliseen muotoon. Vasta tällöin on geeni ilmentynyt. Ympäristömuutokset voivat vaikuttaa tähän samoin kuin valmiin valkuaisaineen pysyvyyteen.

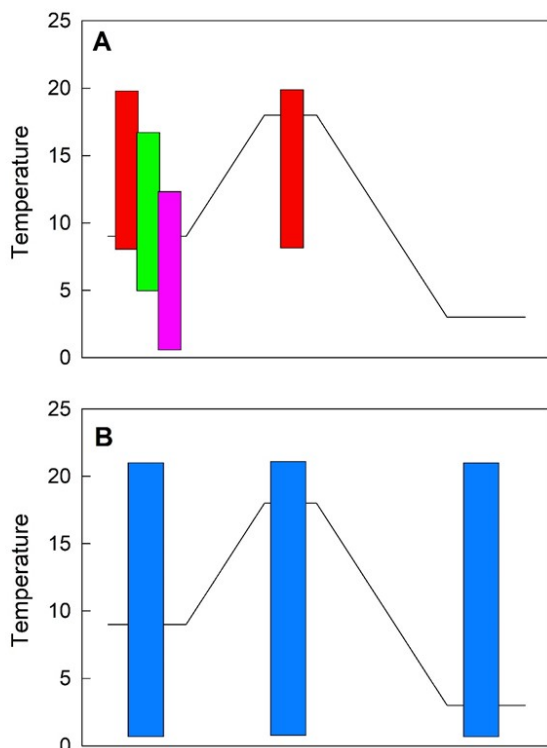
Lopuksi ympäristömuutokset ja -myrkyt voivat vaikuttaa valmiin valkuaisainemolekyylin aktiivisuuteen. Mikäli ympäristömuutos vaikuttaa molekyylin toimintaan, eläinsolu voi reagoida tähän geeniluennan ja sitä seuraavan valkuaisainetuotannon muutoksilla. Tällöin on mahdollista, että kun esimerkiksi entsyymiaktiivisuus laskee ympäristömuutoksen vaikutuksesta, geeniluenta kiihtyy ja mRNA taso nousee.

Usein on tullut tavaksi mitata mRNA:n määrä ja tehdä tästä johtopäätöksiä siitä, miten ympäristömuutos vaikuttaa eläimen toimintaan. Koska kaikki toiminnat perustuvat valkuaisaineiden ominaisuuksiin ja koska mRNA-tason jälkeen geenien ilmenemisessä voi tapahtua merkittävää säätelyä, tämä voi tuottaa aivan väärä tulkintoja, jos itse toimintoja ei mitata. Proteiini- ja mRNA-määrien muutoksien korrelaatio vaihtelee valkuaisaineesta riippuen täydestä riippumattomuudesta tiukkaan yhteyteen (Nikinmaa and Rytönen, 2011, Nikinmaa, 2014, Schwanhauser et al., 2011, Greenbaum et al., 2003). Menetelmien kehittyminen on johtanut mRNA-määrän valittavan yleiseen käyttöön toimintojen kuvaajina: steady-state mRNA-määrä voidaan selvittää koko genomista RNA-sekvensoinnilla (tai aiemmin geenilastuilla) ja yksittäisten geenien tai pienten geenijoukkojen osalta kvantitatiivisen PCR:n avulla. Nykyisin myös jopa tuhansien proteiinien esiintyminen ja määrä voidaan mitata yhdestä näytteestä (Kang et al., 2019). Sen sijaan vain muutaman valkuaisaineiden toimintaa voidaan edelleenkin mitata yhtäaikaaisesti. Lisäksi useat toimintojen mittaukset

integroivat monien geenien toiminnan ja samaan lopputulokseen voivat johtaa useat eri reitit (Nikinmaa and Waser, 2007). Esimerkiksi usein ympäristömuutoksien yhteydessä mitattava hapenkulutus riippuu satojen tai jopa tuhansien geenituotteiden toiminnasta, joten sen ja yhden geenin luennan yhteyden löytäminen on sangen epätodennäköistä.

3. Yksilöiden välinen vaihtelu: merkittävä tekijä ympäristövasteissa

Jokaisen populaation yksilöiden ominaisuudet vaihtelevat. Perinteisesti tämän on ajateltu johtuvan populaation eri yksilöiden geneettisestä erilaisuudesta. Ympäristömuutoksiin sopeutumisen ja populaation geneettisen koostumuksen välillä onkin osoitettu olevan selvä yhteys (Powers et al., 1991). Yleensä ympäristömuutokset vähentävät populaatioiden geneettistä monimuotoisuutta. Viime vuosikymmenien aikana on kuitenkin tullut selväksi, että yksittäisen genotyypinkin yksilöiden välillä on vaihtelua, fenotyypistä plastisuutta, joka on tärkeää evoluution kannalta (Thompson, 1991). Klonaalisia eläimiä (jotkut kalat, vesikirppu; populaation kaikkien eläinten genomi on täsmälleen sama) käyttäen on osoitettu, että fenotyypillisellä plastisuudella voi olla merkittävä osuus ympäristösopeutumisessa (Nikinmaa and Anttila, 2019, Nikinmaa et al., 2019). Itse asiassa, kuten Kuva 3 osoittaa, saman genotyypin suuri fenotyypinen vaihtelu on parempi strategia selviytymiselle vaihtelevissa ympäristöoloissa kuin samansuuruisen vaihteluun alkuoloissa johtava geneettinen monimuotoisuus.



Kuva 3. Hypoteettinen kuva lämpötilamuutoksista selviämistä, jos eläinpopulaatiossa esiintyvä vaihtelu on suurelta osin eri genotyyppien esiintymiseen perustuvaa (A) tai jos se johtuu yhden genotyypin fenotyypisestä plastisuudesta (B). A. Kaikki kolme genotyyppiä, joista populaatio koostuu, pystyvät selviytymään ja lisääntymään alkuperäisessä lämpötilassa (9°C), mutta kun lämpötila nousee 18°C:een vain yksi genotyyppi säilyy elossa. Lämpötilan laskiessa 3°C:een, tämä genotyyppi ei pysty lisääntymään, jolloin laji kokonaan katoaa. B. Kun eläimen yhden genotyypin fenotyypinen plastisuus on suurta, se selviää jokaisessa lämpötilassa, joten lajilla on elinvoimainen populaatio kaikkien lämpötilamuutosten jälkeen.

Yksilöiden välistä vaihtelua samalla genotyypillä aiheuttavat ainakin kehityksenaikaisten ympäristöolosuhteiden erilaisuus, maternaaliset tekijät, joina pidän emosta munasoluun erittyviä kasvutekijöitä, hormoneja ym., ja epigeneettiset tekijät, jotka mielestäni ovat sukupolvien väliset erot

geeniluennassa, RNA-käsittelyssä tai translaatiossa ja jotka eivät johdu emon hedelmöittyneeseen munasoluun erittämistä tekijöistä. Se, miten nämä tekijät vaikuttavat vaihteluun, ymmärretään tällä hetkellä huonosti. Huonosti on selvillä myös se, missä määrin fenotyypin vaihtelu riippuu eliön geneettisestä pohjasta. Näihin puutteisiin on pääasiallisena syynä se, että toimintojen tutkimus on jäänyt vähälle huomiolle. Hyvin vähän on tutkittu esimerkiksi sitä, miten eläimen kehityksen aikana kokema lämpötila tai happipitoisuus heijastuu aikuisen eläimen toimintoihin kuten energiankulutukseen.

Riippumatta siitä, millä mekanismilla samanlaisen genomien omaavien eläinten vaihtelu syntyy, sen olemassaolo merkitsee sitä, että ympäristömuutoksien vaikutuksia ei voida kunnolla selvittää ilman toiminnan mittauksia. Toiminnalliset tekijät kun voivat reagoida ympäristömuutokseen, vaikka geneettisiä eroja eläinten välillä ei olisikaan.

4. Lajien väliset erot

Perinteisesti lajit on eroteltu morfologisten ominaisuuksien perusteella. Vaikka tämä onnistuukin useimmissa tapauksissa, on viimeaikainen molekyyli-systematiikan kehittyminen johtanut siihen, että molekyyli-menetelmin on löydetty lajeja, joita perinteisen systematiikan keinoin ei voi erottaa. Usein näiden kryptisten lajien elinvaatimukset poikkeavat huomattavasti. Esimerkiksi Itämeren pohjassa elävien *Marenzelleria*-monisukaismatolajien erottaminen toisistaan on lähes mahdotonta morfologisten ominaisuuksien perusteella, mutta onnistuu helposti DNA-barcodingin avulla. Lajien välillä on myös merkittävä ero suolapitoisuuden siedossa (Blank et al., 2004). Koska olosuhteiden sietoero voi estää lajien lisääntymisen keskenään (lisääntymisisolaatio), tulisi tämänkaltaisten toimintojen ero ottaa yhdeksi lajimäärittelyn perusteeksi – se voi olla yhtä tärkeä kuin helposti havaittavat morfologiset erot (Nikinmaa and Gotting, 2015)

Kryptisten lajien toiminnallisilla eroilla voi olla suuri merkitys ympäristön tilan arvioinnissa. Arvioinnissa käytetään usein hyväksi yhteisöjen lajikoostumuksen ja lajien yleisyyden selvittelyä. Mikäli yhteisön merkittävä laji on oikeasti kryptinen (ja onkin kaksi toisistaan hankalasti erotettavaa lajia, joista esimerkiksi toinen sietää alhaista happipitoisuutta hyvin ja toinen huonosti), happipitoisuuden lasku ei näytä heikentävän morfologisesti tunnistettavan lajin esiintymistä lainkaan, vaikka molekyyli-systematiikan keinoin voitaisiin osoittaa yhden lajin häipyneen pois ja toisen tulleen tilalle (Nikinmaa and Gotting, 2015).

5. Esimerkkejä ympäristömuutoksista, joiden vaikutusten selvittämisessä eläinten toiminnan tunteminen on ratkaisevaa

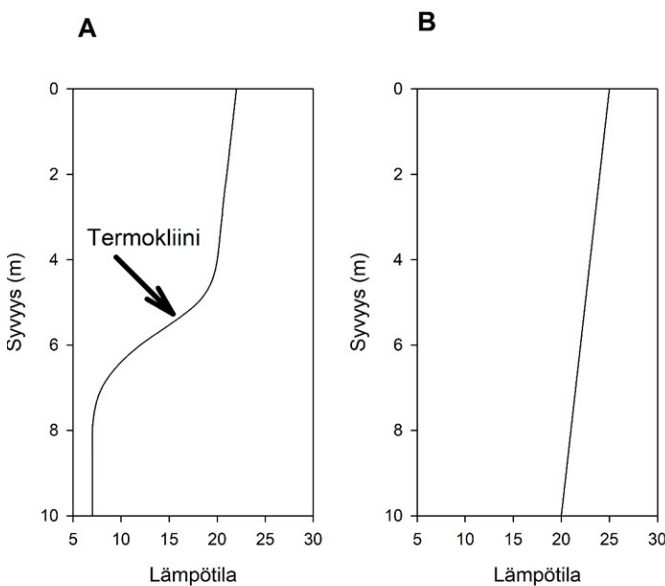
Koska lajikoostumus, yksilöiden välinen vaihtelu sekä geenien ilmeneminen voivat muuttua ympäristömuutoksien vaikutuksesta ja kaikissa voi perinteisten geneettisten ja systematiikan näkökulmien lisäksi olla toiminnallinen osa, joka jäisi näkymättä ilman toiminnallisia mittauksia ja ymmärrystä niistä, esitän jäljempänä muutaman esimerkin ajankohtaisista ympäristömuutoksista ja siitä, miten ekologiset ilmiöt selittyvät toiminnallisilla muutoksilla. Esimerkkini ovat kaloista, joiden ympäristösopeutumia olen tutkinut yli 40 vuotta.

5.1. Lämpötilamuutokset

Muutaman viime vuosikymmenen aikana veden lämpötila on noussut koko maapallolla, mutta erityisen paljon lauhkealla ja varsinkin arktisella vyöhykkeellä. Kaikki elintoiminat riippuvat lämpötilasta. Vaihtolämpöisten eläinten hapenkulutus kasvaa lämpötilan noustessa ja lämpötilamuutosten sieto ja niihin sopeutuminen perustuvat ennen kaikkea toisaalta eläimen kykyyn kuljettaa happea kudoksiin ja toisaalta kudosten hapenkulutukseen. Siispä sydämen ja verenkierron toiminta ja veren hapenkuljetuskyky ovat ratkaisevassa asemassa (Anttila et al., 2015, Portner and Peck, 2010, Nikinmaa, 1981). Ehkä suurimpia luonnon ihmeitä ovat ruutan kalat, joiden ruumiinlämpö voi vuodenaikaisesti vaihdella 0:n ja

30:en asteen välillä ja yhden vuorokaudenkin kuluessa yli 10°C. Meillähän se merkitsisi, että eläisimme ruumiinlämmön vaihdellessa 15:stä 45:een asteeseen. Tähän verrattuna ilmaston muutoksessa toistaiseksi tapahtunut vähän yli asteen lämpötilan nousu on mitätön. Sen aiheuttamia elintoimintojen muutoksia voidaan tuskin havaita tarkoillakaan mittauksilla – itse asiassa useimpien säätelyjärjestelmien tarkkuus lämpötilan suhteen on 0.5°C suuntaansa, joten kokonaismuutos voi olla yhtä suuri kuin tähän mennessä mitattu ympäristön lämpötilan nousu. Tästä yleistyksestä tekevät poikkeuksen kaksi tilannetta, joissa jo nykyisillä oloilla voi olla merkittäviä (toiminnan muutoksista johtuvia) ekologisia vaikutuksia: Helleaallot yleistyvät nostaen pintaveden lämpötilan korkeammaksi kuin juuri minkään täällä elävän kalalajin sietämä. Tällaisia kalakuolemia on perin viime kesän aikana ollut matalissa järvissä, kalat eivät ole pystyneet pumppaamaan riittävästi verta turvatakseen kudosten hapensaannin. Vaikka varsinaista helleaaltoa ei olisikaan, pitkään jatkuessaan vähäinenkin ilman lämpötilan nousu voi estää termokliinin synnyn (Kuva 4).

Kuva 4. A. Normaalina kesänä 10 metriä syvän järven (y-akseli, syvyys m) lämpötila (x-akseli, °C) laskee nopeasti viittä metriä syvemmällä (termokliini, nuoli) ja termokliinin alapuolella veden lämpötila säilyy jokseenkin vakiona. B. Hellekesänä jyrkkää lämpötilan laskua ei tapahdu missään syvyydessä.



Tällöin lämmintä vettä huonosti sietävät lajit eivät pääse kylmään veteen, joten niiden elinympäristön lämpötila nousee äkillisesti useilla asteilla, minkä takia sydän ei pysty pumppaamaan ja verenkierto kuljettamaan riittävästi happea elimistöön.

Todennäköisintä on kuitenkin, että ilmaston muutoksen vaikutukset kalojen luonnonpopulaatioihin johtuvat siitä, että valaistusolosuhteiden ja lämpötilan yhteys muuttuu. Se on tähän asti ollut ehkä merkittävin toimintoja säätelevä tekijä: esimerkiksi lisääntymisen säätely perustuu suurimmaksi osaksi päivän pituuden ja lämpötilan yhteyteen. Meneillään oleva ilmastonmuutos vaikuttaa valon määrään tiettyssä lämpötilassa muuttaen siten esimerkiksi hormonien pitoisuuksia tiettyinä aikoina (Prokkola and Nikinmaa, 2018, Cowan et al., 2017). Vielä ei tiedetä, miten tapahtuvat muutokset vaikuttavat

luonnonpopulaatioihin; ilmaston muutoksen voikin sanoa olevan suurimittakaavainen luonnonkoe valolämpötilayhteyden muutoksien vaikutuksista luonnonpopulaatioihin.

5.2. Happipitoisuuden lasku

Veden happipitoisuuden muutokset ovat lisääntyneet vesien rehevöityessä ja saastuessa sekä ilmaston muutoksen seurauksena. IPCC julkaisi äskettäin raportin, jossa on kiinnitetty erityistä huomiota valtamerien happipitoisuuden laskun merkitykseen ilmaston muutoksen haitallisissa vaikutuksissa (IPCC, 2019). Hyvähappisessakin vedessä hapen määrä on sama kuin ilmassa yli 20 km:n korkeudessa ja happimolekyylit liikkuvat tuhansia kertoja hitaammin vedessä kuin ilmassa. Lisäksi vettä on paljon raskaampi hengittää kuin ilmaa. Lämpötilamuutoksiin verrattuna veden happipitoisuuden muutokset ovat nopeita ja suuria, koska veden lämpökapasiteetti on paljon suurempi kuin ilman mutta happikapasiteetti paljon pienempi. Näistä syistä happi on ollut ja on edelleen kalojen sopeutumista ja evoluutiota voimakkaasti määräävä tekijä. Kalat ovatkin paljon parempia hapen hyväksikäyttäjiä kuin me nisäkkäät: siinä missä nisäkäkäs käyttää ehkä 15 % hengittämänsä ilman hapesta, kala pääsee jopa 70 % tehokkuuteen ympäröivän hapen käytössä. Evoluution tuloksena jotkut kalat selviytyvät täysin hapettomassa ympäristössä jopa kuukausitolkulla. Happipitoisuuden laskiessa vesistön kalojen lajikoostumus muuttuu. Siiat ja ahvenet häipyvät korvautuen särkikaloilla ja hauilla. Talvisin täysin hapettomissa pikkulammikoissa elää vain ruutanoita.

Happipitoisuuden laskun aiheuttamat lajikoostumuksen muutokset voidaan selittää eri kalalajien hapensaannin, kuljetuksen ja elimistön hapen tarpeen eroilla. Paljon happea vaativien lajien veri luovuttaa hapen korkeassa hapen osapaineessa – niin hapen kuljetus esimerkiksi happea tarvitseviin lihaksiin on nopeaa mahdollistaen solujen korkean hapenkulutuksen. Tämän ansiosta ne voivat olla hyvin aktiivisia pitkään, kuten lohien vaellus ja turskan jatkuva uinti osoittavat. Hauen kaltainen vaanija tulee taas toimeen vähällä hapella, jonka sen hemoglobiini sitoo tehokkaasti, koska solujen alhainen hapenkulutus ei kaipaa nopeaa hapenkuljetusta. Ruutana on sitten asia erikseen: hapen saatavuuden mukaan se pystyy säätelemään niin kidustensa kaasunvaihtopinta-alaa (Sollid et al., 2003) kuin solujensa hapenkulutusta. Se selviytyy talviaikana jopa useita kuukausia täysin ilman happea tuottamalla solujensa aineenvaihdunnassa etanolia käyttäen hyväkseen muutamia mitokondrioiden entsyymeistä, jotka normaalioloissa tuottavat energiaa hapesta riippuvaisesti.

Happipitoisuuden lasku voi olla joko pitkäaikaista kuten valtamerien happiminimialueilla tai Itämeren pohjassa tai vuorokautisia syklejä noudattavaa (valoisalla yhteytyksen ansiosta happipitoisuus on korkea ja pimeällä hengityksen takia matala) kuten matalissa rehevissä vesissä. Solujen toimintaa vähähappisessa ympäristössä säätelee ennen kaikkea hypoksian indusoima transkriptiotekijä (HIF). Se kuuluu samaan proteiiniperheeseen kuin vuorokausirytmikkaa säätelevät CLOCK ja BMAL. Onkin osoitettu, että HIF'in toiminta on rytmistä (Pelster and Egg, 2018). Lisäksi se, onko kyseessä yksittäinen vai toistuva vähähappisuusjakso, vaikuttaa *HIF*-geeni(e)n luentaan (Rytkönen et al., 2012). Kun vielä vaihtolämpöisillä kaloilla HIF-proteiinin määrän säätely riippuu lämpötilasta (Rissanen et al., 2006), HIF'in, ja sitä kautta solujen aineenvaihdunnan säätely vähähappisessa ympäristössä on monesta tekijästä riippuva ilmiö, jonka huomioonottaminen vesistöjen rehevöitymisen aiheuttamassa hapenpuutteessa edellyttää monipuolista elintoimintojen ymmärrystä.

4.3. Vesien saastuminen

Vesiä pilaavat niin metallit kuin monet orgaaniset yhdisteet. Tämän takia on jokseenkin mahdotonta sanoa, että vesistön saastuminen yleisesti aiheuttaisi jonkin yksittäisen muutoksen kalojen toiminnassa siten että saastuminen voitaisiin kytkeä toiminnan muutoksen kautta esimerkiksi kalakannan muutoksiin. Periaatteellisella tasolla voidaan kuitenkin todeta, että saastumisella voi olla vaikutuksia vain, jos saaste vaikuttaa ainakin jonkun lajin elintoimintoihin. Mikäli saasteen aiheuttama muutos on esimerkiksi genomin sellaisessa kohdassa tai sellaisessa geenissä, joka ei vaikuta eläimen lisääntymismenestykseen tai

kuolleisuuteen, geenivaikutuksella ei ole ekologista merkitystä. Saasteiden suoria vaikutuksia elintoimintoihin on eri kaloja käyttäen tutkittu yli 50 vuotta. Vaikka vaikutukset riippuvatkin kalalajista ja saasteesta, kaksi yleistä vaikutusreittiä ovat orgaanisten yhdisteiden detoksifikoinnissa tärkeä Ah-reseptoreitti, jossa myrky aiheuttaa geeniluennan muutoksia (Schlenk et al., 2008), ja oksidatiiviset stressit, jossa monet metallit ja orgaaniset yhdisteet häiritsevät soluviestintää ja aiheuttavat biomolekyylien vaurioita (Lushchak, 2011). Molemmille on luonteenomaista, että vaikutuksilla on läheinen vuorovaikutus vuorokausirytmien, hapenpuutteen ja lämpötilan kanssa (Prokkola and Nikinmaa, 2018). Suorien vaikutusten lisäksi saastumisen vaikutukset voivat olla epäsuoria: tutkittavan lajin toiminta muuttuu sen vuoksi, että kemikaali on vaikuttanut johonkin toiseen eliöön. Kemikaali on esimerkiksi haitannut vesikasvien kasvua, mikä näkyy saaliin piiloutumismahdollisuuksissa ja sen seurauksena peto-saalissuhteessa, vaikka kemikaalilla ei olisi mitään vaikutuksia tutkittaviin eläimiin.

4.4. Merien happamoituminen

Kun 30-40 vuotta sitten Pohjolan sisävedet happamoituvat pääasiassa teollisuuden ja energiantuotannon päästöjen aiheuttaman happosateen vaikutuksesta, luonnonvesien pH saattoi laskea jopa 3 pH-yksikköä, eli vesi voi olla tuhat kertaa happamampaa kuin kontrollitilanteessa. Sadeveden voimakas happamoituminen johti myrkyllisen alumiini-ionin vapautumiseen maaperästä ja kiviaineksesta vesiin. Erityisen alhaisessa pH:ssa (4-5) alumiini aiheuttaa suoria myrkyvaikutuksia ja pH:ssa 5-7 saostuu kyduslehdyköiden pinnalle hidastaen hapen diffuusiota kuolettavasti (Freda and McDonald, 1988). Näitä alumiinin myrkyvaikutuksia, jotka perustuvat kalojen toiminnan tuntemiseen, ei juurikaan mainita, kun alumiinisulfaattia käytetään rehevien järvien veden kirkastamiseksi.

Kolmenkymmenen vuoden takaiseen järvien happamoitumiseen verrattuna merien happamoitumisessa havaitut ja ennustetut pH-muutokset ovat pieniä, vain 0.3-0.5 pH-yksikköä, eli satoja kertoja happaman sateen makeassa vedessä aiheuttamia vähäisempiä. Lisäksi muutokset ovat paljon hitaampia kuin tutkimuksien kesto yleensä. Vaikka työssä selvittäisiin, miten vuodeksi 2050 ennustettu pH-muutos vaikuttaa, useimmiten seurataan äkillisen tai korkeintaan muutamassa päivässä tehdyn muutoksen vaikutuksia korkeintaan kuukauden, vaikka luonnonoloissa muutokseen kuluu 30 vuotta.

Makean veden pH:n laskun aiheuttaneet happosateet johtuivat rikkihaposta, -hapokkeesta ja typpihaposta, kun taas merien happamoituminen johtuu hiilidioksidista. Merien happamoitumisen ongelma ei varsinaisesti olekaan happamoitumisongelma – noin pienet pH-muutokset eivät vaikuttaisi kaloihin juuri lainkaan jos hiilidioksidin (hiilihapon) pitoisuus ei nousisi (Esbaugh, 2018). Paljon suurempia hiilidioksidipitoisuuden muutoksia kuin meressä mitatut tai ennustetut on käytetty kokeellisessa tutkimuksessa ja esiintyy kalanviljelylaitaissa. Merien happamoitumisen suorat vaikutukset happo-emästasapainoon ja hengityksen eri vaiheisiin näyttävätkin suhteellisen vähäisiltä (Nikinmaa and Anttila, 2015, Lefevre, 2016). Sen sijaan havaitut hajuainet ja kylkiviiva-aistin toiminnan häiriöt voivat aiheuttaa käyttäytymisen muutoksia (Porteus et al., 2018, Tresguerres and Hamilton, 2017), jotka näkyvät ekologisina vaikutuksina.

6. Yhteenvedo

Koska eliöitä ei ole ilman toimintaa, ympäristömuutoksien tutkimuksessa on välttämätöntä ottaa huomioon toiminnan muutokset, varsinkin kun toiminta saattaa muuttua, vaikka eläimen geneettinen koostumus ei muuttuisikaan. Lisäksi toiminnan muutos saattaa olla päinvastainen kuin geneettisen muutoksen perusteella tehty johtopäätös antaisi ymmärtää. Myös ekologisissa tutkimuksissa voidaan päätyä täysin väärin johtopäätöksiin ympäristömuutoksien vaikutuksista, jos mahdollisia toiminnan muutoksia ei selvitetä. Yllä kuvatun kryptisten lajien erilaisen ympäristömuutoksien siedon lisäksi on esimerkiksi

mahdollista, ettei eläinyhteisön koostumus muutu, vaikka muutos vaikuttaisi muutokselle altistuneisiin eläimiin huomattavasti. Siinä tapauksessa tarvitaan vain muualta siirtyviä eläimiä korvaamaan muun muassa heikentynyt lisääntyminen. Tekstini tarkoitus ei ole suinkaan vähätellä muiden biologian alojen merkitystä, vaan tuoda esiin se, että ympäristöbiologian kyky selittää eläinkantojen mahdollisuuksia selvittää ympäristön muuttuessa lisääntyy merkittävästi, kun fysiologiset tekijät otetaan yksityiskohtaisesti huomioon. Vaikka kukaan yksittäinen tutkija ei pysty olemaan kaikkien alojen osaaja, on tärkeää, että suhtautuu avoimesti niihin mahdollisuuksiin, joita perinteisistä poikkeavat lähestymistavat tuovat.

7. Kirjallisuus

- ANTTILA, K., LEWIS, M., PROKKOLA, J. M., KANERVA, M., SEPPANEN, E., KOLARI, I. & NIKINMAA, M. 2015. Warm acclimation and oxygen depletion induce species-specific responses in salmonids. *Journal of Experimental Biology*, 218, 1471-1477.
- BLANK, M., BASTROP, R., ROHNER, M. & JURSS, K. 2004. Effect of salinity on spatial distribution and cell volume regulation in two sibling species of *Marenzelleria* (Polychaeta : Spionidae). *Marine Ecology Progress Series*, 271, 193-205.
- COWAN, M., AZPELETA, C. & LÓPEZ-OLMEDA, J. F. 2017. Rhythms in the endocrine system of fish: a review. *Journal of Comparative Physiology B*, 187, 1057-1089.
- ESBAUGH, A. J. 2018. Physiological implications of ocean acidification for marine fish: emerging patterns and new insights. *Journal of Comparative Physiology B*, 188, 1-13.
- FREDA, J. & MCDONALD, D. G. 1988. Physiological correlates of interspecific variation in acid tolerance in fish. *Journal of Experimental Biology*, 136, 243-258.
- GREENBAUM, D., COLANGELO, C., WILLIAMS, K. & GERSTEIN, M. 2003. Comparing protein abundance and mRNA expression levels on a genomic scale. *Genome Biology*, 4, 117.
- IPCC 2019. *IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate*. 1170 ss.
- KANG, Y. J., LIU, Z., SHI, H. N., WANG, J. F., HUANG, J. Q., LI, Y. J., LI, J. & WANG, Y. N. 2019. Label-free quantification of protein expression in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in response to short-term exposure to heat stress. *Comparative Biochemistry and Physiology D-Genomics & Proteomics*, 30, 158-168.
- LEFEVRE, S. 2016. Are global warming and ocean acidification conspiring against marine ectotherms? A meta-analysis of the respiratory effects of elevated temperature, high CO₂ and their interaction. *Conservation Physiology*, 4, cow009
- LUSHCHAK, V. I. 2011. Environmentally induced oxidative stress in aquatic animals. *Aquatic Toxicology*, 101, 13-30.
- NIKINMAA, M. 1981. *Respiratory adjustments of rainbow trout (Salmo gairdneri Richardson) to changes in environmental temperature and oxygen availability*. University of Helsinki, Finland 56 ss.
- NIKINMAA, M. 2014. *An Introduction to Aquatic Toxicology*, Oxford, Waltham MA, Elsevier - Academic Press 262 ss.
- NIKINMAA, M. & ANTTILA, K. 2015. Responses of marine animals to ocean acidification. In: BOTANA, L. M., LOUZAO, C. & VILARINO, N. (eds.) *Climate Change and Marine and Freshwater Toxins*. Berlin: De Gruyter. ss 99-123
- NIKINMAA, M. & ANTTILA, K. 2019. Individual variation in aquatic toxicology: Not only unwanted noise. *Aquatic Toxicology*, 207, 29-33.
- NIKINMAA, M. & GÖTTING, M. 2015. DNA barcoding marine biodiversity - steps from mere cataloguing to giving reasons for biological differences. In: BOURLAT, S. J. (ed.) *Marine Genomics: Methods and Protocols*. New York: Springer. ss 169-182
- NIKINMAA, M. & RYTKÖNEN, K. T. 2011. Functional genomics in aquatic toxicology-Do not forget the function. *Aquatic Toxicology*, 105, 16-24.
- NIKINMAA, M., SUOMINEN, E. & ANTTILA, K. 2019. Water-soluble fraction of crude oil affects variability and has transgenerational effects in *Daphnia magna*. *Aquatic Toxicology*, 211, 137-140.

- NIKINMAA, M. & WASER, W. 2007. Molecular and cellular studies in evolutionary physiology of natural vertebrate populations: influences of individual variation and genetic components on sampling and measurements. *Journal of Experimental Biology*, 210, 1847-1857.
- PELSTER, B. & EGG, M. 2018. Hypoxia-inducible transcription factors in fish: expression, function and interconnection with the circadian clock. *Journal of Experimental Biology*, 221, jeb163709.
- PORTEUS, C. S., HUBBARD, P. C., WEBSTER, T. M. U., VAN AERIE, R., CANARIO, A. V. M., SANTOS, E. M. & WILSON, R. W. 2018. Near-future CO₂ levels impair the olfactory system of a marine fish. *Nature Climate Change*, 8, 737-+.
- PORTNER, H. O. & PECK, M. A. 2010. Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. *Journal Of Fish Biology*, 77, 1745-1779.
- POWERS, D. A., LAUERMAN, T., CRAWFORD, D. & DIMICHELE, L. 1991. Genetic mechanisms for adapting to a changing environment. *Annual Review of Genetics*, 25, 629-659.
- PROKKOLA, J. M. & NIKINMAA, M. 2018. Circadian rhythms and environmental disturbances – underexplored interactions. *Journal of Experimental Biology* 221, jeb179267.
- RISSANEN, E., TRANBERG, H. K., SOLLID, J., NILSSON, G. E. & NIKINMAA, M. 2006. Temperature regulates hypoxia-inducible factor-1 (HIF-1) in a poikilothermic vertebrate, crucian carp (*Carassius carassius*). *Journal of Experimental Biology*, 209, 994-1003.
- RYTKÖNEN, K. T., RENSHAW, G. M. C., VAINIO, P. P., ASHTON, K. J., WILLIAMS-PRITCHARD, G., LEDER, E. H. & NIKINMAA, M. 2012. Transcriptional responses to hypoxia are enhanced by recurrent hypoxia (hypoxic preconditioning) in the epaulette shark. *Physiological Genomics*, 44, 1090-1097.
- SCHLENK, D., CELANDER, M., GALLAGHER, E. P., GEORGE, S., JAMES, M., KULLMAN, S. W., VAN DEN HURK, P. & WILLETT, K. 2008. Biotransformation in Fishes. In: DI GIULIO, R. T. & HINTON, D. E. (eds.) *The Toxicology of Fishes*. Boca Raton, Florida: CRC Press, ss 160-200
- SCHWANHAUSSER, B., BUSSE, D., LI, N., DITTMAR, G., SCHUCHHARDT, J., WOLF, J., CHEN, W. & SELBACH, M. 2011. Global quantification of mammalian gene expression control. *Nature*, 473, 337-342.
- SOLLID, J., DE ANGELIS, P., GUNDERSEN, K. & NILSSON, G. E. 2003. Hypoxia induces adaptive and reversible gross morphological changes in crucian carp gills. *Journal of Experimental Biology*, 206, 3667-3673.
- THOMPSON, J. D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *Trends in Ecology & Evolution*, 6, 246-249.
- TRESGUERRES, M. & HAMILTON, T. J. 2017. Acid-base physiology, neurobiology and behaviour in relation to CO₂-induced ocean acidification. *Journal of Experimental Biology*, 220, 2136-2148.