

Seepia₃

Torstai 21. 12. 2000



Tässä numerossa

3. Painomenetelmien problematiikkaa
6. Monenlaista kukkimista
7. Kummalliset kaksikotiset kukkakasvit
12. Bioluminesenssi
20. Talonpoikaisherätys Tanskassa
26. Kultainen kulmio
28. Fibonaccin illuusio
28. Fyllotaksia
35. Post mortem

Seepia on Ressun lukion julkaisema neljä kertaa vuodessa ilmestyvä yleissivistävä lehti. Sitä jaetaan ilmaiseksi Helsingin matematiikka- ja luonnontiedelukioiden opiskelijoille.

Päätoimittaja:

Teemu Varis

Toimituskunta:

Aapo Ahola

Petri Arvo

Einar Karttunen

Jaakko Kortesharju

Sampo Tiensuu

Teemu Varis

Ulkoasu:

Sampo Tiensuu

Toimitukseen voi ottaa yhteyttä sähköpostitse: toimitus@seepia.org tai koulujen sisäisen postin kautta (Ressun lukio / Pekka Piri).

Seepian kotisivut ovat internetissä osoitteessa: www.seepia.org

Olemme kiitollisia palautteesta, korjauksista ja kysymyksistä.

Mikäli haluaisit kirjoittaa artikkelin Seepiaan, ota yhteyttä.

Seepian toimituksella on ylin päätösvalta julkaistavan materiaalin suhteen. Emme vastaa tilaamattoman materiaalin säilyttämisestä tai palauttamisesta.

Artikkelien tekijänoikeudet ovat niiden kirjoittajilla. Kuvien tekijänoikeuksien haltijat on mainittu niiden vieressä. Seepialla on kuitenkin oikeus korvauksetta käyttää uudelleen siinä julkaistua materiaalia.

Seepian edellisiä numeroita voi tilata jälkikäteen hintaan 5 mk/kpl + postitus- ja käsittelykulut 20 mk niin kauan kuin painosta riittää.

Juurta jaksain

Joskus peruskouluajanani opin, että yhtälön $x^2=2$ ratkaisu oli irrationaalinen, toisin sanoen että sen tarkka arvo ilmaistiin merkinnällä $\sqrt{2}$. Kerrassaan kiehtova luku: ei kokonaisia, jakoviivoja eikä osia. Luontoa murto- ja luonnollisin luvuin kuvanneita Pythagoraan oppilaita tyydyttävästä ratkaisusta tämän erottaa vain kaunis pikku ärrästä muovailtu merkki. Sittenmin lukiossa sain yksinkertaisuudessaan kodikkaan todistuksen sille havainnoimalleni tosiasialle, että luonnollisten lukujen neliöjuuret tosiaan olivat vain joko toisia luonnollisia lukuja tai irrationaalilukuja. Sääliksi kävi pythagoralaisia.

Juuriin liittyy roppakaupalla muitakin viehättäviä ominaisuuksia. Yritetäänpa esimerkiksi sittenkin vääntää kahden neliöjuurta murtoluvuksi. Jos aloitamme approksimaatiosta $\sqrt{2} \approx \frac{1}{1}$, löytyvät parhaat likiarvot jako-osien määrän kasvaessa kohdista $\frac{1}{1}, \frac{3}{2}, \frac{7}{5}, \frac{17}{12}, \frac{41}{29}, \frac{99}{70}, \frac{239}{169}, \frac{577}{408}, \dots$ edellisestä likiarvosta muotoa $\frac{a}{b}$ saadaan siis seuraava laskemalla $\frac{a+2b}{a+b}$. Tämä algoritmi tunnettiin jo toisella vuosisadalla.

Likiarvosarjan jäsenet ovat itsekin vähän erikoisia. Otetaanpa esimerkiksi mikä tahansa sarjan murtoluku $\frac{a}{b}$, jossa sekä nimittäjä että osoittaja ovat parittomia (joka toinen sarjan jäsen toteuttaa tämän ehdon). Valitaan luvut c ja d siten, että $c+d=a$ ja $c=d+1$. Tällöin luvut c, d ja b kuvaavat suorakulmaista kolmiota toteuttaen Pythagoraan teoreeman: $c^2+d^2=b^2$.

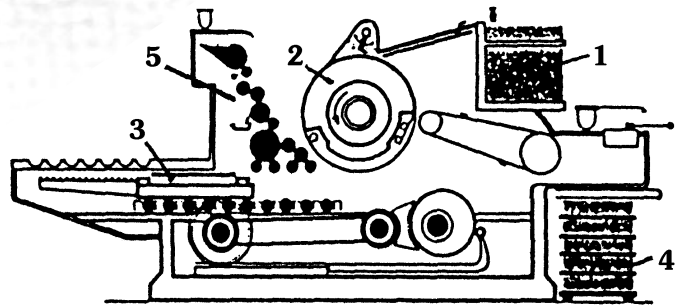
Kaunis $\sqrt{2}$:n ominaisuus liittyy sen monikertoihin: luetellaan ne peräkkäin jättäen desimaaliosat pois: 1 2 4 5 7 8... Jos väliin jäävät luvut järjestetään toiseksi jonoksi (3 6 10 13 17 20...), on jonojen n :nsien jäsenten erotus $2n$.

Legenda muinaisesta Ateenasta opettaa, ettei juurten kanssa kannata möhliä. Ateenalaiset kysivät oraakkelilta, kuinka ennalta torjua ruton kiros. Neuvoksi he saivat kaksinkertaistaa kuutionmuotoisen Apollon alttarin koon. Ateenalaisraukat eivät älynneet, että ratkaisu piilee kuutiojuuren laskemisessa, vaan rakensivatkin kahdeksankertaisen alttarin kaksinkertaistamalla sen sivun. Musta surma iski.

Geometriasta kiinnostuneet voivat muuten halutessaan lähettää Seepialle ehdotuksia $\sqrt[3]{2}$:n esittämisestä geometrisesti. Lähimmäs osunut esitys saa tunnustuspalkinnon, mikäli piirros on selkeä tai edes lukukelpoinen.

Jaakko Kortesharju

Painomenetelmien problematiikkaa



Kuva 1: Kohopaino-arkkikone 1) syöttöpinno 2) Painosylinteri 3) Painofundamentti 4) Luovutusaino 5) Värilaitte

Graafinen teollisuus lienee monelle vähän tunnettu. Se on nykyään suurteollisuutta, jolla on läheiset suhteet kulttuuriin ja talouselämään. Se käyttää huipputekniikkaa jonka mukana on ripaus taideteollisuutta. Tuotteet ovat sanomalehtiä, aikakauslehtiä, kirjoja, mainospainotuotteita, ja ties mitä. Lisäksi pakkausteollisuus käyttää graafisia menetelmiä painaen kaikenlaisille pinnoille. Pääpainomenetelmät ovat kohopaino, offset ja syväpaino, neljäntenä kasvavat uudet xerografia- ja mustesuikumenetelmät. Painomenetelmät ovat oikeastaan vanhojen taidegrafiikkamenetelmien mekanisointeja, kohopaino puupiirroksen, offset kivi- ja puupiirroksen eli litografian ja syväpaino etsauksen. Tämä siis johdannoksi.

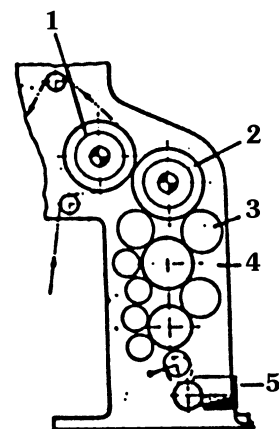
Tulin alalle vastavalmistuneena koneinsinööriä vuonna 1948. Aluksi toimin suuren graafisen laitoksen käyttöinsinööriä ja sittemmin teknisenä johtajana. Painossa oli käytössä kaikki pääpainomenetelmät, joten niiden ongelmat tulivat minulle hyvin tutuiksi. Kun lisäksi päätoimeni ohessa opetin painokonetekniikkaa ensin teknisessä koulussa ja sitten Teknillisessä Korkeakoulussa, minun oli pakko kehittää myös teoriaa. Suu-

ria ongelmia selvitettiin esimerkiksi diplomitöillä. Kerron seuraavassa joitakin esimerkkejä tällaisten probleemien ratkaisusta. Lähinnä kysymys on perustiedoista, uteliaisuudesta ja hiukan loogisesta ajattelusta. Maallikon näkökulma voi jopa olla eduksi. Otan ensiksi kohopainomenetelmän, jossa problemat liittyivät suureksi osaksi mekaniikkaan..

Kuva 1 esittää kohopainoarkkikoneetta, joka Suomessa on jo historiaa. Pöydällä (3) on painopinta, jossa kuva ja kirjainkuviot ovat koholla kuten leimasimessa. Tämä painopinta muodostuu valtuista irtokirjaimista ja kuvalaatoista. Pöytä kulkee edestakaisin suuren puristussylinterin (2) alitse, värjäytyy painoväriä väritelastosta (5) ja siirtää värin paperille, joka on puristussylinterin päällä. Puristuksen tasoittamiseksi puristussylinterillä on kimmoisa peite.

Tällaisia isoja arkkikoneita painossamme SKK:ssa oli 14 joista kaikki olivat yleensä täystyönsiä. Laskin aina painosalin läpi kulkiessani, montako näistä 14 koneesta todella pyöri, keskimäärin kolme. Mitä painajat sitten puuhalsivat? He yrittivät saada painojäl-

keä tasaiseksi liimaamalla paperia peitteen taakse heikosti painettuihin kohtiin. Tämä oli rutiinityötä kaikissa painoissa. Ruotsin graafinen tutkimuslaitos oli tutkinut asiaa ja sain sieltä painoelementtien korkeudelle sallitut poikkeamat, jotta tällaiselta työltä välttyttäisiin. Ne olivat ± 0.02 mm. Me mittasimme jopa kymmenkertaisia lukuja omassa materiaalissamme. Tämä oli tyypillinen koneinsinöörin homma, sillä konepajateollisuudessa sallitut poikkeamat ilmoitetaan tu-



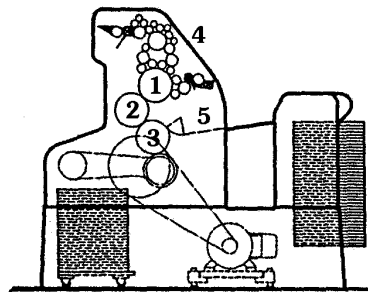
Kuva 2: Sanomalehtikoneen painolaite 1) Kumilla päällystetty peitesylinteri 2) Levysylinteri, jolta painoväri siirtyy paperille 3) Mustetta levysylinterille siirtävät levytelat 4) Värilaitte 5) Musteen syöttö

hannesosamillimetreinä. Kun höyläsimme koneiden fundamentit tarakoiksi ja ajoimme sata tonnia kirjasmia oikeankorkuiksi, niin tuotanto nousi kaksinkertaiseksi. Fundamentilla tarkoitetaan liikkuvaa pöytää, jolla painava materiaali sijaitsee. Tämä, on yksinkertaistettu selitys. Käytännössä siihen liittyi pitkä teorian rakentaminen ja uusi mittaustekniikka.

Sanomalehtipainossa oli samankaltainen mittaustekninen pulma: Kuva 2 esittää kohopainomenetelmällä toimivan sanomalehtipainokoneen yhtä painolaitetta. Painopintana on automaattikoneella valettu puolipyöreä levy, jonka paksuus on noin 12 mm. Kun saimme uuden suuren sanomalehtipainokoneen vuonna 1952 juuri Helsingin olympialaisiin, oli meillä suuria vaikeuksia tasan painojäljen kanssa. Levyosasto syytti painajia ja painajat levyjen laatua. Hankimme silloin pienen vedokoneen, joka painoi vedoksen yhdeltä levyltä ja otimme sen levyosaston käyttöön. Koneella ei tahdottu saada aluksi juuri minkäänlaista jälkeä ja pojat sanoivat, että kone oli susi. Tulimme kuitenkin siihen tulokseen, että levyissä oli vikaa. Tarkat mittaukset osoittivat, että levyn viimeistelykoneessa oli kymmenesosamillimetrin asennusvirhe, joka teki levyn toisen pään 0.2 mm liian paksuksi. Kun tämä korjattiin, alkoi homma sujua.

Koneemme oli myös ensimmäinen sanomalehtikone Euroopassa, joka painoi nelivärikuvia. Ensimmäisen lehtemme kannessa oli tuoreen Miss Universumin, Armi Kuuselan monivärikuva, tosin laadultaan varsin vaatimaton. Värikuvatekniikkamme parani sittemmin monennäköisten kehitysvaiheiden jälkeen. Huomasimme mm, että kun koneessa oli monimoottorikäyttö, moottorien roottorit joutuivat keskinäisiin kiertovärähtelyihin, joka häittoi värien kohdistusta. Säädöillä siitä selvitettiin.

Offsetpainossa ongelmat liittyivät lähinnä pintakemiaan.



Kuva 3: Yksivärinen arkki-offsetkone 1) Levysylinteri 2) Kumisylinteri 3) Vastasyylinteri 4) Väri-laite 5) Kostutuslaite

Kuvassa 3 on tyypillinen offsetkoneen väri-laite. Offsetpainossa painetaan tasaiselta levyllä, jossa ei siis ole kohoutumia eikä syvennyksiä. Jako painaviin ja ei-painaviin pintoihin tapahtuu pintakemian avulla siten, että levyllä on painoväriä suosivia ja hylkiviä pintoja. Hylkivä pinta aikaansaadaan siten, että levyyn aikaansaadaan vetä suosiva pinta, joka kostutetaan vedellä. Sen jälkeen tämä pinta hylkii painoväriä.

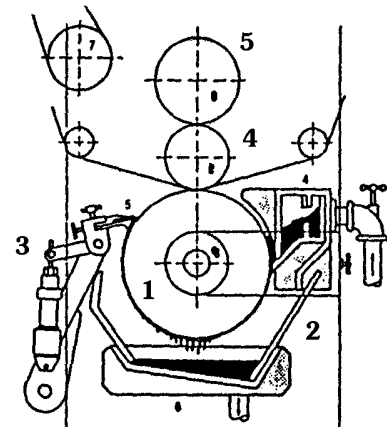
Offsetpainossa painaminen tapahtuu ensin kumikankaalle ja siltä paperille. Siten saadaan laadukas tulos myös karkeammille paperilaaduille. Veden käyttö toi mukanaan myös hankaluuksia. Paperissa tuli olla erikoisliimaus ja kiilto-pintaisia päällystettyjä paperilaatuja ei voitu käyttää. Yhtäkkiä kuitenkin painatus alkoi sujua myös päällystetyille papereille ja kukaan ei osannut selittää syytä. Lisäksi ammattilehdessä kerrottiin, että USA:ssa eräät painot lisäsivät kostutusveteen pinta-aktiivisia aineita, joiden pitäisi olla myrkyä prosessille.

Kehitin tälle menetelmälle oman teoriani, johon kaikki havainnot sopivat. Teorian mukaan offset-koneessa kostutus ja värjäys eivät tapahdukaan peräkkäin vaan samanaikaisesti, siten että vesi kulkeutuu väriin ja on värin sisällä pieninä pisaroina. Ohuesta värikalvosta vesipisarat siirtyvät painolevyn vettä suosiviin ja painoväri väriä suosiviin kohtiin. Väri ja kostutusvesi sopeutetaan lisäaineilla tähän menetelmään. Myös värilaitteen rakenteessa voidaan tämä toimintatapa ottaa huomi-

oon. Tällä menetelmällä voidaan saada aikaan niin ohuita väri- ja vesikerroksia, että sileitä ja imukyvottomia päällystettyjä papereita voidaan käyttää. Innostuin asiasta niin, että kävin pintakemian kurssin ja pohdin asiaa luennoitsijan kanssa, joka hyväksyi ideani. Tämä teoria on suuresti auttanut monissa muissakin pulmissa. Nykyisin on melkein kokonaan syrjäyttänyt kohopainon.

Syväpainossa on oma mystiikkansa. Menetelmä on periaatteessa hyvin yksinkertainen (Kuva 4). Painosylinterissä kuva muodostuu noin 0,003mm syvistä syvennyksistä. Väri-laite täyttää pinnan juoksevilla värillä. Noin kymmenesosamillimetrin paksuinen teräslevy eli raakeli kaappii värin pois, jolloin väri jää syvennyksiin. Paperi puristetaan sitä vastaan, jolloin väri siirtyy syvennyksistä paperille. Syväpaino on kestänyt kilpailussa valtaamenetelmää, offsetia vastaan. Sitä käytetään miljoonapainoksissa, kun samalla halutaan loistavaa painojälkeä. Painosylinteri voi olla kolmen metrin levyinen ja nopeudet lähenevät tuhatta metriä minuutissa.

Tärkein probleemoista oli sävyasteikon hallinta, joka tapahtui kupin tilavuutta säätämällä. Kuppien välissä tuli olla sillat, jotta väri pysyisi kupissa eikä juoksisi pitkin sylinterin pintaa. Kyse on siis taas pintakemiasta. Perinteellisessä syväpainossa kupit olivat sa-

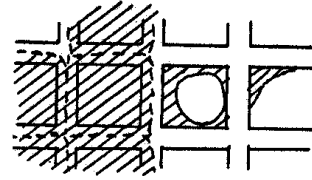


Kuva 4: Syväpainokoneen painolaite 1) Painosylinteri 2) Väri-laite 3) Raakelilaite 4-5) Puristuslaite

mankokoisia ja vain syvyyttä säädeltiin. Värit olivat kuultavia, joten värikerroksen Paksuus määräsi suoraan tummuuden. Mustaa väriä ei käytetty, koska se nokipitoisena ei ole läpikuultava. Jotta saataisiin täysin peittyneet tummat sävyt, piti värin levitä myös yli siltojen, joka onnistui, kun paperi oli imukykyistä. Päälystetyt paperit eivät ole imukykyisiä, joten ne teorian mukaan eivät sovi syväpainoon. Näin kaikki oppikirjatkin selittivät prosessin. Kuitenkin jotkut painot alkoivat kokeilla mustaa väriä ja päälystettyjä papereita. Se onnistui, vaikka kukaan ei osannut sitä selittää. Aloin katsella painojälkeä mikroskoopilla. Yksinkertainen selitys löytyi. KKun kupit olivat matalampia, paperi puristi värin tummissa kohdissa siltojen yli ja vaaleissa väri jäi miltei piste-mäisenä kupin nurkkaan (kuva 5). Täten koko sävynmuodostusperiaate oli muuttunut mutta tulos oli sama. Prosessi muuttui vain paljon herkemmäksi. Keski-Euroopassa, jossa vaadittiin huippulaatua syväpainolta saattoi olla sadan hengen osasto, jossa oli monta koevedoskonetta ja suuri joukko elektrolyyttisiä sylinterinkorjailulaitteita. Vedostussalin reunassa oli joukko koppeja, joissa ilmoittajat odottivat saadakseen hyväksyä vedoksen. Ensimmäinen vedos saattoi olla täynnä korjausmerkin-
töjä, joissa lisättiin ja vähennettiin eri värien osuuksia. Skannerityyp-

piset sylinterinkaiverruskoneet ovat miltei täysin poistaneet tämän vaiheen, sillä ne tekevät sekä pinta-alaltaan että syvyydeltään vaihtelevia kuppeja.

Syväpainokoneen kanssa jouduin tekemisiin aivan uudentyyppisen probleemakentän kanssa, nimittäin paperin ajettavuuden. Koneessa saattoi olla sisällä sata metriä paperia, jonka tulee juosta kauniisti, tasaisesti jännitetynä ilman katkoja ja laskoksia. Meillä oli uuden koneemme kanssa suuria vaikeuksia. Saksalainen tutkimuslaitos Fogra oli asiasta kirjoittanut jutun, jossa oli monta sivua differentiaali- ja integraalilaskentaa, ja lopuksi sanottiin, että tämä oli lyhyt johdatus asiaan. SKK:n painossa teetettiin aiheesta diplomityö. Ensiksi tehtiin mittauslaitteet. Sitten ajettiin kokeita ja piirrettiin käyriä. Niistä selvisi ainoastaan päätelemällä koko asia ilman yhtään matematiikkaa sellaisessa muodossa, että kuka painaja tahansa saattoi sen käsittää, Brillejerasin sen kanssa sitten useissa kansainvälisissä, konferensseissa. suunnittelimme teorian mukaan aivan uudentyyppisen jännityksensäätölaitteen, joka toimi erinomaisesti. Meiltä puuttui kuitenkin kaupallista älyä, sillä muutama vuoden kuluessa sama asia patentoitiin maailmalla kolme kertaa, Sveitsissä, Neuvostoliitossa ja Japanissa, ja nykyisin lähes kaikissa jatkuvalle paperille painavissa



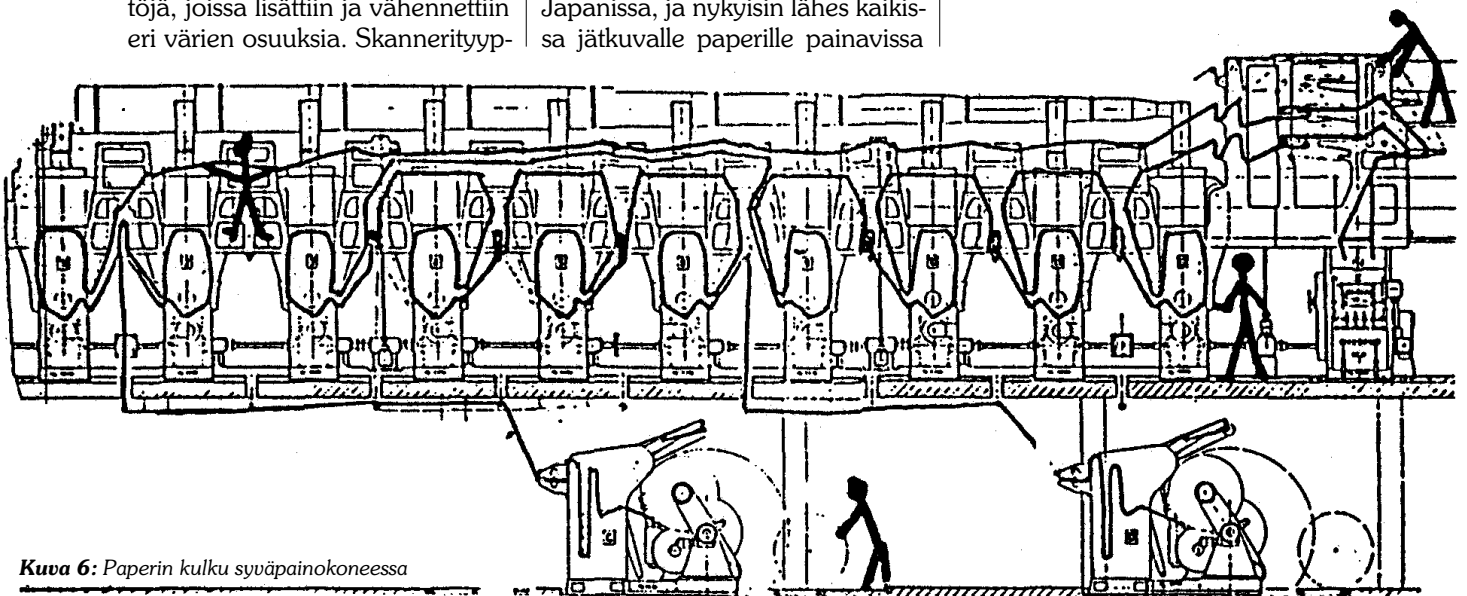
Kuva 5:
Sävynmuodostus
syväpainossa

koneissa painomenetelmästä riippumatta on juuri tällainen jännityksensäätölaitte.

Tekniikan kehittämiseksi oli kansainvälisiä yhteistoimintaorganisaatioita. Mekin olimme mukana ERA:ssa, kansainvälisessä syväpaino-organisaatiossa, joka koontui vuosittain eri maissa ja työskenteli myös komissioissa.

Edellä on esitetty koneinsinöörin näkökulma graafiseen tekniikkaan. Firmassamme sanottiin, että heillä oli ollut kolme teknillistä johtajaa, ensimmäinen keitti värin pihalla, hän oli kemisti. Toinen piirsi adresseja, hän oli graafikko. Kolmas rakensi koneita, se olin minä. On miustettava että muutkin näkökulmat olivat välttämättömiä. Välillä piti olla henkilöstöpäällikkö, paperi-insinööri, taiteilija tai tietokone-ekspertti, viimeksimainittu silloin tosin vaatimattomissa puitteissa. Nythän tietotekniikka on elintärkeä, sillä tuote itsekin on informaatiota maustettuna hiukan taiteellisella näkökulmalla – tuotteen ulkoasukin myy.

Klaus Arho (dipl. ins.)



Kuva 6: Paperin kulku syväpainokoneessa

Monenlaista kukkimista

Moni varmaankin muistaa peruskoulun biologiantunneilta kaavakuvat kukasta: verholehdet, terälehdet, heteet ja emit osineen. Tällainen kaksisukupuolinen mallikukka ei kuitenkaan suinkaan ole ainoa kukkivien kasvien käyttämä väline geenien vaihtoon. Eri lajien kukinta on järjestynyt mitä erilaisimmilla tavoilla, joista seuraavassa esitetään karkea luokittelu.

Hermafrodiittisuus

Valtaosa kukkakasvilajeista on hermafrodiitteja kuten mainittu koulujen ”kaavamainen kukka”. Niissä on sekä siitepölyä tuottavia heteitä että hedelmiksi kypsyviä emejä. Periaatteessa tällainen kukka voi siis pölyttää itsensä ja kasvattaa jälkeläisen ilman ulkopuolista siitepölyä. Yleisesti ottaen itse-pölytys ei oikein palvele kukkimisen tarkoitusta. Jälkeläisen geneettinen materiaali ei tällöin rikastu ulkopuolisen yksilön geeneillä, vaan köyhtyy, koska osa emokasvin geneettisestä materiaalista tulee jälkeläiselle kahtena identtisenä kopiona ja osa jää kokonaan pois. (kuva 1) Lajeilla, joiden tavallisin pölytystapa on itse-pölytys, yksilöllä onkin vähemmän geneettistä materiaalia kuin saattaisi kromosomimäärän perusteella olettaa (esim. kevätleinikki, *Ranunculus auricomus*). Tällaiset lajit eivät muuntele puutteessa sopeudu helposti monenlaisiin olosuhteisiin, ja niiden ekologinen lokero on tavallisesti sangen rajattu. Toisaalta niiden lisääntyminen on turvattu, vaikka kukkia olisi harvassa ja vähänkin, eikä geneettisen muuntele mahdollisuutta ole suorastaan suljettu poiskaan.

Monilla lajeilla on kuitenkin itse-pölytystä ehkäiseviä menetelmiä. Yleensä tällaiset lajit ovat sopeutuvaisempia, eikä niiden ekologinen tehtävä ole niin tiukkarajainen kuin itsensä pölyttäjien.

Heteiden ja emien eriaikaisuus

Jos saman kukan heteet ja emit toimivat eri aikoihin, ei kukka luonnollisesti voi pölyttää itseään.

Itseinkompatibiliteetti

Monilla hermafrodiittisilla kasveilla on erilaisia itseinkompatibiliteettijärjestelmiä. Tällöin jokin geneettinen tekijä estää yksilön itse-pölytyksen. Esimerkiksi mesimarjan (*Rubus arcticus*) siitepöly ei pääse hedelmöittämään saman kukan munasolua. Tämän oletetaan johtuvan yhdestä lokuksesta yhdessä mesimarjan kromosomisissa. Lokuksessa esiintyy useita alleeleja, mutta jos sekä siitepölyhiukkasessa että emin vartalossa tässä lokuksessa on sama alleeli, hedelmöitys epäonnistuu.

Yksi- ja kaksikotisuus

Toisilla lajeilla kukat eivät ole hermafrodiittisia, vaan niissä on ainoastaan toisen sukupuolen sukuelimet. Tällöin puhutaan yksi- ja kaksikotisista eli monoeekkisistä ja diekkisistä lajeista. Monoeekkisen kasvin (esim. mänty, *Pinus sylvestris*) erisukuiset kukat sijaitsevat samassa yksilössä, diekkisen kasvin eri yksilöt taas edus-

tavat eri sukupuolta ihmiskunnasta tuttuun tapaan. Kaksikotinenkin kasviyksilö saattaa suhtautua sukupuoleensa melko vapaamielisesti: tunnetaan kasvilaji, jonka sukupuoli muuttuu sen juuren kasvaessa yli tietyn pituuden. Kaksikotinen kasvi estää itse-pölytyksen täydellisesti.

Välimuotoja

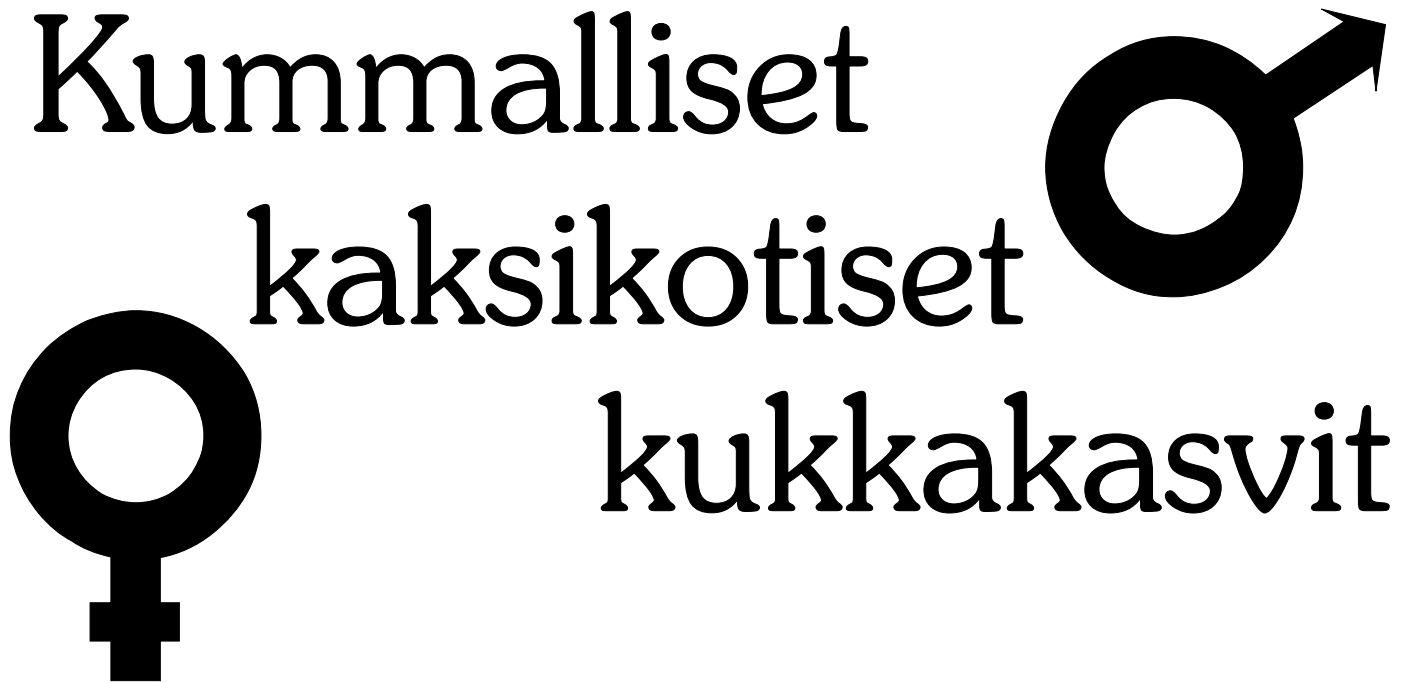
Kasvien sukupuolisuus ei useinkaan noudata täsmällisyyttä: kaksikotisilla kasveilla saattaa esiintyä hermafroditismia tms. Lisäksi on olemassa lajeja, joiden yksilöistä osa on hermafrodiitteja ja osa yksisukupuolisia. Tällöin mikäli yksinään esiintyvä sukupuoli on emikasvi, on laji gynodieekkinen, päinvastaisessa tapauksessa androdieekkinen. Vastaavaa kukkien monimuotoisuutta yksilön sisällä kutsutaan gyno- ja andromonoeekkisydeksi.

Jaakko Kortesharju

Heterostylia

Heterostylia merkitsee ”erilaisia emin vartaloita”. Tämä on erityisen näppärä keino itse-pölytyksen estämiseksi. Yksinkertaisessa esimerkkikasvissa (etelänkevätesikko, *Primula elatior*) on kahdenlaisia kukkia, joista toisissa emin vartalo on pitkä ja luoteissa pitkiä nystyjä, toisissa emin vartalo lyhyt ja luotin nystyt pieniä. Kun emin pää on pitkän vartalon päässä korkealla, ovat heteet matalalla ja päinvastoin; tällöin pölyttäjä kuljettaa helposti siitepölyä kukkatyyppien välillä heteistä emeihin. Erilaisten kukkien tuottama siitepöly on erikokoista: korkealla olevat heteet tuottavat suuria siitepölyhiukkasia, jotka jäävät vain pitkänystyiseen luottiin kiinni. Niissä riittää voimaa kasvattaa siiteputki pitkävartaloisen emin läpi. Matalaheteisten kukkien pienemmät siitepölyhiukkaset taas jaksavat kasvattaa siiteputken lyhytvartaloiseen emiin. Heterostylia voi olla monimutkaisempaa, esim. kukkatyyppejä voi olla kolme. Kuvallinen esitys heterostyliasta on sivulla 9.

Kummalliset kaksikotiset kukkakasvit



Jos vaikkapa Seepian toimittaja päättäisi lisääntyä, hän joutuisi etsimään tarkoitusta varten toisen, eri sukupuolta edustavan yksilön. Ihmisen sukusolut sisältävät aina 23 kromosomia. Tämä ei mitenkään riitä elinkelpoisen yksilön kasvamiseen, eikä itseään voi siittää.

Kuvitellaanpa vaivattomampi tilanne: toimittaja olisi kaksisukupuolinen eli ns. hermafrodiitti. Hänelle ei tuottaisi ongelmia sukupuuton uhatessa laatia itsestään jälkeläisiä.

Kukkivista kasveista suurin osa on hermafrodiitteja. Kaikki hermafrodiitit eivät kuitenkaan pölytä helposti itseään. Itse asiassa ne voidaan karkeasti jakaa kahteen suureen ryhmään, ristipölyttäjiin ja itsepölyttäjiin. Vain harvat kukkakasvit tuottavat yhtä paljon sisä- ja ristisiittoisia jälkeläisiä.

Itsepölytteisyys

Itsepölytteisyys on harvoin poikkeuksetonta. Esimerkiksi papu on pääasiassa itsepölytteinen, mutta tuottaa osan jälkeläistään ristipölytyksellä. Äärimmäi-

sen itsepölytteisiä ovat monet ns. kleistogamiset orvokkilajit. Kleistogamia merkitsee kukan avautumista vasta pölytyksen jälkeen.

Itsepölytyksessä jälkeläisen geneettinen materiaali köyhtyy, koska osa emokasvin geeneistä jää periytymättä. Emokasvilla saat- ta olla myös jokin peittyvä letaa- li¹⁾ tai muuten harmillinen geeni yhtenä kappaleena, jolloin sen vaikutus ei näy. Tämä geeni saattaa periytyä sekä naaras- että koirasga- metofyytin²⁾ mukana kaksinker- taisena jälkeläiselle, joka tällöin kuolee tai ainakin kärsii. Ilmiötä ku- vaa englanninkielinen termi in- breeding depression, suomeksi sisäsiittoisuuden aiheuttama heiken- tyminen. On huomattava, että itse- pölytteisten lajien genomi on jatku-

1) Elinkelvoton, kuoleman aiheuttava.

2) Kasvien yhteydessä käytettävät termit sporofyytti ja gametofyytti viittaavat ns. sukupolvenvaihteluun. Kukkakasveilla sporo- fyyttinen sukupolvi on "itse kasvi", gameto- fyyttinen sukupolvi taas sikiäin tai siitepöly- hiukkanen. Olennaista on, että sporofyytil- lä on täydellinen, kaksinkertainen kro- mosomisto "2n" ja gametofyytillä yksinker- tainen "n". Sukupolvenvaihtelun käsite saa mielekkyyttä kun tarkastellaan samaa il- miötä itiökasveilla. Esim. useimmilla saniai- silla gametofyyttinen sukupolvi on tärkeämpi (se mitä kutsumme "saniaiseksi").

van itsepölytyksen takia ylipäänsä köyhempi kuin DNA:n määrästä voisi päätellä.

Toisaalta itsepölytys tarjo- aa kasville keinon lisääntyä silloin- kin, kun muita saman lajin yksilöi- tä ei ole lähettävillä. Tämä on suu- ri etu mm. kolonisaation eli uusille alueille levittäytymisen kannalta. Mikäli ristipölytystä kuitenkin ta- pahtuu, ei geneettisen muuntelun ja siten runsaan sopeutuvaisuuden mahdollisuutta ole ratkaise- vasti rajoitettu.

Apomiksia ja kasvullinen lisääntyminen

Esimerkiksi monet heinät, voikukat ja karhunvatukat ovat apomiktisia lajeja. Toisin sanoen ne tuottavat siemeniä ilman hedel- möitystä. Tällöin kromosomisto ei puolitu sukusolun syntyessä, ja jäl- keläinen on emokasvin kloonin. apomiksia esiintyy usein yhtäai- kaa suvullisen lisääntymisen kans- sa. apomiksia ei tietenkään salli ge- neettistä muuntelua, mutta ei myöskään johda sisäsiittoisuuden haittoihin. Kasvulliseen lisääntymi-

seen (esimerkiksi rönkyjen ja maavarsien avulla) verrattuna apomiksilla on se etu, että siemenet voivat levitä kauas uusille kasvupaikoille.

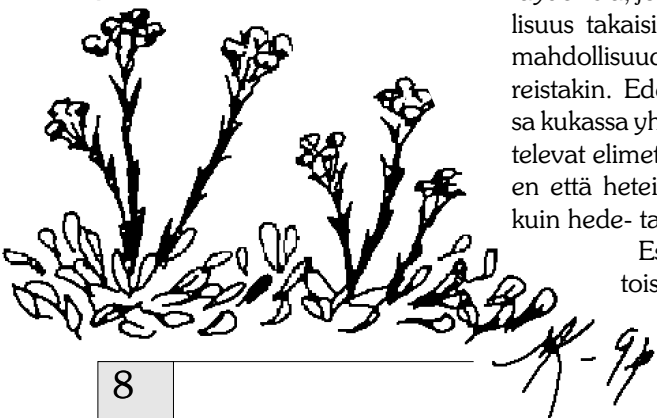
Itsepölytteisyyden tavoin on apomiksia tehokas lisääntymistapa stabiilissa ympäristössä, johon kasvi on hyvin sopeutunut.

Kaksikotisuus ilmiönä

Toiset kasvit ovat vähemmän kärkeäitä tuottamaan siemeniä ilman geneettistä muuntelua. Itsepölytystä voi ehkäistä eriaikaisuus, heterostylia tai muu kukan rakenteellinen ominaisuus, yksikotisuus, itseinkompatibiliteetti tai kaksikotisuus (katso sivu 6). Eläimillä kaksikotisuus on äärimmäisen yleistä, mutta kasveista kaksikotisina pidetään erilaisten arvioiden mukaan vain noin 2-12 prosenttia (n. 6% eli n. 14 620 lajia, Renner & Ricklefs [9]).

Tarkan osamäärän ilmoittamista vaikeuttaa paitsi se tosiasia, että kaikkia maailman kasveja ei suinkaan täysin tunneta, myös kaksikotisuuden määrittelyyn liittyvät ongelmat. Suuri joukko kasveja lisääntyy jollakin kaksikotisuuden kaltaisella mekanismilla (esim. gyno- ja androdieekkisyys, katso sivu 6). Hyvin yleistä on myös seksuaalinen epävakaus ja sukupuolen vaihto, jolloin jomman kumman tai joskus jopa molempien su-

Kuva 2: Asterikasveihin kuuluvan kaksikotisen kissankäpälän (*Antennaria dioica*) emikukat ovat valkoisia ja hedekukat vaaleanpunaisia. Kasvi on yleinen Suomessa valoisilla ja kuivilla paikoilla.



kupuolet yksilöt saattavat vaihtaa sukupuolta kokonaan tai osittain tai tuottaa hermafrodiittisia kukkia. Seksuaalisen epävakauden ilmenemiseen vaikuttavat esimerkiksi energiankulutus ja ravintetilanne.

Jotkut lajit ovat toiminnallisesti kaksikotisia, vaikka kukissa olisikin ylimääräisiä sukupuolielimiä. Esimerkiksi tietyillä viikunalajeilla "hedekysilöiden" emit eivät tuota siemeniä, vaan tarjoavat symbioottisille pölyttäjähyönteisille paikan munia. Emiäyksilöissä taas ei ole heteitä lainkaan.

Miksi valita kaksikotisuus?

Voidaan kysyä, miksi kaksikotisuus on näinkin harvinainen piirre kasvikunnassa. Jos verrataan sitä muihin sisäsiittoisuudenestomenetelmiin, havaitaan niiden olevan monin tavoin edullisempia. Eriaikaiset, heterostyliset ja itseinkompatibiilit kukat kykenevät periaatteessa jokainen tuottamaan hedelmän, kun taas kaksikotisen lajin hedekukat eivät tähän pysty. Lisäksi esimerkiksi itseinkompatibiliteetin ei tarvitse olla täydellistä, jolloin sisäsiittomahdollisuus takaisi kasville lisääntymismahdollisuudet kaukana lajitovereistakin. Edelleen hermafrodiittisissa kukissa yhdet pölyttäjiä houkuttelevat elimet palvelevat sekä emien että heteiden tavoitteita toisin kuin hede- tai emikukassa.

Esitämme kysymyksen toisin päin: miksi ihmeessä olla kaksikoti-

Kuva 1:

Hillan (*Rubus chamaemorus*) emikukkia (oikealla) on vain noin puolet hedekukien (alla) määrästä. Verho- ja terälehtiä kukissa on yleensä viisi, mutta joskus myös neljä tai kuusi. Hedelehtiä kukissa on yleensä 25 – 120 ja emilehtiä 3 – 35. Kukien tärkeimpiä pölyttäjiä ovat kukkakärpäset.



© Jouko Kortesharju



nen? Entä mikä yhdistää kaksikotisia lajeja?

Kaksikotiset kasvit ovat pääasiassa monivuotisia. Tämä tuntuu ymmärrettävältä: monivuotisella kasvilla ei ole kiirettä kukkia ja tuottaa jälkeläisiä heti, vaan se voi odotella onnistunutta pölytystä vuosikausia. Monivuotisen kasvin geneettinen muuntelu on sitä paitsi yksivuotista vähäisempää pitkän eliniän takia. Tämän voidaan ajatella asettavan korkeita vaatimuksia muuntelulle silloin kun sitä pääsee tapahtumaan.

Myös kasvin koko on suoraan verrannollinen kaksikotisuuden esiintymismäärään. Suuren yksilökoon ajatellaan johtavan helposti itsepölytykseen kasvin omien kukkien kanssa. Tällöin sisäsiittoisuutta pyrittäisiin jollain keinolla välttämään.

Kaksikotisuus on yleisintä tropiikissa ja harvinaistuu napoja kohti. Tämän oletetaan johtuvan monivuotisten kasvien (varsinkin puiden; trooppisista puista huomattava osa on kaksikotisia) ylei-

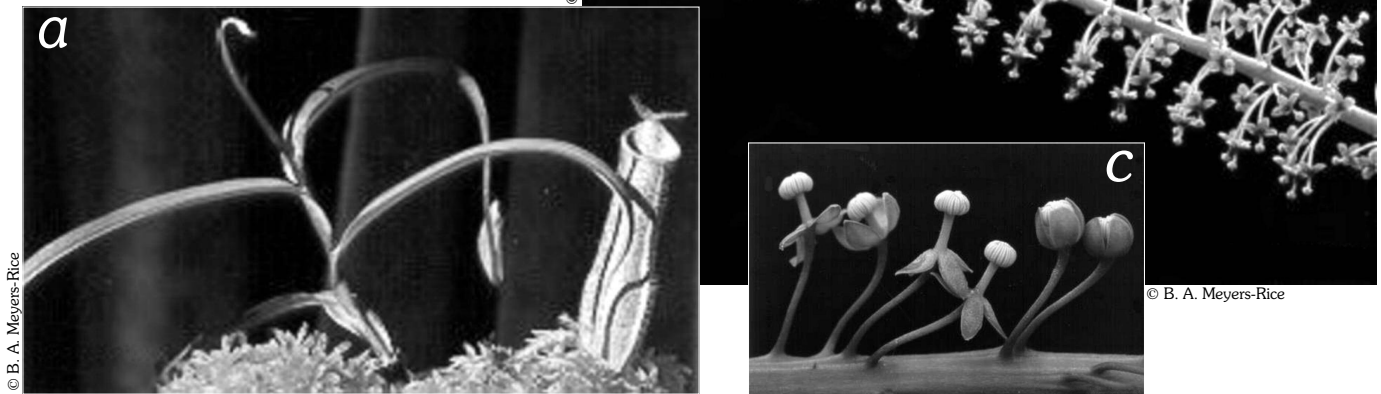
Kuva 3: Monien köynnösten tavoin myös trooppiset kannukasvit (*Nepenthes*) ovat kaksikotisia.

a: *Nepenthes gracilis*,

b: yleiskuva *Nepenthes x maximan* kukinnosta,

c: *Nepenthes ventriciosan* koiraspuolisia kukkia.

Kukat sijaitsevat mahdollisimman kaukana ansoista, jotta mahdolliset pölyttäjät eivät joutuisi saaliiksi.



syystä lämpimillä seuduilla. Onhan kylmä talvi monivuotiselle kasville melkoinen rasite. Toinen selitys ilmiölle liittyy kaksikotisten kasvien siementen leviämistapaan: kaksikotiselle kasville tyypillinen piirre on mehevien hedelmien tai marjojen tuottaminen. Tällainen hedelmä houkuttelee lintuja ruokailemaan ja samalla levittämään siemeniä. Tropiikissa siementen leviäminen lintujen välityksellä on huomattavasti tehokkaampaa kuin kylmemmillä ilmasto-työhykkeillä.

Pölytys

Kun tutkitaan, millaisia ominaisuuksia on samoihin taksoneihin³⁾ kaksikotisten kasvien kanssa kuuluvilla lajeilla, löydetään voimakkaita korrelaatioita mm. kaksikotisuuden, yksikotisuuden ja ns. abioottisen pölytyksen välillä. Tätä ilmiötä voimme yrittää selittää pölytystavan ominaisuuksilla: tuuli ja vesi kuljettavat siitepölyä sattumanvaraisesti, eläimiä varten kasvi taas pystyy laatimaan sen

3) Taksonomia merkitsee biologiassa eliöiden sukulaisuuden kuvaamista niiden ryhmittelyllä eriasteisiin 'sukulaisuusryhmiin' eli taksoneihin. Taksoneita ovat siis mm. laji, suku ja lahko.

muotoiset lisääntymiselimet, että siitepöly päättyy suurella todennäköisyydellä pölyttäjän kyytiin ja siitä edelleen seuraavaan kukkaan. Abioottisen pölytystavan siis oletetaan kuljettavan huomattavan osan kukan tuottamasta siitepölystä sen omiin sukuelimiin. Tämä aiheuttaisi itsepölytyksen tai itseinkompatiibelissä kukassa ehkä 'tukiksi' emit vieraalta siitepölyltä.

Yksi- ja kaksikotisuus ovat keskittyneet pikemmin primitiivi-

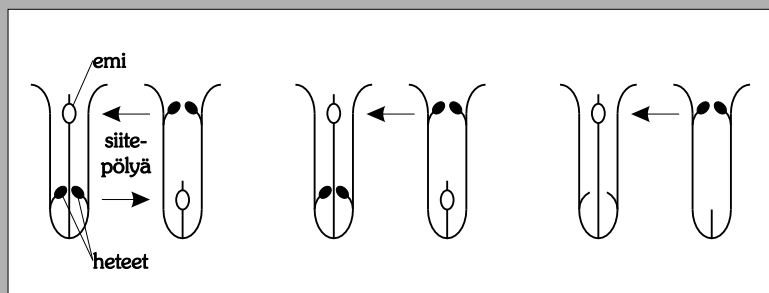
siin kuin pitkälle erikoistuneisiin taksoneihin ainakin kaksisirkkaisissa kasveissa. Tämä sopii yhteen edellä mainitun kanssa: pitkälle kehittyneiden kukkakasvien kukkien rakenne on usein tarkasti määritelty ja pölyttäjien toimintaa suosiaksiksi muotoiltu.

Kenties myös geneettinen tie yksisukupuolisia kukkia tuottavasta yksikotisesta lajista kaksikotiseen on vaivattomampi kuin hermafrodiittikukkia tuottavasta lajis-

Aivan erikoislaatuinen tapauskohtainen selitys kaksikotisuudelle on Beachin ja Bawan hypoteesi heterostylian evoluutiosta kaksikotisuudeksi.

Alkutilanteessa heterostylisten kukan pölyttäjät on erikoistunut "pitkäkäräinen" hyönteinen, joka kuljettaa siitepölyä kumpaankin suuntaan.

Oletetaan, että jossain kasvin esiintymisalueella hyönteisfauna muuttuu siten, että "pitkäkäräiset" hyönteiset kuolevat pois. Uudet "lyhytkäräiset" pölyttäjät eivät ulotu kukan alaosiin asti, jolloin siitepöly kulkee vain yhteen suuntaan. Tällöin heterostylisten kukan "matalat" emit ja heteet surkastuvat vähitellen pois tarpeettomina.



ta. Kaksikotisuus voisi heijastaa esim. siitepöly- ja siementuotannon kannattavuutta erilaisilla kasvupaikoilla, niin että tietyt kasvupaikat olisivat suosineet jomman kumman sukupuolen kukkien vähenemistä yksilössä.

Hyönteispölytteisten kaksikotisten kasvien kukat ovat tavallisesti tuulipölytteisten kasvien kukkien tapaisia: pieniä, yksinkertaisia ja vaatimattoman värisiä. Vaatimaton voimavarojen käyttö kukan muodostamiseen sopisi hyvin yhteen sen tosiasian kanssa, että kukkalehdet palvelevat kaksikotisuudessa ”epätaloudellisesti” vain yhtä sukupuolista tehtävää yhdessä kukassa.

Näyttävät ja monimutkaiset kukat ovat tunnusomaisempia hermafrodiittilajeille. Näissä käyvät pölyttäjät ovat usein erikoistuneita, ja kukka saattaa rakenteellaan ”valita” haluamansalaisen pölyttäjän. Erityisen selvä tehtävä pölyttäjän anatomialla on monissa heterostylisissä kasveissa.

Kaksikotisuuden on esitetty liittyvän ’erikoistumattomiin’ hyönteisiin, joilla ei ole mihinkään kukkarakenteeseen sopeutunutta ruumiinrakennetta ja jotka (ehkäpä juuri siksi) viettäisivät yhdessä kukassa möyrien kauankin. Kaksikotisuudella laji saa aikaan riittävän siitepölyvirran yksilöiden välillä. Kun hedekukassa emit eivät vangitse omaa siitepölyä eikä emikukassa oma siitepöly tuki emejä, voi järjestelmä olla edullinen itseinkompatibiliteettiin nähden.

Toinen hypoteesi liittyy tiettyjen mehiläisten hyvään muistiin ja mahdolliseen pesänsisäiseen kommunikaatioon runsaiden ruoka-apajien sijainnista. Jos hyönteiset ryhtyvät ahkerasti käymään hermafrodiittikasvin harvinaisen runsaskukkaisessa yksilössä ja vasta tämän ravinnonlähteen ehtyessä siirtyvät vaatimattomampiin yksilöihin, liikkuu siitepöly lähinnä ensimmäisistä kukista jälkimmäi-

siin. Tätä voisi seurata houkuttelevampien yksilöiden keskittyminen hedetoimintaan ja vaatimattomampien siementuotantoon.

Yleensä kaksikotisten kasvien hede- ja emikukkien suhde on epätasainen: emikukkia on tavallisesti vähemmän. Hillalla, joka on Suomessa yleinen kaksikotinen monivuotinen kasvi, emikukkia on vain noin kolmasosa kaikista kukista. Hillan pölyttäjät ovat nimenomaan edellämämainitun kaltaisia erikoistumattomia pölyttäjiä. Hillan emikukissa ei ole juuri lainkaan mettä, mikä antaa aiheutta olettaa, että pölyttäjät käyvät niissä vain ’vahingossa’, ulkonäön samankaltaisuuden vuoksi. Monien muidenkin hyönteispölytteisten kaksikotisten kasvien oletetaan ’huijaavan’ pölyttäjiä samalla tavoin.

Resurssiallokaatio

Myös voimavarain käyttöön liittyvät syyt yhdistetään kaksikotisuuden evoluutioon. Hermafrodiittikukkia tuottava yksilö joutuu jakamaan käytettävissä olevat varat kahden sukupuolisen tehtävän välillä. Kaksikotinen yksilö taas voi keskittyä omaan lisääntymistehtäväänsä.

Tarkastelemme tätä ns. re-

surssiallokaatiota lajinsisäisen kilpailun kautta. Siitepölyn tuottajana kasvin optimaalinen lisääntymisen merkitsee siitepölyn levityksen maksimointia. Siementämisen onnistumisen taas ratkaisee siemenen ja hedelmän tuottoon käytettävissä olevien resurssien määrä. Tällöin siitepölyn tuottajan etu on maksimoida pölytysten määrä. Mikäli siitepölyn leviäminen paranee riittävästi yksilön investoidessa pölyttäjien houkutteluun, sen kannattaa jättää emien tuotanto sikseen.

Jos vastaavasti siementen leviäminen paranee paljon toisten yksilöiden keskittäessä voimansa levittäjiä houkuttelevan hedelmän luomiseen, on näiden syytä unohtaa heteet. Tämä malli sopii mainiosti yhteen edellä esitetyn yksisuuntaisen siitepölyn kulun kanssa.

Edellisen pohdinnan valossa huomiota herättää esimerkiksi Steve Sutherlandin havainto, jonka mukaan itseinkompatibiileista hermafrodiittikukista tuottaa hedelmää vain n. 22%. Tämä ei poikkeakaan paljoakaan kaksikotisen kasvin hedelmien ja kukkien välisestä määräsuhteesta. Eikö tämä tue kasvien sukupuolista erilaistumista siinä tapauksessa, että yksilö voi-



Kuva 4: Kaksikotinen kanariantaatelipalmu (*Phoenix canariensis*) on läheistä sukua varsinaiselle taatelille (*Phoenix dactylifera*). Sen hedelmät ovat syötäviä, mutta eivät yhtä hyviä kuin oikeat taatelit.

si jotenkin vaikuttaa siihen, kumpi seksuaalinen tehtävä sille olisi optimaalinen?

Muita selityksiä

Geneettisesti kaksikotisuuden kehittyminen on paljon vaikeampaa kuin itseinkompatibiliteettijärjestelmän. Jo pienet hormonaaliset muutokset voivat saada aikaan sukupuolen vaihtumisen.

Myös tuholaitten torjuminen voi joissakin tapauksissa johtaa kaksikotisuuteen. Erikoisen esimerkki tästä on edellä mainittu viikunan funktionaalinen kaksikotisuus, jossa ”vale-emikukat” on sijoitettu optimaalisesti pölyttäjien tyyssijoiksi; nähtävästi yksikotisen viikunan toisenlainen kukkimistapa on tietyissä tuholaisfaunoissa alitis hyödyttömille emeihin muniville hyönteisille. Joidenkin kaksikotisten lajien tuholaiset ovat erikoistuneet hedekukkasilmuihin. Vaikka heteitä tällöin tuhoutuisikin huomattavasti, saattaa haitta olla vähäisempi kuin vastaavasti hermafrodiittisilmun tuhoutuessa, koska vain toinen lisääntymistoiminto häiriintyy ja siemeniä tuottava kukka on kuitenkin jäänyt koskemattomaksi.

Seksuaalinen kaksimuotoisuus ja segregatio

Kaksikotisilla kasveilla yleistä on seksuaalinen kaksimuotoisuus ja sijoittuminen erilaisille kasvupaikoille, ns. segregatio. Näiden voidaan ajatella heijastelevan eroja kasvien resurssienkäytössä. Rajoituksensa näille ominaisuuksille asettaa se, että kummankin sukupuolen on kuitenkin käytettävä samaa pölyttäjää. Voi olla, että kaksimuotoisuus ja

segregatio toimivat välineinä pölyttäjien kulkusuunnan määrittämisessä (hedekukkien preferoimiseksi, vrt. hillan emikukat aikaisemmin tekstissä).

Kuinka kaksikotinen kasvi kolonisoi?

Trooppisten saarten kasvisuon tutkimuksessa on havaittu, että kaksikotiset kasvit pystyvät todennäköisesti valtaamaan uusia, kaukaisia kasvupaikkoja eli kolonisoidaan suurin piirtein yhtä tehokkaasti kuin hermafrodiittiset ja apomiktisetkin lajit. Tämä tuntuu yllättävältä ottaen huomioon kaksikotisen kasvin hankalan siementuoton: ilman erisukupuolista lajitovertia ja onnistunutta pölytystä yksilöiden välillä siemeniä ei synny. Voidaan kuitenkin esittää seuraavia syitä kaksikotisten kasvien pärjäämiselle:

1) Kaksikotisuus on harvoin ehdotonta. Yksikotisia ja hermafrodiitteja yksilöitä esiintyy hyvin monissa kaksikotisissa lajeissa. Nämä poikkeusyksilöt eivät yleensä ole itseinkompatibileja. Kenties näillä harvinaisilla erikoistapauksilla on olennainen ekologinen tehtävä kolonisaatiossa. Toinen selitys nimenomaan sellaiselle seksuaaliselle epävakaudelle, että emikukat joskus tuottavat heteitä, olisi pölyttäjien houkuttelu emikukkiin. On lajeja, jotka tuottavat tähän tarkoitukseen hermafrodiitin näköisissä emikukissa steriiliä siitepölyä.

2) Kaksikotisten kasvien yleinen leviämistapa marjojen välityksellä voi auttaa asiaa: siementen levittäjä (yleensä lintu) syö kerralla kaikki marjassa olevat siemenet ja kuljettaa ne samalle seudulle. Tällöin kolonien muodostavat todennäköisesti molempien sukupuolten edustajat. On huomattava, että lähes kaikki kaksikotiset sammat levittävät itiönsä neljän kappaleen kotteissa, joissa on kaksi ”koiras-” ja kaksi ”naarasitiötä”.

3) Monet kaksikotiset kasvit ovat sitkeitä ja monivuotisia. Ne myös kasvattavat voimakkaasti esim. maavarttaan ja lisääntyvät suvuttomasti laajalle leviittäytyneen yksilön katkeillessa. Kasvit voivat siten odotella pölytystä vaik-

kapa kymmeniä vuosia. Esimerkiksi hilla kasvattaa pitkiä maavarsia, jotka katketessaan palasiksi muodostavat usean geneettisesti identtisen yksilön kloonin. Hillan suvullisen lisääntyminen on nykyisissä ekologisissa oloissa käytännöllisesti katsoen merkityksetöntä, ja hilla-kloonien iät ovatkin tuhansia vuosia.

Jaakko Kortesharju

Kirjallisuutta

- [1] Baker, H. G. & Cox, P. A. 1984. *Further thoughts on dioecism and islands*. Annals of the Missouri Botanical Garden 71: 244-253.
- [2] Barrett, S. C. H. 1984. *Variation in floral sexuality of dioecious Aralia (Araliaceae)*. Annals of the Missouri Botanical Garden 71: 278-288.
- [3] Bawa, K. S. 1980. *Evolution of dioecy in flowering plants*. Annual Review of Ecology and Systematics 11: 15-39.
- [4] Bawa, K. S. 1984. *The evolution of dioecy - concluding remarks*. Annals of the Missouri Botanical Garden 71: 294-296.
- [5] Beach, J. H. 1981. *Pollinator foraging and the evolution of dioecy*. The American Naturalist 118: 572-577.
- [6] Charnov, E. L., Smith, J. M. & Bull, J. J. 1976. *Why be an hermaphrodite?* Nature 263: 125-126.
- [7] Freeman, D. C., Lovett Doust, J., El-Keblawy, A., Miglia, K. J. & McArthur, E. D. 1997. *Sexual specialization and inbreeding avoidance in the evolution of dioecy*. The Botanical Review 63: 65-92.
- [8] Haber, W. A. & Bawa, K. S. 1984. *Evolution of dioecy in Sarauia (Dilleniaceae)*. Annals of the Missouri Botanical Garden 71: 289-293.
- [9] Renner, S. & Ricklefs, R. 1995. *Dioecy and its correlates in the flowering plants*. American Journal of Botany 82(5): 596-606.
- [10] Sutherland, S. 1986. *Floral sex ratios, fruit-set, and resource allocation in plants*. Ecology 67: 991-1001.
- [11] *What is apomixis?* (1998). <http://billie.harvard.edu/apomixis/apomixis.html>
- [12] *Genetics 364 Lectures - Lecture 2: Breeding Systems in Plants*. http://www.biology.ualberta.ca/courses/hp/gen364/ag_2.html
- [13] *Sex determination and self-incompatibility*. <http://www.css.orst.edu/CLASSES/CSS530/Unit15.htm>
- [14] Malcomber, S. (1996); *Gaertnera (Rubiaceae) - Using phylogenies to study the evolution of breeding systems*. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/gradstudents/malcomber/gaertweb.html>
- [15] *Evolution of Self-Fertilization*. <http://biology.queensu.ca/~biol206/selfing.htm>
- [16] Husband, B. (1999); *The Functional Significance of Dichogamy in Chamerion angustifolium*. <http://www.uoguelph.ca/botany/evollab/dichogamy.htm>
- [17] Won, H. & Renner, S. (2000); *Why so many dioecious species in Siparunaceae (Laurales)?* <http://www.botany2000.org/section13/abstracts/146.shtml>
- [18] Garbutt, K.; *Inbreeding depression in plants and its consequences*. <http://www.as.wvu.edu/~kgarbutt/Papers2/Inbreed.html>



Bioluminesenssi

Elävän valon salaperäinen maailma

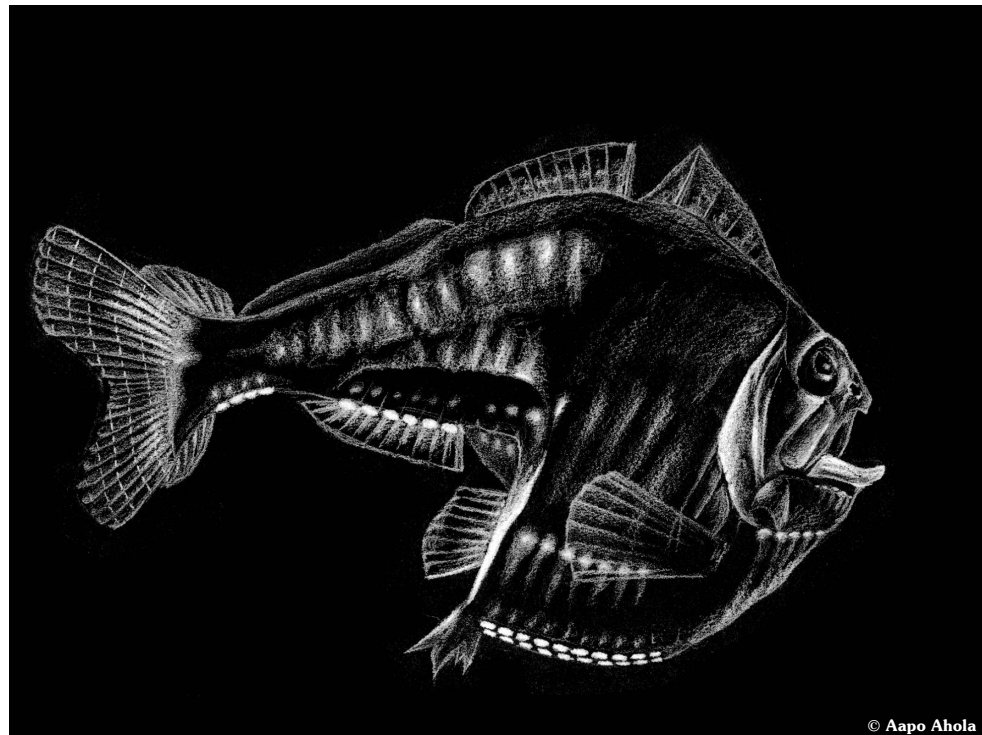
Madeiran saarella kalastajat houkuttelevat kaloja valoa tuottavien kalmarien paloilla, joita he kiinnostavat pitkien siimojensa tähden. Kalmarien tuottama valo on kylmää. Se on peräisin kemiallisesta reaktiosta, jonka sivutuotteena ei synny juuri lainkaan lämpöä. Valon kemiallista syntymistä elävissä organismeissa kutsutaan bioluminesenssiksi.

Bioluminesenssia tavataan lähes kaikissa eliöryhmissä, kuten bakteereissa, levissä, sienissä, alkueläimissä, hyönteisissä, nilviäisissä ja kaloissa. Valoa tuottavat eliöt kuitenkin puuttuvat esimerkiksi putkilokasveista ja maalla elävistä selkärangkaisista. Suurin osa valoa tuottavista eliöistä elää meressä.

Näkyä tai olla näkymättä

Eliöt käyttävät bioluminesenssia hyvin erilaisiin tarkoituksiin. Joillekin se on keino piiloutumiseen tai vihollisen hämäämiseen, toisille taas keino vastakkaisen sukupuolen houkutteluun. Joillekin eliöryhmille bioluminesenssin merkitystä voi vain arvailla.

Yleensä eläimet piiloutuvat väriä vaihtamalla, mutta myös valon avulla voi piiloutua: Saalistajat havaitsevat lähellä merenpintaa uivat kalat tummina silhouetteina yl-

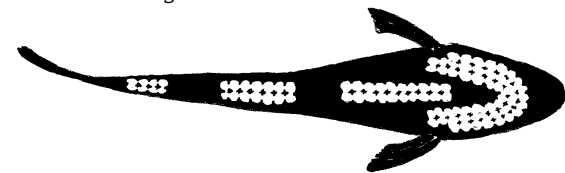


© Aapo Ahola

häältäpäin tulevaa valoa vasten. Helmiäiskaloilla (*Argyropelacus*) on vatsapuolellaan kaksi riviä valoelimiä, joiden tuottama valo on lähes yhtä kirkasta kuin veden läpi suodattunut auringonvalo. Nämä valot tekevät silhuetin selvästi vaikeammin havaittavaksi. [1] Myös eräät mustekalat ovat kehittäneet vastaavan menetelmän, mutta ne loistavat koko ruumiillaan.

Loistavien eliöiden määrä lisääntyy selvästi syvemmälle mentäessä. Monet syvänmerenkalat joutuvat tuottamaan valoa nähdäkseen, mutta sen tarkoituksena

Kuva 1: Syvänmerenhelmiäiskala (*Argyropelacus aculeatus*) sivulta (yllä) ja alhaalta (alla). Valoelinten tuottama valo auttaa kalaa sulautumaan veden pinnan läpi kuultavaan auringon valoon.



voi olla myös esimerkiksi saaliin houkutteleva.

Syvänmerenkrotti on yksi erikoisimmista syvänmerenkalaisista. Se ui koko elämänsä ajan suu auki odottaen, että sen valoelimen houkutteleva saalis uisi sisään.

Luminesenssi

Luminesenssi tarkoittaa tapahtumaa, jossa atomin tai molekyylin viritystila purkautuu, ja atomi palaa alemmalle energiatasolle vapauttaen ylimääräisen energian valona. Jos luminesenssi tapahtuu heti virittymisen jälkeen, sitä kutsutaan *fluoresenssiksi*. Pitkän ajan päästä tapahtuvaa luminesenssia kutsutaan *fosforenssiksi*. Viritystilan aiheuttaneen energialähteen mukaan luminesenssi luokitellaan seuraavasti: [14]

Fotoluminesenssi

Fotoluminesenssissa atomiin osuva fotonin virittää sen. Viritystilan purkautuessa voi syntyä joko samanlainen fotonin, kaksi tai useampia fotoneita, joiden yhteenlaskettu energia on yhtä suuri kuin alkuperäisen, tai pienempienerginen fotonin, jolloin osa energiasta muuttuu lämmöksi. Fotoluminesenssia esiintyy muun muassa fosforipitoisissa kivissä ja pimeässä loistavissa tarroissa (fosforenssi) sekä hampaissa ja monilla valkaisevilla pesuaineilla pestyissä vaatteissa, kun niitä tarkastellaan ultraviolettivalossa.

Kemiluminesenssi

Kemiallisessa reaktiossa syntyvän reaktiotuotteen konfiguraatio ei ole optimaalinen, jolloin se hetken kuluttua muuttaa muotoaan ja emittoi samalla fotonin. Bioluminesenssi on kemiluminesenssin erikoistapaus.

Elektroluminesenssi

Elektroluminesenssi syntyy kaasussa, joka on voimakkaassa sähkökentässä. Se esiintyy muun muassa salamisissa, loistelampuissa ja Pyhän Elmon tulella.

Triboluminesenssi

Triboluminesenssi aiheutuu eräiden materiaalin fysikaalisesta ärsyttämisestä, kuten venyttämisestä, hankaamisesta ja rikkomisesta.

Sonoluminesenssi

Sonoluminesenssi syntyy joissakin orgaanisissa nesteissä, kun ne altistetaan ultraäänelle.

Krotilla on pitkät hampaat, jotka ovat tavallisesti kääntyneet sisään päin helpottaen näin saaliin sisään pääsyä. Kun saalis ui sisään, hampaat lokahtavat pystyasentoon sulkien saaliin kalterien taakse. Aikuiset Krotit syövät yleensä vain kerran elämässään, ja syötyään ne ovat valmiita tuottamaan jälkeläisiä.

lähettämänsä valo. *Malacosteus*-suvun kaloilla on silmissään toisenlaista proteiinia, joka muuttaa valon takaisin siniseksi, jolloin ne voivat havaita sen tavallista sinistä pigmenttiä sisältävillä aistinsoluillaan. Suku *Aristostomias* näyttää ratkaisseensa ongelman tavallisemmalla tavalla, ja kehittäneen itselleen punaista pigmenttiä.

Suurin osa meressä esiintyvistä bioluminesenssista on väriltään sinivihreää, sillä merivesi suodattaa muut aallonpituudet nopeasti pois. Samasta syystä monet eliöt aistivat vain sinistä valoa. *Malacosteid*-heimon kalat ovat oppineet hyödyntämään tätä ominaisuutta: Ne tuottavat silmien alapuolella sijaitseissa valoelimissään punaista valoa. Vaikka punainen valo ei etenekään merivedessä pitkälle, se auttaa kuitenkin kalaa näkemään saaliseläimet niiden huomaamatta. Lisäksi näillä kaloilla on erillinen valoelin, jossa ne tuottavat tavallista sinivihreää valoa.

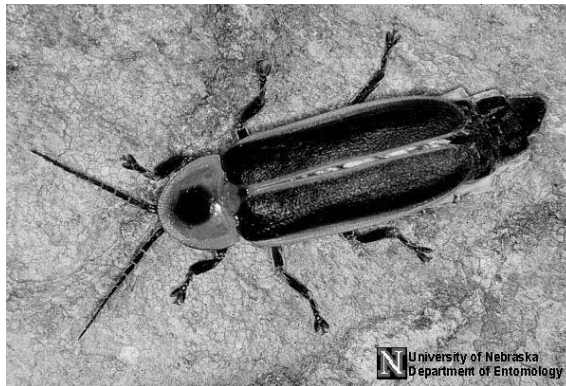
Malacosteid-heimon kalojenkin valo syntyy sinisenä, mutta niiden valoelimissä on fluoresoivaa proteiinia, joka absorboi sinisen valon ja emittoi punaista. Tämä ei kuitenkaan vielä riitä, vaan kalojen on pystyttävä myös näkemään

Kohtalokas myrkkyy

Pariuduttuaan erään tulikärpäs, *Photuris pennsylvanican* naaras muuttaa välähdyksuviotaan, ja alkaa vastata *Photinus pyralis* -koiraiden signaaleihin. Kun hämääntynyt koiras laskeutuu naaraan viereen paritellakseen, naaras tappaa koiraan ja syö sen. Tämä johtuu mitä ilmeisimmin *P. pyraliksen* sisältämästä Bufagiiniksi kutsutusta vaarallisesta myrkyistä, joka suojaa tulikärpistä mm. lintuja ja hämähäkkejä vastaan. Syömällä yhden *P. pyraliksen* *P. pennsylvanica* saa sekä itselleen että munilleen myrkyntäntäman suojan. *P. pyraliksen* oma myrkkyy voi siis koitua sen kohtaloksi.

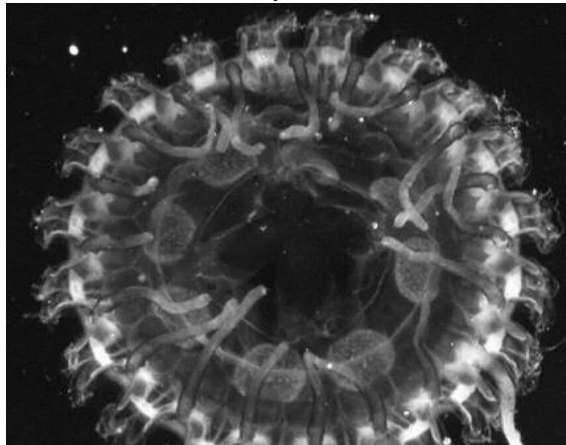
Sama myrkkyy on tappanut yhdysvalloissa myös lukuisia lemmikkiliskoja. Tulikärpäsiä on helppo pyydystää, ja siksi niitä onkin syötetty monille kaikkiruokaisille hyönteissyöjäliskoille, joiden alkuperäisellä elinalueella ei elä tulikärpäsiä, eivätkä ne siksi osaa niitä varoa.

Lusibufogiini muistuttaa rakenteeltaan sormustinkukan myrkyä, digitaalisglykosideja, joita oikein annosteltuna voidaan käyttää sydänlääkkeenä. Jo yksi tulikärpäs sisältää tappavan annoksen. [13, 19]



Kuva 3: Tämä yhdysvalloissa erittäin yleinen tulikärpäs (*Photinus ignitus*) sisältää tarpeeksi myrkyä kookkaan lemmikkiliskon liskon tappamiseen.

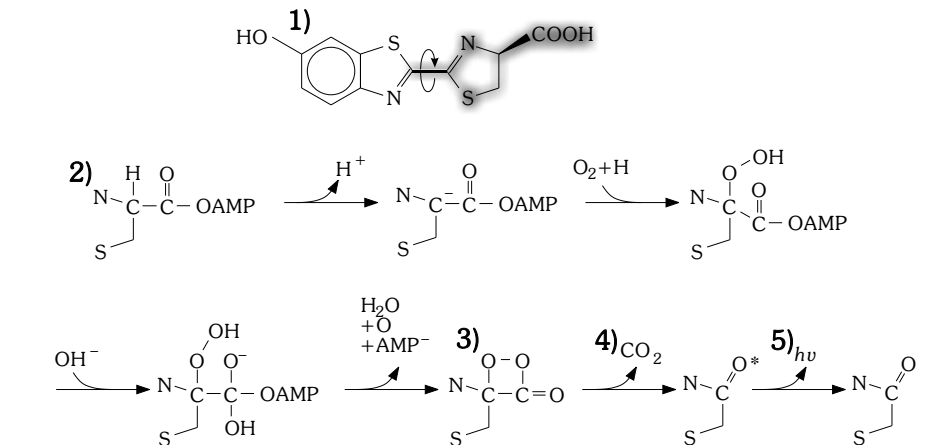
Kuva 4: Noin 3 cm pitkä syvänmeren meduusa *Atolla vanhoeffeni* esiintyy kaikkialla maailmassa. Häiritynä se voi tuottaa uskomattoman valonäytöksen.



© Steven Haddock

Kiiltomadot

Kiiltomadot (Lampyridae) ovat pieniä noin 10 – 20mm pituisia kovakuoriaisia, joihin kuuluu parituhatta lajia. Suomessa elää melko yleisenä *Lampyris noctiluca* eli ns. eurooppalainen kiiltomato. Eniten kiiltomatoja esiintyy kesäkesällä aukeiden reunoilla, mutta niiden löytäminen on helpompaa elokuussa, jolloin iltayöstä kiiltomatojen parhaaseen lentoaikaan on jo riittävän pimeää. Kaikkein voimakkaimmin loistavat siivettömät noin 20 mm pitkät naaraat, jotka kiipeävät heinäkorsiin houkuttelemaan lentäviä runsaan kymmenen millimetrin mittaisia koiraita luokseen. Kiiltomatojen valo syntyy vatsapuolella sijaitsevassa kolmen läpikuultavan solukerroksen muodostamassa ns. valoelimessä, jonka naaras kääntää ylöspäin koirasta houkutellessaan. Myös koiraat, naarasta muistuttavat toukat ja jopa munat loistavat, vaikkakin naarasta heikommin. Sekä toukat että aikuiset syövät



Kuva 5: Kiiltomatojen lusiferiini (1) (Sidos, jonka ympäri kiertäminen tapahtuu (kts. laattikko s. 17) on merkitty kiertävällä nuolella ja aktiivinen osa harmaalla taustalla) sekä sen oletettu lusiferaasin katalysoima hapettumisreaktio (vain aktiivinen osa näkyvissä): AMP kiinnittyy lusiferiiniin(2). Lusiferiinin aktiiviseen kohtaan muodostuu peroksidirengas (3), joka hajoaa karbonyyliyhdyksi ja hiilidioksidiksi (4). Reaktiossa vapautuu niin paljon energiaa, että karbonyyliyhdyksen happiatomi jää virittyneeseen tilaan. Viritystilän purkauksessa syntyy valoa (5). (Reaktioyhtälö on muodostettu lähteiden [7, 12] perusteella.)

maakotiloita. Toinen Suomessa elävä kiiltomatolaji, Pikkukiiltomato (*Phosphaneus hemipterus*), on hyvin harvinainen, ja sen elintavat tunnetaan huonosti.

Pohjois-Amerikassa ja Etelä-Euroopassa elää tulikärpäsiiksi kutsuttuja samaan heimoon kuuluvia hyönteisiä, jotka ovat kehittäneet paljon monimutkaisempia viestintämenetelmiä. Esim. pohjoisamerikkalaisen *Photinus pyralis* koiras lentää ja väläyttää valoaan säännöllisin väliajoin (n. 5,8s [1]). Kun maassa odottava naaras näkee valon, se väläyttää takaisin noin kahden sekunnin kuluttua (lämpötilasta riippuen), jolloin koiras lähtee lentämään naarasta kohti väläyttäen hetken kuluttua uudestaan, johon naaras taas vastaa. Tämä ehtii yleensä tapahtua useita kertoja ennen kuin koiras pääsee naaraan luo.

Paikalla on kuitenkin myös muita koiraita. Kuinka koiras välttää erehdyksen? On havaittu, että koiras tunnistaa naaraan vastaukseen kuluva ajasta, ja erehdys voi tapahtua vain, jos toinen koiras sattuu väläyttämään valoaan täsmälleen kahden sekunnin kuluttua, mutta tällöinkin suunta korjaantuu heti seuraavan välähdyksen yhteydessä. Välähdyksen välinen aika kuten myös välähdyksen muoto (kuva) ja aallonpituus ovat lajikohtaisia.

Luminesenssin kemiaa

Luminesenssi syntyy, kun virittyneessä tilassa oleva atomi tai molekyyli palaa takaisin normaaliin tilaan. Elektroni, joka molekyylin virittyessä on siirtynyt ulommalle

Hapen välttämättömyyden bioluminesenssille voi todeta esimerkiksi laittamalla luminoivia bakteereita tai mesisien rihmastoa purkkiin ja pumppaamalla sen tyhjäksi. Valo himmenee ilman ohetessa ja sammuu lopulta kokonaan. Kun astiaan taas päästetään ilmaa, syntyy salaman välähdyksiä muistuttava äkillinen valonväläys, kun kaikki hapenpuutteen aikana syntynyt lusiferiini hapettuu kerralla. Tämän jälkeen valon voimakkuus palaa normaalille tasolle.



Kuva 6: Erään pohjoisamerikkalaisen tulikärpäslajin (*Photinus pyralis*) koiras väläyttelee valoaan.

© J. E. Lloyd

kuorelle, palaa takaisin alemmalle kuorelle¹⁾, jolloin ylimääräinen energia vapautuu valona. Viritystilan saavuttamiseen tarvitaan kuitenkin paljon energiaa. Tarpeeksi suuren energiamäärän vapautuminen yhden reaktioaskelen aikana on hyvin harvinaista²⁾. Bioluminesenssin mahdolliseksi syntymekanismit on tarjottu kahta vaihtoehtoa [12]:

1. Elektroninsiirtoreaktiossa negatiivisesti varautunut ioni luovuttaa positiiviselle ionille elektronin. Tällöin saattaa vapautua tarpeeksi energiaa jälkimmäisen viritymiseen. Välittömästi tämän jälkeen viritystila purkautuu ja energia vapautuu valona.

2. Tarvittava energia voi myös vapautua neliatomisen peroksidirenkään hajotessa. Peroksidirenkässa on kaksi toisiinsa yksinkertaisilla sidoksilla liittyntä happiatomia sekä kaksi hiiltä. Renkaan hajotessa muodostuu yleensä hiilidioksidiä ja jäljelle jää esteriryhmä. Voimakasta näkyvää va-

1) Virittyminen voi tapahtua myös elektroniparin toisen elektronin siirtyessä saman pääkuoren toiselle alakuorelle ja sen spinin kääntyessä vastakkaiseksi.

2) Jos energia vapautuu useamman askelen aikana, se ei riitä virittämään atomia vaan vapautuu lämpönä.

MEDKNILYGP EPFHPLADGT AGEQMFYALS RYADISGCIA LTNAHTKENV LYEEFLKLSC
RLAESFKKYG LKQNDTIIVC SENGLOFFLP LIASLYLGII AAPVSDKYIE RELIHSLGIV
KPRIIFCSKN TFQKVNIVKS KLKYVETIII LDLNEDLGGY QCLNNFISQN SDINLDVKKF
KPNSFNRRDQ VALVMFSSGT TGVSKGVMLT HKNIVARFVSH CKDPTFGNAI NPTTAILTVI
PFHHGFGMTT TLGYFTCGFR VALMHTFEEL LFLQSLQDYK VESTLLVPTL MAFFPKSALV
EKYDLSHSKE IASGGAPLSK EIGEMVKKRF KLNFRVQGYG LTETTSAVLI TPDTDVRPGS
TGKIVPFHAV KVVDPDTGKI LGPNETGELY FKGDIMMSKY YNNEATKAI INKDGWLRSG
DIAYYDNDGH FYIVDRKSL IKYKGYQVAP AEIEGILLQH PYIVDAGVTG IPDEAAGELP
AAGVVVQTGK YLNEQIVQNF VSSQVSTAKW LRGGVKFLDE IPKGSTGKID RKVLRQMFEE
HKSCL

Kuva 7: Erään pohjoisamerikkalaisen tulikärpäsen (*Photuris pennsylvanica*) 545 aminohappoa sisältävän lusiferaasin aminohappojärjestys. [26]

loa tuottava bioluminesenssi näyttäisi olevan yhdistelmä näistä kahdesta: molekyylin sisällä tapahtuu elektronin siirto, joka laukaisee peroksidirenkään hajoamisen. [12]

Näkyvän bioluminesenssin voi yleistää reaktioksi, jossa lusiferiiniksi³⁾ kutsuttu aine hapettuu lusiferaasi-entsyymin vaikutuksesta oksilusiferiiniksi, joka virittyy. Suurin osa kemiallisesta energiasta vapautuu valona viritystilan purkautuessa, ja vain pieni osa muuttuu lämmöksi reaktion aikaisemmissa vaiheissa.

Erilaisten lusiferiinien suu-
resta määrästä voi päätellä, että bioluminesenssi on syntynyt evoluutiohistorian aikana itsenäisesti noin 30 kertaa [12]. Lähes kaikille bioluminesenssireaktioille näyttää

3) Luciferin ⇔ lat. valon kantaja

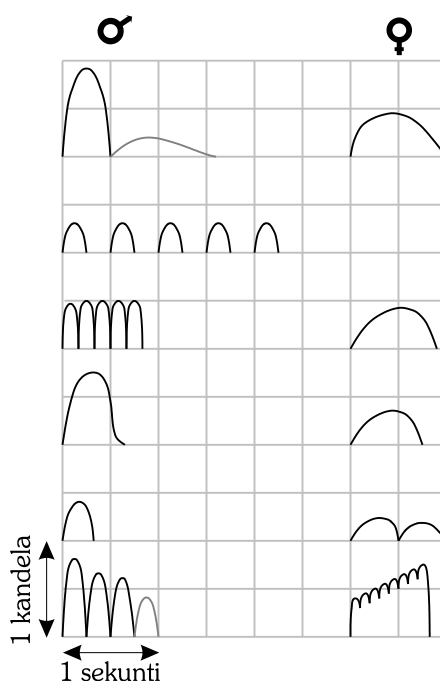
kuitenkin lusiferiinin ja lusiferaasin lisäksi olevan yhteistä happimolekyylin osallistuminen reaktioon sekä läheisen yhteys soluhengitykseen.

Lusiferaasin emäsjärjestys on erilainen kaikilla eliöillä, mutta lusiferiinejä lienee yhteensä vain joitakin kymmeniä, joista ainakin seitsemän rakente tunnetaan tarkasti [12]. Osittain tämä johtunee siitä, etteivät kaikki eliöt

A	Alaniini
B	Asparagiini tai asparagiinihappo
C	Kysteini
D	Asparagiinihappo
E	Glutamiinihappo
F	Fenylalaniini
G	Glysiini
H	Histidiini
I	Isoleusiini
K	Lysiini
L	Leusiini
M	Metioniini
N	Asparagiini
P	Prolini
Q	Glutamiini
R	Arginiini
S	Seriini
T	Treoniini
V	Valiini
W	Tryptofaani
Y	Tryosiini
Z	Glutamiini tai glutamiinihappo

itse tuota bioluminesenssiin tarvittavia kemikaaleja. Monien lajien valoelimissä elää symbioottisia bakteereita, toiset taas syövät va-

Kuva 8: Tulikärpästen välähdykskuvioita. Suomalaiset kiiltomadot puuttuvat listasta, sillä ne tuottavat jatkuvaa valoa. Koiraan ja naaraan välähdyksen väliset aikasuhteet eivät näy kuvassa.



Pyractomena borealis

Pyractomena angulata

Pyractomena lucifera

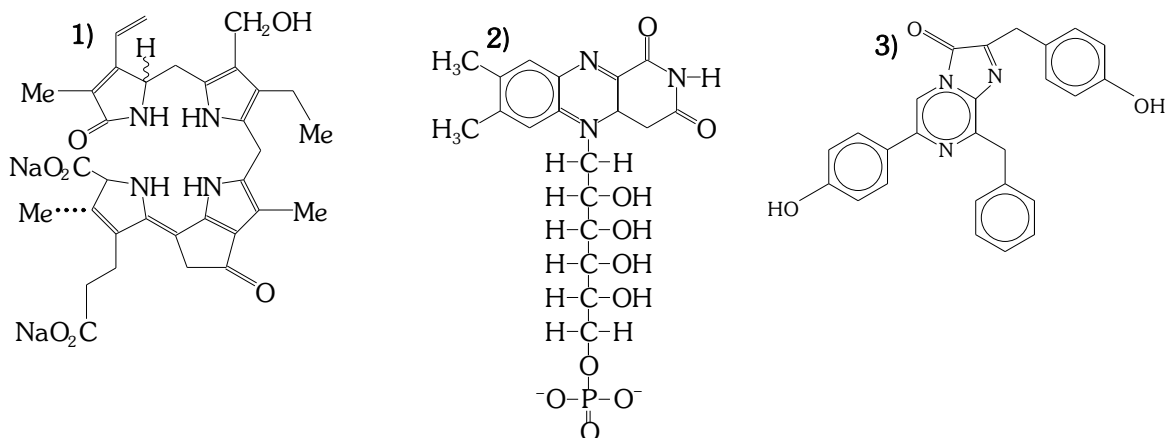
Photinus pyralis

Photinus marginellus

Photuris pennsylvanica

Synkronismi

Voisi kuvitella, että tulikärpästen määrätty vastausaika johtaisi helposti synkronismiin usean naaraan vastatessa samaan väläykseen. P. pyralisella tämä on kuitenkin hyvin harvinaista, vaikka ilmiö onkin onnistuttu tuottamaan keinotekoisesti. Eräiden aasialaisten tulikärpälajien koiraat sitä vastoin suorastaan pyrkivät synkronismiin. Ne kerääntyvät illalla puihin, ja alkavat väläytellä valoaan tasaisin välein. Alkuillasta välähdykset sattuvat täysin epätahdissa, mutta illan edetessä ne muodostavat yhä laajempia synkronoituja ryhmiä, kunnes koko puu välkkyi tahdistetusti. Vie-
reisissä puissa välähdykset ovat myös keskenään synkronissa, mutta eri tahdissa toisen puun kanssa. [] Näillä tulikärpäsillä välkkyminen alkaa uudestaan joka ilta, mutta esimerkiksi Colophotia-
suvun koirailta se saattaa pysyä muuttumattomana viikkokausia häiriötekijöistä riippumatta. [1]

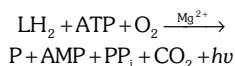


Kuva 9: Ertlaisia Lusiferiineja: 1) Panssarisiimaeliöiden lusiferiini, jonka uskotaan olevan klorofyllin johdannainen. Sen hapettumista estävä lusiferiininsitojaproteiini reagoi pH:n muutoksiin. 2) Bakteerien lusiferiini on pelkistynyt flaviinimononukleotidi (FMNH₂), joka tavallisesti toimii soluaineenvaihdunnassa vedyn siirtäjänä. Joissakin bakteereissa se osallistuu bioluminesenssireaktioon hapettuessaan yhdessä erään pitkäketjuisen alfaattisen aldehydin kanssa. 3) Coelenterasiini, joka osallistuu mm. aequoriinin muodostamiseen.

loa tuottavia eliöitä, joiden lusiferiinin tai lusiferaasin ne käyttävät omaan bioluminesenssiinsä. Evoluutio ei myöskään mahdollista lusiferiinin rakenteen muuttumista kovin helposti, sillä monilla lusiferiineilla jopa konformaatioisomeereilta puuttuu kyky tuottaa valoa.

Energiaa ATP:stä

Kiiltomatojen bioluminesenssireaktiossa tarvittava energia saadaan adenosiinitrifosfaatista (ATP).



ATP hajoaa pyrofosfaatiksi (PP_i) ja AMP:ksi, joista jälkimmäinen reagoi lusiferiinin (LH₂) kanssa muodostaen lysiferyyliadenylaattimolekyylin. Molekyylin aktiiviseen kohtaan muodostuu peroksidirengas, joka hajoaa hiilidioksidiksi ja karbonyyliryhmäksi vapauttaen energiaa. Näin syntynyt oksilusiferiini (P) virittyy ja emittoi fotonin viritystilän purkauksessa. (ks. kuva 4) Lusiferaasi katalysoi sekä lysiferyyliadenylaatin muodostumista että peroksidirengaan hajoamista. Lusiferaasin lisäksi reaktio edellyttää magnesiumionien läsnäoloa. Emittoidessaan fotonin oksilusiferiini

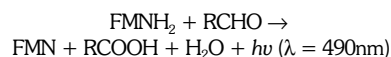
on vielä kiinni lusiferaasissa. [12]

Kiiltomatojen bioluminesenssireaktio on yksi tehokkaimpia. Sen hyötysyhyde on noin 0,92 eli 92% energiasta vapautuu valona. Ideaalisissa olosuhteissa fotonit saattaa syntyä jopa yksi jokaista hapettunutta lusiferiinimolekyyliä kohden, mutta yleensä tuotanto ei ole näin hyvä.

Bakteerit

Luminoivia bakteereita elää kaikkialla meressä. Ne tuottavat valoa kuitenkin vain tiheissä kasvustoissa, ja niiden loisteen voi havaita esimerkiksi mädäntyneessä kalassa, jossa bakteerit ovat päässeet kasvamaan tarpeeksi runsaslukuisiksi. Bakteereista parhaiten tunnettuja ovat meressä elävät *Vibrio harveyi*, *V. fischeri*, *Photobacterium phosphoreum* ja *P. leiognathi* sekä maalla elävä *Xenorhabdus luminescens* [17].

Bakteerien bioluminesenssi on erityisen läheisessä yhteydessä soluaineenvaihduntaan, sillä niiden lusiferiininä toimii pelkistynyt flaviinimononukleotidi (FMNH₂), joka tavallisesti toimii vedyn siirtäjänä. [10, 18] Bakteereissa tapahtuva lusiferaasin katalysoima luminesenssireaktio voidaan yleistää seuraavasti:



missä RCOOH on pitkäketjuinen alifaattinen aldehydi, jonka hapettuminen kuuluu välttämättömänä osana luminesenssireaktioon. [10, 17, 18]

Monet suuremmat eliöt elävät symbiootissa suhteessa valaisevien bakteerien kanssa. Näillä on ihanteelliset isännän kasvulosuhteet valoelimissä. Erään kalmarin (*Euprymna scolopes*) valoelimissä elää *Vibrio fischeri* -bakteereita. Näitä bakteereita on kaikkialla merivedessä noin 100 kappaletta millilitrassa, mutta tällöin ne eivät kuitenkaan tuota valoa. Valon tuotanto alkaa vasta, kun bakteeritiheys nousee 10¹⁰ – 10¹¹ soluun/ml kuten esimerkiksi valoelimissä.

Koska *V. fischeri* valon tuotanto liittyy symbiootiseen suhteeseen, se on turhaa bakteerien eläessä vapaana merivedessä tai vasta kehityksessä olevissa valoelimissä, joiden bakteerikanta ei muutenkaan olisi tarpeeksi vahva tuottamaan merkittävää valomäärää. Niinpä bakteerit ovatkin kehittäneet erityisen keinon muiden bakteerien läheisyyden aistimiseksi.

Bakteerit tuottavat autotindusiojaksi⁴⁾ kutsuttua molekyyliä, joka rakenteensa vuoksi pystyy va-

paasti kulkemaan solukalvon läpi. Kun bakteereita on harvassa, autoindusioija diffundoituu ympäröivään veteen, mutta tiheissä kasvustoissa solujen välinen tila alkaa täyttyä, ja autoindusioijaa siirtyy yhä enemmän takaisin solujen sisälle.

Kaikkien *V. fischerin* luminesenssigeenien toimintaa säätelee luxR:ksi kutsuttu proteiini, jota on jatkuvasti solun solulimassa noin 500 molekyyliä. luxR:ssä on kaksi aktiivista kohtaa, joista toinen reagoi autoindusioijan ja toinen DNA:n lux-operonin kanssa. Kun autoindusioija kiinnittyy luxR:ään, se aktivoituu ja käynnistää luminesenssiin tarvittavien proteiinien tuotannon. Samalla syn-

4) Autoindusioijasta käytetään nimityksiä N-(3-oksoheksanoyyli) homoseriinilaktoni tai β -ketokarboxyylilaktoni

tyy lisää autoindusioijaa, joten sen määrä kasvaa entisestään. [17]

Symbioottisten bakteerien tuottaman valon säätely on yleensä mekaanista: Valon pääsy ulos valoelimistä estetään esimerkiksi suljinlällä. Eräillä eliöillä symbioottiset bakteerit elävät valoelimen solujen sisällä eli ovat evoluutiossa soluelimiksi⁵⁾. Tällöin eliöt voivat säädellä valonvälähdyksiä valoelinsolujen lähettämien ärsykkeiden avulla. Tarkkaa säätelymekanismia ei kuitenkaan tunneta. [12]

Panssarisiimaeliöt

Panssarisiimaeliöt ovat pieniä vedessä keijuvia eliöitä, jotka mekaanisesti ärsytettyinä synnyttävät valonväläyksiä.

Hankajalkaiset ovat panssa-

risiimaeliöiden luonnollisia vihollisia, mutta siimaeliöt ovat kehittäneet ainutlaatuisen puolustusmekanismin: Kun hankajalkaiset lähestyvät siimaeliöparvea, ne aiheuttavat veteen virtauksia, jotka laukaisevat siimaeliöiden bioluminesenssin.

Valo puolestaan houkuttelee paikalle kaloja, jotka syövät hankajalkaiset pois häiritsemästä. Näin kalat ja panssarisiimaeliöt hyödyttävät toinen toisiaan.

Monien muiden eliöi-

5) vrt. aitotumallisten solujen evoluutio



Kuva 10: Eräs kokonaikantaisten alaluokkaan (*Holobasidiomycetidae*) kuuluva lahottajasieni. Sieni on kuvattu päivänvalossa (yllä) ja omassa valossaan (alla). Valon merkitystä sienille ei tunneta, mutta on ehdotettu, että se houkuttelisi hyönteisiä leivittämään itiöitä. Tämänkin kuvan sienessä ainoastaan itiöistä tuottavat heltat loistavat.



den tavoin panssarisiimaeliöiden bioluminesenssi on läheisessä yhteydessä soluaineenvaihduntaan ja fotosynteesiin. Niiden tuottaman valon voimakkuus riippuu aurinkonvalon määrästä edellisestä päivästä. Mitä enemmän aurinkoa ne ovat saaneet, sitä kirkkaammin ne loistavat. Panssarisiimaeliöiden lusiferiiniin muistuttaa rakenteeltaan klorofylliä, jonka johdannainen sen arvellaankin olevan.

Panssarisiimaeliöt säätelevät bioluminesenssireaktiota nk. lusiferiiniinsitojaproteiinin avulla. Normaali-pH:ssa (8) proteiini sitoutuu lusiferiiniin estäen näin sitä reagoimasta, mutta pH:n laskiessa kuuteen proteiini menettää toimin-

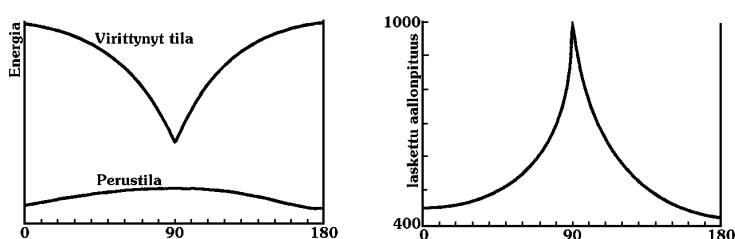
Väri vaihtelua

Bioluminesenssin väri vaihtelee merkittävästi eri kiiltomato- ja tulikärpälajien välillä, vaikka ne käyttävät samaa lusiferiiniä. Valon aallonpituus riippuukin pääasiassa jokaiselle lajille ominaisesta lusiferaasin rakenteesta. Lisäksi ulkoisten tekijöiden kuten lämpötilan, matalan pH:n tai metalli-ionien on todettu voivan nostaa aallonpituutta normaalista vihreästä (552 nm – 528 nm) jopa punaiseen (noin 610 nm). [4]

Kiiltomadon oksilusiferiinin aktiivinen osa on tavallisesti samassa tasossa muun rungon kanssa. Se pääsee kuitenkin helposti kiertymään sitä muuhun runkoon yhdistävän hiili-hiili-sidoksen ympäri siten, että molekyylin energia kasvaa vain vähän, sillä sidoksen lähellä ei ole kiertymistä estäviä vetyatomeita. Kun lusiferiini on sitoutuneena lusiferaasi-entsyymiin, entsyymien vetyatomit muodostavat vetysidoksia lusiferiinin typpi- ja rikkiatomeiden kanssa ja pakottavat näin sen aktiivisen kohdan tiettyyn kulmaan muuhun runkoon nähden.

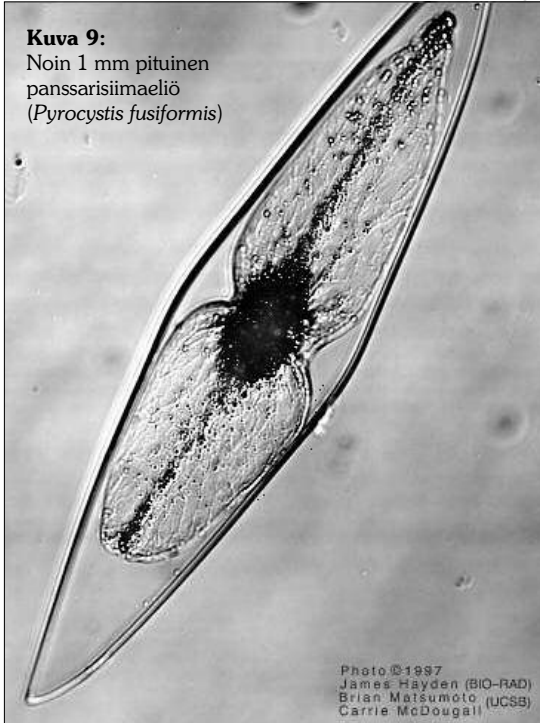
Lusiferiinin virittyessä tilanne kuitenkin muuttuu. Tällöin eri kiertokulmia vastaavat molekyylienergiat eivät olekaan enää lähellä toisiaan, vaan 90 asteen kiertokulma osoittautuu selvästi vähäenergisimmäksi. (Tavallisesti molekyyli asettuu heti pienenergisimpään tilaansa, mutta tässä tapauksessa fotonin emittoituu ennen kuin molekyylin konformaatio ehtii muuttua.) Kuten koulukursseista on tuttua, viritystilasta purkautuessa vapautuvan valon aallonpituus vastaa virittyneen ja normaalitilaisen molekyylien välistä energiaeroa. Kun molekyylienergia riippuu merkittävästi kiertokulmasta, vaikuttaa kulma vastaavasti myös fotonin aallonpituuteen. [2]

Tietokoneella laskettu molekyylienergioiden ja aallonpituuksien riippuvuus kiertokulmasta käy ilmi seuraavista kaavioista:



© James Hayden, Brian Matsumoto, Carrie McDougall

Kuva 9:
Noin 1 mm pituinen
panssarisiimaeliö
(*Pyrocystis fusiformis*)



takykynsä, jolloin luminesenssi-reaktio käynnistyy. Valo syntyy 0,1 sekunnin pituisina välähdyksinä, joiden aikana eliöstä lähtee noin $6 \cdot 10^8$ fotonia. Valo on niin kirkas, että jopa yhden eliön tuottaman valon voi helposti havaita pimeään tottuneella silmällä. [10]

Anaerobista luminesenssia

Meressä elävillä eliöillä yleisin lusiferiini on nk. coelenterasiini. Se esiintyy lukuisissa eläinryhmissä, kuten kaloissa ja kalmareissa. Eri eliöt soveltavat coelenterasiinia eri tavoin. Joillakin se osallistuu tavalliseen hapettumisreaktioon, mutta toisilla se reagoi lusiferaasin ja hapen kanssa muodostaen suuren fotoproteiini-kompleksin, jota kutsutaan aequoriiniksi. Valoa syntyy kalsium-ionin (Ca^{2+}) osuessa fotoproteiiniin. Tämä on ainoita tunnettuja bioluminesenssi-reaktioita, jotka voivat tapahtua anaerobisesti eli ilman happimolekyylin välitöntä läsnäoloa. Vaikka happea tarvitaankin aequoriinin muodostamiseen, aequoriini voi säilyä hyvinkin pitkään reaktioky-

kyisenä mahdollistaen näin bioluminesenssin silloinkin kun happea ei ole saatavilla.

Evoluutio

Bioluminesenssin evoluution ymmärtäminen on monessa suhteessa ongelmallista. Valon tuotto kuluttaa runsaasti energiaa, ja siksi sen ylläpitäminen on lajin säilymisen kannalta epäedullista, ellei siitä ole jotakin muuta merkittävää hyötyä. Jotta jokin hyödyllinen ominaisuus voisi syntyä, on myös kaikkien välivaiheiden oltava lajin säilymiselle edullisia. Luonnollisesti lusiferiinin ja lusiferaasin esiasteiden tuottaminen on hengissä selviytymisen kannalta vain energian tuhlausta niin kauan kuin valoa ei synny, ja tarpeeksi monen mutaation sattuminen yhtä aikaa on äärimmäisen epätodennäköistä. Siksi onkin oletettavaa, että bioluminesenssi on aluksi syntynyt jonkin muun, ehkä sittemmin tarpeettomaksi käyneen reaktion sivutuotteena. Monille lusiferaaseille onkin löydetty vastineita solun normaaliin aineenvaihduntaan osallistuvista entsyymeistä, ja bioluminesenssi-reaktiot ovat muutenkin usein läheisessä yhteydessä soluhengitykseen.

On ehdotettu, että bakteerien bioluminesenssi-reaktio olisi alunperin kehittynyt hapen poistamiseen. Vaikka molekyylarinen happi on monille eliöille elintärkeää, se on itse asiassa erittäin vaarallista niillekin soluille, jotka ovat sopeutuneet käyttämään sitä energialähteenään. Ihminenkin voi kuolla hapen yliannostukseen.

Lahokannot

Lahokannoissa kasvavan mesisien rihmaston tuottaman heikon valon voi nähdä pimeänä syyskesän öinä, kun menee metsään ilman taskulamppua ja antaa silmiensä tottua pimeään. Monien japanilaisten sienten itiöemätkin

loistavat varsin kirkkaasti, ja ne on helppo nähdä metsässä pitkänkin matkan päästä.

Bioluminesenssin merkitys sienille tunnetaan hyvin huonosti. On ehdotettu, että valo houkuttelisi hyönteisiä itiöiden levittäjiksi, mutta tämä teoria ei sovi ainakaan mesisien kanssa. Todennäköisempää onkin, että bioluminesenssi on jonkinlainen aineenvaihdunnan sivutuote.

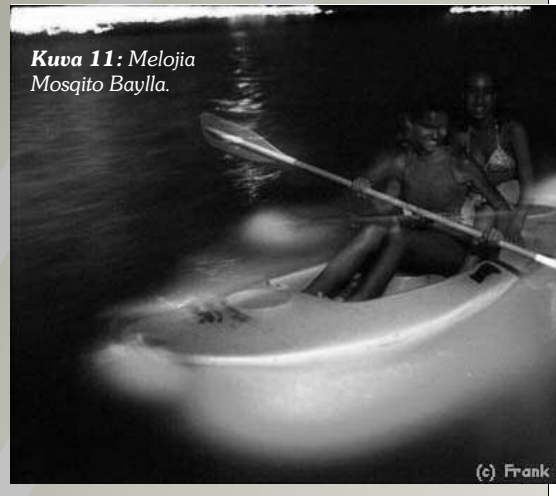
Loistava tupakantaimi

Bioluminesenssi on tunnettu jo tuhansia vuosia, ja sille on kehitetty lukuisia niin käytännön elämään kuin kemianteollisuuteen ja lääketieteeseen liittyviä sovelluksia. Erilaisia bioluminesenssi-reaktioita voidaan käyttää jonkin niihin olennaisesti kuuluvan ainesosan indikaattoreina. Näistä tärkein on ATP-testi, jossa käytetään kiiltomatojen lusiferiinia ja lusiferaasia. ATP-testillä voidaan havaita esimerkiksi virtsassa olevia bakteereita sekä testata bakteerien vastus-

Viequesin saarella Karibianmerellä sijaitsee Mosquito Bayn nimellä tunnettu lahti. Kun lahdelta saapuu yöllä, on aivan pimeää, mutta pienikin kosketus vedenpintaan aiheuttaa voimakkaan valonvälähdyksen. Loiste aiheutuu pienistä panssarisiimaeliöistä, joita vedessä on noin 133 000 kappaletta litrassa.

Lahti on aikaisemmin ollut suosittu turistikohte, mutta nykyään se on rauhoitettu, ja sinne menemiseen tarvitaan erityislupa. Ilmansaasteet ovat kuitenkin jo häirinneet lahden herkkää ekosysteemiä, ja sen kirkkaus on nykyään vain kymmenesosa alkuperäisestä. [10]

Kuva 11: Melojia Mosquito Baylla.



Viime vuosisadan puolivälistä lähtien suoritetuissa tutkimuksissa on havaittu, että lähes kaikki elävät organismit bakteereista ihmiseen säteilevät heikkoa joko näkyvää tai ultraviolettia valoa. Valo on niin heikkoa, että sen voi havaita ainoastaan yksittäiset fotonit laskevilla mittalaitteilla, sillä fotoneita lähtee vain 10 – 1000 kappaletta sekunnissa neliösenttimetriltä. [3] Valoa voidaan myös vahvistaa luminoliksi kutsutun yhdisteen avulla [5]. Vaikka ilmiö tulikin yleisesti hyväksytyksi vasta 1950-luvulla, sen oli havainnut venäläinen Alexander Gurwitsch jo 1922 [3].

Tällä nk. ultraheikolla bioluminesenssilla on tärkeä merkitys monissa elimistön toiminnoissa – erityisesti elimistön säätelyjärjestelmässä. Se kuljettaa monia viestejä, joiden aiemmin oli luultu siirtyvän ainoastaan hormonien välityksellä. On mm. havaittu, että kun kahdesta kvartsilevyllä toisistaan erotetulle rotalle syötettiin hormoneja, hormonituotanto käynnistyi myös toisessa rotassa. Kvartsilevyn korvaaminen lasilevyllä poisti tämän ilmiön [3].

Ultraheikko bioluminesenssi toimii myös osana elimistön puolustusjärjestelmää. Valkosolut säteilevät valoa aina bakteerin syömisen yhteydessä. Näin ne saattavat käynnistää vasta-aineuotannon myös muissa valkosoluissa [3]. Tämä ilmiö on johtanut lukuisiin lääketieteellisiin sovelluksiin, kuten ihosyövän [3], verisyövän sekä tuberkuloosin [5] toteamiseen. Lisäksi sen avulla voidaan tutkia mm. alkion kehitystä ja siementen elinkelpoisuutta [3].

Ultraheikon bioluminesenssin synnyttävät mekanismit tunnetaan erittäin huonosti. Fotonien lähteenä on todennäköisesti molekylaarinen happi. Hapella on kaksi viritystilaa, jotka tulevat kysymykseen ultraheikon bioluminesenssin lähdeä etsittäessä. Viritystilaa, jossa yksi elektroni on siirtynyt ulomalle kuorelle merkitään $^1\Delta O_2$:lla. Paluu tästä viritystilasta normaalityltilaan ($^3\Delta O_2$) vapauttaa fotonin, jonka aallonpituus on 1268 nm. Hapella on toinenkin, vähempienergiainen viritystila, jossa elektronit pysyvät samalla pääkuorella, mutta sijaitsevat vastoin Hundin sääntöä⁷⁾ samalla alakuorella. Tätä viritystilaa merkitään $^1\Sigma O_2$, ja sen purkauksessa vapautuvan fotonin aallonpituus on 762 nm. [5] Todellisissa tilanteissa aallonpituuteen vaikuttaa paljon muitakin tekijöitä. Yleensä ultraheikon bioluminesenssin aallonpituus vaihtelee välillä 300 – 800 nm.

6) Tavallisen, nk. voimakkaan bioluminesenssin voimakkuus on suurempi kuin $10^6/cm^2.s$.

7) Kvanttimekaanisessa atomimallissa jokainen pääkuori ensimmäistä lukuunottamatta jakaantuu useisiin alakuoriin. Hundin säännön mukaan elektronit valtaavat ensin kaikki saman pääkuoren alakuoret ennen kuin samalle alakuorelle voi tulla kaksi elektronia. Nk. Paulin kieltoasäännön mukaan samalla alakuorella voi olla korkeintaan kaksi elektronia. Kun samalla alakuorella on kaksi elektronia, niiden nk. spinit ovat vastakkaisuuntaiset. (spin on eräs hiukkasen ominaisuus.) Viritystiloja kuvaavissa merkinnoissa kreikkalainen iso kirjain kertoo sen orbitaalin kvanttiluvun, jolla molekyylien välinen sidos tapahtuu, ja yläindeksissä oleva numero kertoo molekyylin magneettisen orientaation. 1 tarkoittaa ns. singlet-tilaa, jossa elektronien spinit kumoavat toisensa. Ns. triplet-tilassa (3) kaksi spiniä enemmän osoittaa toiseen suuntaan kuin toiseen. ks. [20,21]

tuskykyä antibiooteille: bakteereita viljellään petrimaljassa, ja käsitellään viljelmä testattavalla antibiootilla. ATP-testi kertoo, onko bakteereita vielä elossa [4].

Tieteellisessä tutkimustyössä tärkeimmät sovellukset liittyvät geenitekniikkaan. Koska bioluminesenssi on helppo havaita, sitä voidaan käyttää indikaattorina geenin siirtymisestä. Kun esim. *V. fischeri*stä eristetty geeni siirretään johonkin toiseen eliöön jonkin tie-

tyn geenin yhteyteen, tämän geenin esiintymistä geenimanipuloiduissa eliöissä voidaan seurata. Bioluminesenssigeeniä ilmentävän eliön perimä sisältää nimittäin hyvin suurella todennäköisyydellä myös seurannan kohteena olevaa geeniä.

Panssarisiimaeliöiden bioluminesenssigeenejä voidaan käyttää myös biologisen kellon tutkimiseen, sillä niiden toiminta riippuu vuorokaudenajasta. Kun geenejä siirrettiin tupakantaimiin, nekin alkoivat loistaa jaksottaisesti. Vaihdelurytmi saattoi kuitenkin normaalisti vuorokausikierrosta poiketen olla esimerkiksi 12 tai 36 tuntia.

Käytännön elämässä bioluminesenssia on käytetty esimerkiksi valaisimena tai syöttinä: Japanissa sotilaat kuljettivat aikoinaan mukanaan kuivattuja äy-

riäisiä. Kun niitä hieroi sormiansa välissä, ne tuottivat tarpeeksi valoa kartan lukemiseen. Euroopassa puolestaan on saatettu laittaa lyhtyyn kiiltomatoja tai lahokannonpalasia kynttilänkorvikkeeksi.

Sampo Tiensuu

Artikkelin asiasisällön on tarkistanut professori **Matti Järvillehto**

Kirjallisuutta

- [1] Harvey, E. Newton; *Bioluminescence*. Academic Press, New York 1952
- [2] Hastings, J. W.; Kricka, L. J.; Stanley, P. E. (toim.); *Bioluminescence and Chemiluminescence – Molecular Reporting with Photons*. John Wiley & Sons, New York 1996.
- [3] Chang, Jiin-Ju; Fisch, Joachim; Popp, Fritz-Albert; *Biophotons*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht 1998.
- [4] DeLuca, Marlene A.; McElroy, William D.; *Methods in Enzymology Volume 133 Bioluminescence and Chemiluminescence Part B*. Academic Press, Orlando 1986.
- [5] Van Dyke, Knox; Castranova, Vincent; *Cellular Chemiluminescence, Vol 1, II ja III*. CRC Press, 1987.
- [6] Crowson, R. A.; *The Biology of the Coleoptera*. Academic Press, Lontoo 1981.
- [7] Rockstein, Morris; *The Biochemistry of Insects*. Academic Press, Lontoo 1978
- [8] Tirri, Rauno; Lehtonen, Juhani; Lemmetyinen, Risto; Pihakaski, Seppo; Portin, Petter; *Biologian sanakirja*. Otava, Keuruu 1993.
- [9] Branham Marc (1998); *The Firefly Files*. iris.biosci.ohio-state.edu/projects/FFiles/biolum.html
- [10] Haddock, S.H.D.; McDougall, C.M.; Case, J.F. (2000); "The Bioluminescence Web Page", <http://lifesci.ucsb.edu/~biolum/>
- [11] L.Losa, Frank (2000); *World's Brightest Glowing Bay!* <http://www.biobay.com/>
- [12] Hastings, J. W.; *Biological diversity, chemical mechanisms, and the evolutionary origins of bioluminescent systems / Journal of Molecular Evolution vol. 19: p.309-321. Springer-Verlag 1983.*
- [13] Vaarallista Lemmikinruokaa. Tieteen Kuva-lehti 16/1999 p. 15, Bonnier Julkaisut Oy.
- [14] Microsoft Encarta 98 Encyclopedia.
- [15] *Light in the Ocean: Bioluminescence*. Plymouth Marine Laboratory, <http://www1.npm.ac.uk/set98/set97/biolumin.htm>
- [16] *Bioluminescence*. Scripps Institution of Oceanography, http://siobiolum.ucsd.edu/Biolum_intro.html
- [17] Bluth, Brian J.; Frew, Sarah E.; McNally, Brian; (≥1997), *Cell-Cell Communication and the lux operon in Vibrio fischeri*. Department of Biological Sciences, Carnegie Mellon University, <http://www.bio.cmu.edu/courses/03441/TermPapers/97TermPapers/lux/bioluminescence.html>
- [18] Frye, Mike (1999); *Bioluminescence – A "Glowing" Report*. <http://edie.cprosf.sfu.ca/~rhlogan/frye.html>
- [19] *Mimicry and murder in the firefly world*, Environmental News Network, 2. 9. 1997
- [20] Feynman, Richard P.; Leighton, Robert B.; Sands, Matthew; *The Feynman Lectures on Physics, Part III – Quantum Mechanics*. California Institute of Technology, 1965.
- [21] Lavonen, Jari; Kurki-Suonio, Kaarle; Hakulinen, Harri; *Galilei 8 – Moderni fysiikka*. Weilin + Göös, Helsinki 1996.
- [22] Cronin, T. W.; Järvillehto, M.; Weckström, M.; Lall, A. B.; *Tuning of photoreceptor spectral sensitivity in fireflies (Coleoptera: Lampyridae) / Journal of Comp Physiol A* (2000) 186: 1-12. Springer-Verlag.
- [23] *Light in the ocean: bioluminescence*. Plymouth Marine Laboratory. <http://www1.npm.ac.uk/set98/set97/biolumin.htm>
- [25] McCapra, Frank; *Mechanisms of Bioluminescence and Chemiluminescence – Unfinished Business*. Kirjassa [2]
- [26] Leach, F. R.; Ye, L.; Schaeffer, H. J.; Buck, L. M.; *Cloning and Sequencing of a Firefly Luciferase from Photuris pennsylvanica*. Kirjassa [2]
- [27] Lloyd, James E.; *Occurrence of Aggressive Mimicry in Fireflies*. Florida Entomologist 67(3) p. 368–378 (1984)

"Miksi Herran sana on kadonnut hänen huoneestaan?"

Talonpoikaisherätys Tanskassa n. 1800 – 1850

1700-luvun Pohjola eli konfessionaalisessa¹⁾ yhtenäiskristillisyydessä. Kuningas oli yksinvalti ja hänen valtansa ulottui myös uskonnollisiin asioihin. Tanskassa tämän takasi vuoden 1665 Kongeloven, itsevaltainen kuningaslaki. Sen nojalla pappien oli oltava ehdottoman kuuliaisia hallitsijalle. Kun pietismi levisi Tanskaan 1700-luvun alussa, se tapahtuikin hovin kautta eikä papiston toimesta.

Uudet aatteet saapuivat Tanskaan perinteisesti Saksasta. Niin oli myös pietismin laita. Hallelainen pietismi sai ensimmäiseksi jalansijaa kuningashuoneessa, kun kuningatar Louisen ympärille syntyi pietistinen hovipiiri. Kuningas oli tunnettu naisseikkailuistaan ja kuningatar haki lohdutusta uskonnosta. Kunnianhimoiset hovipietistit näkivät tässä mahdollisuutensa ja vähitellen korkeisiin virkoihin nousi yhä useampia pietistejä. Tämä näkyi myös valtiollisissa päätöksissä: pietistien korostama ulkolähetys yhdistyi poliittisiin ja taloudellisiin tavoitteisiin Tanskan Tranquebarissa, Intiassa, jossa hallelaiset lähetit aloittivat toimintansa 1705.

Pietismi levisi myös hovin ulkopuolella. Saksalainen hartauskirjallisuus, erityisesti Johann

Arndtin ja Philip Jakob Spenerin teokset, loi sille hedelmällisen kasvualustan. Kööpenhaminassa puolestaan saksalaisten radikaalipietistien konventikkelit²⁾ toimivat pietismin leviämiskeskuksina. Kirkollinen pietismi sai kuitenkin nopeasti yliotteen kun yksityiset konventikkelit kiellettiin vuonna 1706.

Kuningatar Louise kuoli vuonna 1721 ja hovipietismin johtoon nousi nuori kruununprinssi Kristian. Hänen noustuaan valtaistuimelle koettiin voimakas pietismin leviäminen. Tanskasta tuli 1730-luvulla pietistinen valtio, ensimmäinen maailmassa. Valtio-kirkollisen pietismin aika oli kuitenkin pian ohi. Sen asemaa yritettiin lujittaa vainoamalla rationalisteja ja säätämällä erityinen konventikkeli-plakaatti vuonna 1741. Rationalismi ja valistusaatteet tekivät kuitenkin tuloaan. Vuonna 1770 ulkopolitiikan johtoon nousi ”diktaattori” Johan Sturensee. Hänen pyrkimyksensä oli purkaa valtiokirkollinen pietismi: rationalismi ja kaikkalainen uskontokritiikki hyväksyttiin. Hän paransi myös valtiokirkollisten pietistien vainoamien hernhutilaisen asemaa. Monet pietistiset instituutiot, kuten vaivaistalo, lakkautettiin. Vanhat kirkolliset kirjat korvattiin valistushenkilillä ja jumalanpalvelusuudistus käynnistettiin.



Kuva 1: Pietismin perustaja Philipp Jacob Spener (1635 – 1705) toimi ensin ylihovisaarnaajana Dresdenissä ja vuodesta 1691 lähtien kirkkoherrana Berliinissä. Hän julkaisi ajatuksiaan mm. ohjelmakirjassaan ”Pia desideria oder herzliches Verlangen nach gottgefälliger Besserung der wahren evangelischen Kirche” (1675).

Itsevaltiuden myötä Tanskassa oli noussut myös maaorjuus. 1700-luvun puoliväliin mennessä monet aateliset olivat keränneet jättiläismäisiä maa-alueita. Työvoiman turvaamiseksi säädettiin vuonna 1733 talonpoikien muuttokielto. Uutta lakia kutsuttiin stavnsbändiksi. Se ei antanut talonpojalle paljonkaan mahdollisuuksia. Sturenseen ja hänen seuraajansa Anders Peter Bernstorffin

1) Konfessionalismi. Oman tunnustuskunnan opin korostaminen ja ainoana oikeana pitäminen. (toim. huom.)

2) Konventikkeli. Kuten kotihartaus, mutta osallistujia useista ruokakunnista. (toim. huom.)

kaudella tilanne kuitenkin muuttui. Talonpoikien aseman kohentamisesta tuli osa valistushenkisiä yhteiskunnallisia uudistuksia. Maaorjuus lakkautettiin virallisesti vuonna 1787 ja talonpojat saivat viimein oikeuden puhua.

Talonpoikaisherätys syntyi 1800-luvun alussa protestina valtionkirkon valistushenkisiä uudistuksia vastaan. Vuonna 1794 ilmestyi Själlannin piispan N.E. Ballen (1744-1816) toimittama uusi katekismuksen selitysteos, jolla haluttiin korvata piispa Erik Pontoppidanin (1698-1764) selitysteos Sandhed til Gudfrygtighed. Ballen kirja oli Pontoppidanin täydellisen vastakohta. Se salli mm. raamattukritiikkiin ja tarjosi luonnollisen selityksen Raamatun ihmeille. Neljä vuotta myöhemmin oli virsikirjan vuoro: piispa Thomas Kingon (1634-1703) Salmebog korvattiin uudella Evangelisk kristelig-salmebogilla. Tämä ei kuitenkaan riittänyt, vaan myös jumalanpalvelusjärjestys haluttiin uudistaa.

Herätyksen synty ja leviäminen



Keski-Jyllanti

Vuonna 1799 oli keskijyllantilaisen Langskovin kirkon edustalle kokoontunut 16-henkinen joukko osoittamaan mieltään valtionkirkon uudistuksia vastaan. Protestia johti renki Peder Frandsen

(k.1810), paikallisen maanhiljaiset-piirin jäsen ("De Stille i Landet"). Langskovin kirkkoherra teki ryhmästä rikosilmoituksen ja oikeudenkäynnissä ryhmän neljä aktiivisinta jäsentä tuomittiin sakkoihin. Frandsen oli asevelvollisuusaikaan kuullut pietistisiä saarnaajia Kööpenhaminassa ja joutunut voimakkaaseen katumuskamppailuun. Hän oli kokenut kääntymyksen ja tuns saaneensa kutsun julistustyöhön. Frandsen korosti kääntymyksen merkitystä ja jakoi ihmiset maailman tai paholaisen lapsiin ja kääntyneisiin valittuihin. Kastamattomat lapset olivat hänen mukaansa paholaisen omia ja saarnat, jotka usein käsitelivät esimerkiksi perunanviljelyä, puolestaan paholaisen inspiroimaa pappien loppina.

Vuonna 1800 liike levisi Langskovista Korningiin. Siellä heränneet olivat muodostaneet konventikkelin seppä Hans Nielsenin (k.1842) ympärille. Piiri kokoontui sunnuntaisin veisaamaan Kingon virsikirjasta ja lukemaan mm. Speneriä. Ryhmän antoi ilmi paikallinen kirkkoherra sen jälkeen kun eräs ryhmän jäsen Karen Hansdatter oli keskeyttänyt jumalanpalveluksen suureen ääneen huutaen, ettei synnintunnustuksesta saanut mitään ansiota. Tämä johti kanteeseen ja oikeudenkäyntiin koko ryhmää vastaan. Oikeudenkäynnissä kävi ilmi, ettei seppä Nielsen ollut päästänyt poikaansa rippikouluun, vaan oli opettanut tätä kotona Pontoppidanin katekismuksen selityksen mukaan. Nielsenin mukaan valistus oli "paholaisen oppia". Hän vastusti myös pappeja. Kulkiessaan tiellä omaa kirkkoheraansa vastaan Nielsenillä oli tapana huudahtaa "Hyi pappia, hän on paholaisen pastori" ja sylkeä hänen peräänsä. Nielsen tuomittiin vuodeksi kuritushuoneeseen, mutta rippikouluun hänen poikaansa ei saatu. Sen sijaan poika konfirmoitiin 21 vuotta myöhemmin.

Korningista herätys levisi Rårupiin. Siellä herätyksen johtajaksi nousi talollinen Peder Laurson (1763-1835). Paikallisen rovestin vastustaminen "rationalistina" johti oikeustoimiin. Laursenin mukaan rovasti oli huono saarnaaja, jota kiinnostivat lähinnä tanssi ja korttipelit. Laurson seuraajineen tuomittiin sakkoihin ja kuritushuoneeseen. Heränneet olisivat tahtoneet pitäytyä vanhassa: Kingon virsikirja ja Pontoppidanin katekismuksen selitysteos olivat heille tärkeitä. Paitsi Korningiin niin Rårupin heränneillä oli yhteyksiä myös Norjan talonpoikaisherätykseen eli haugelaisuuteen (johtajana Hans Nielsen Hauge).

Keski-Jyllannin heränneitä on kutsuttu "vahvoiksi juuteiksi" ("De stærke jyder"). Nimitys on varmasti oikeutettu. Heränneet olivat peräänantamattomia puolustessaan pietismin perintöä, nimenomaan kirkollisia kirjoja, valistushenkisiä uudistuksia vastaan. Kun erään pitäjän pitäjänneuvostosta tuli herätysvaltainen, päätettiin kaikki "rationalistiset" oppikirjat poistaa käytöstä. Eräänä kauniina päivänä ne kerättiin kasaan ja poltettiin. Talonpoikaishierakunta nousi nyt ensimmäistä kertaa valtionkirkkoa ja itsevaltiutta vastaan. Tästä seurasi oikeudenkäyntejä sekä sakko- ja jopa vankeusrangaistuksia.

Fyn

Vuoden 1800 molemmiin puolin oli monilla Fynin paikkakunnilla ollut herrnhutilaisvaikutusta. Herrnhutilaisia emissaareja, so. lähetyssaarnaajia, oli kiertänyt paikkakunnalta toiselle ja papistoa oli tempautunut mukaan liikkeeseen. Myös herrnhutilaisille oli ominaista rationalismin vastustaminen, kuitenkin "vähin äänin". Pyrittiin olemaan maanhiljaisia ("De Stille i Landet"). Tämän liikkeen rinnalle syntyi maallikkoliike Kertemindessä vuoden 1820 paikkeilla.

Kerteminden herätyksen johtoon nousi pientilallinen ja kirvesmies Christen Madsen (1777-1829). Hän oli maallikkosaarnaaja, joka oli joutunut kovaan katumuskamppailuun ja kokenut kääntymyksen. Madsen järjesti kotoaan konventikkeleita, joissa hän saarnasi kääntymyksen tarpeellisuudesta ja pappien eksyttävää oppia vastaan. Madsenista kanneltiin viranomaisille, koska hän oli rikkonut vuoden 1741 konventikkelipakkaa. Tästä alkoi yhdeksän vuotta kestänyt oikeudenkäynti, jonka päätteeksi Madsen seuraajineen tuomittiin sakkoihin ja 30 päiväksi vankeuteen. Liikkeen vastustajien mukaan sen kristillisyyttä oli "sairaalloista ja epäluonnollista". Liike sai kuitenkin paljon kannattajia ja levisi nopeasti. Eräänä syynä tähän oli Madsenin avoimuus: hänen mukaansa kaikki pietistit olivat tervehdittäviä liikkeeseen. Sen sijaan raja kääntyneiden ja kääntymättömien välillä oli jyrkkä.

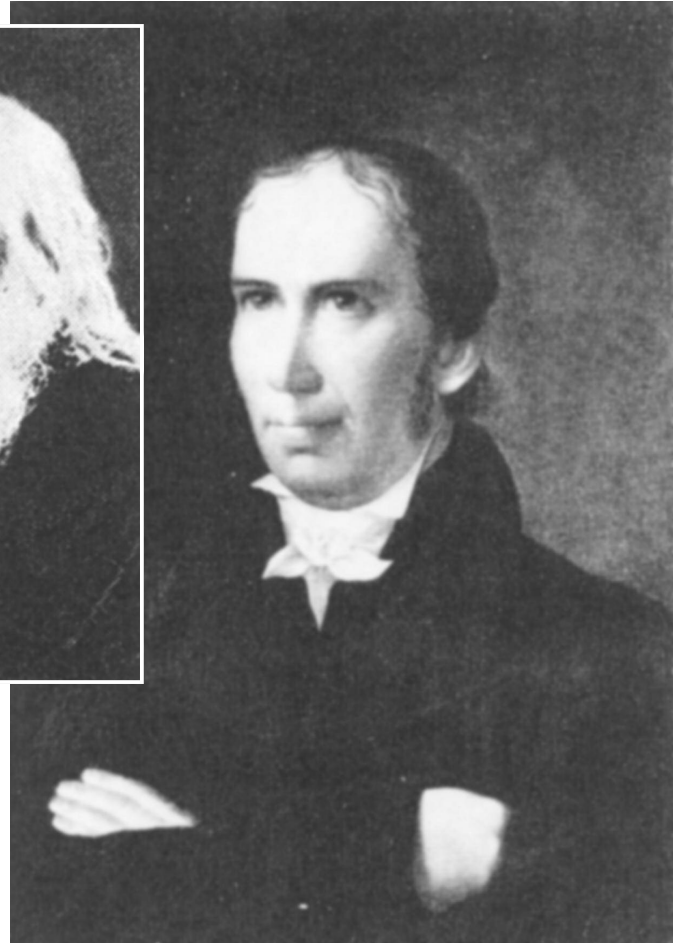
Kööpenhamina

Vuoden 1820 paikkeilla herätys levisi Fyniltä pääkaupunkiin, Kööpenhaminaan. Hallelainen pietismi ja herrnhutilaisuus olivat olleet suosittuja liikkeitä kaupunkilaisten, erityisesti nuorten pappien ja upseereiden keskuudessa. Kööpenhaminan Raamattuseura oli perustettu 1814 ja Lähetys- ja Traktaattiseura kuusi vuotta myöhemmin. Lisäksi uusia vaikutteita välittyi Englannista ja Saksasta.

Napoleonin sodat loivat puolestaan epävarmuutta ja ilmassa oli etsintää. Herätyksellä oli hedelmällinen leviämispohja ja pian kaupunki oli täynnä erilaisia heräneiden pienpiirejä. Kööpenhaminassa kansanherätykseen tempautui mukaan myös papistoa. Papiston ja maallikoiden näkemykset olivat kuitenkin usein ristiriitaisia ja kansanherätyksen ohelle syntyi erityinen pappisherätys. Pappisherätyksen johtoon nousi Nikolai Frederik Severin Grundt-



Kuva 2: Pappisherätyksen johtohahmo N. F. S. Grundtvig nuorena (oik. C. F. Christensenin maalaus v. 1820, Frederiksborgin museo) ja kuusi päivää ennen kuolemaansa (ylh. valokuva 27. 8. 1872)

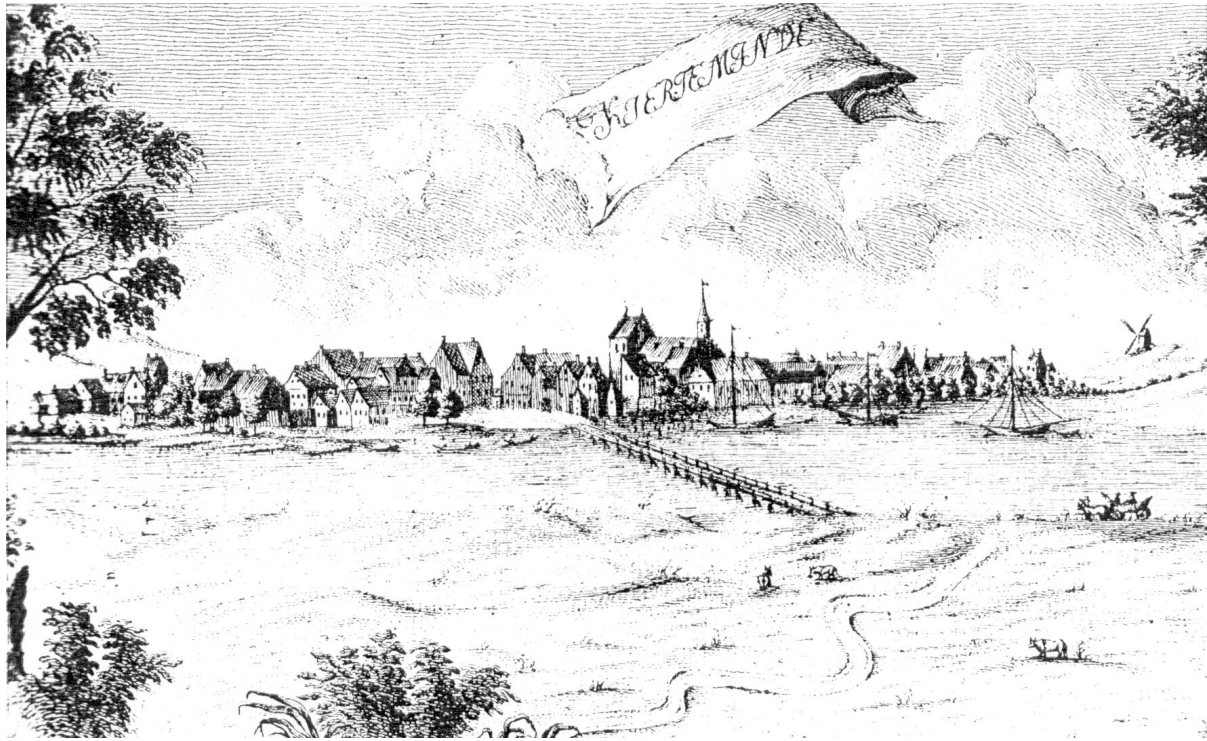


vig (1783-1872).

Grundtvig oli varsinainen monitaituri. Hän oli pappi, kirjailija, virsirunoilija, historioitsija, poliitikko, herätysliikejohtaja ja pohjoismaisen kansanopistoaatteen isä. Grundtvig oli papin poika Udbystä. Hän aloitti teologiset opinnot, mutta hänen haaveenaan oli historiantutkijan ura. Grundtvig ajautui kuitenkin uskonnolliseen kriisiin ja koki herätyksen. Hän nousi nopeasti vastustamaan rationalistisia uudistuksia, erityisesti kirjassaan "Miksi on Herran sana kadonnut hänen huoneestaan?" ("Hvi er Herrens Ord forsvundet af hans hus?", 1810). Grundtvig näki kansanherätyksen tarpeellisuutta ja antoi tukensa talonpojille. Hänen mielestään papit eivät tunteneet "todellista kristillisyyttä" ja hän toivoi voivansa herättää keskustelua papiston kes-

kuudessa herätyksestä. Teologisen keskustelun sijasta syntyi oikeusjuttu ja Grundtvig julistettiin vuonna 1826 elinikäiseen sensuuriin. Hän luopui papin virastaan ja solmi entistä tiiviimmät suhteet talonpoikaisherätykseen.

Grundtvigin jälkeen pappisherätyksen johtoon nousi Jacob Christian Lindberg (k. 1857). Hänen toimittamastaan Nordisk Kirke-Tidende -lehdestä tuli herätyksen pää-äänenkannattaja. Vuonna 1832 Grundtvig puolestaan palasi valtionkirkon papiksi. Syynä tähän oli poliittinen keinottelu. Kirkollisministerin mielestä Grundtvig oli liian vaikutusvaltainen hahmo talonpoikaisherätyksessä ja sai Kuninkaan pyytämään, että Grundtvig palaisi valtionkirkkoon. Grundtvig totteli, sillä vuoden 1665 Kongelovenin nojalla pappien tuli olla ehdottoman



Kuva 3: Kerteminden kylä Fynillä muodostui oikeaksi talonpoikaisherätyksen lähetyskeskukseksi. Kuva noin vuodelta 1765 piispa Pontoppidanin Danske Atlasista

kuuliaisia hallitsijalle. Herätyksessä Grundtvigin teko nähtiin petoksena ja se johti pappien ja maallikoiden välien viilentymiseen entisestään. Kun lindbergiläiset papit kutsuivat itseään ”uskoviksi pastoreiksi”, niin kansanherätyksessä heitä kutsuttiin ”vääriksi opettajiksi” tai ”huoripukkipapeiksi”. Vuonna 1839 Grundtvig muutti jälleen mieltään ja palasi takaisin kansanherätykseen. Grundtvigin mielenmuutoksiin oli yhtenä syynä hänen maanis-depressiivisyytensä. Hän valitti perineensä sairauden vanhemmiltaan.

1700-luvun lopulla syntyi saksalaisella kielialueella tunnusrajatkin ylittäviä herätysliikkeitä (Die Erweckungsbewegung = EB-liike). 1820-luvulla EB-liike oli levinnyt Berliinistä Saksiin, jossa siihen mukaan tempautui tanskalainen Andreas Gottlob Rudelbach (1792-1862). Hän oli asiastaan aidosti innostunut ja toi EB-liikkeen vaikutuksen, mm. ulkoilmakoukukset ja lähetys-harrastuksen, Kööpen-haminan herätykseen.

Pohjois-Jyllanti

Fynin Kertemindestä muodostui oikea lähetyskeskus. Kööpenhaminan lisäksi liike levisi Fyniltä myös Viborgiin Pohjois-Jyllantiin, jonne Christen Madsen teki lähetysmatkan vuonna 1828. Hernhutilaisuudella oli ollut aikaisemmin vaikutusta Pohjois-Jyllannissa ja talonpoikaisherätys rakensikin sen perustalle. Viborgista tuli herätyskeskus ja sen herätyksen johtoon nousi Peter Larsen (1802-1873). Larsen oli varakas talollinen ja näkyvä hahmo 1830-luvun Tanskassa.

Pohjois-Jyllannissa myös baptistiherätys sai jonkin verran kannatusta. Odenselainen Julius Købner (1806-1884) oli vieraillessaan Hampurissa ottanut kasteen ja toi baptilismin Tanskaan. Jotkut heränneet liittyivät tuon ”Pyhän Papin” seuraajiin, toiset taas ottivat etäisyyttä uuteen liikkeeseen. Talonpoikaisherätyksestä ei ollut pitkä matka baptismin. Herätyksen maallikkodogmatiikassa painotettiin voimakkaasti kääntymystä,

henkilökohtaisen uskonratkaisun tekemistä. Tästä johtuen lapsikaste menetti merkitystään. Rajanjako kastettujen uudestisyntyneiden ja kääntymättömien välillä oli jyrkkä. Tämä johti myös valtionkirkon arvosteluun: tahdottiin päästä ulos ”Baabelista”. Vapaakirkon muodostaminen ei kuitenkaan ollut vielä tuolloin mahdollista. Baptistiherätys sai lopulta hyvin vähän kannatusta. Eräänä syynä tähän oli Nordisk Kirke-Tidenden, heränneiden pää-äänenkannattajan, baptismin kohdistunut voimakas kritiikki.

Själlanti

Själlannissa F. A. Holstein Greve af Holstein-Borg hankki halitsemiinsa kappeleihin heränneitä pappeja. Kreivi Holstein oli ollut innokas valistuksen tukija, mutta oli kokenut herätyksen ja tahtoi saada myös alueensa talonpojat mukaan herätykseen. Siinä hän onnistuikin. Herätys levisi ja själlantilaisesta Venslevin kaupungista tuli merkittävä herätyskeskus.

Själlannin herätyksen johon nousi vensleviläinen opettaja Rasmus Sørensen (1799-1855). Hänellä oli yhteydet mm. Peter Larseniin, Grundtvigiin ja Lindbergiin, mutta hän etäännyi näistä nopeasti. Sørensen korosti talonpoikien asemaa herätyksessä. Hänen mukaansa talonpojat olivat ”todellisia kristittyjä” ja hän sanoi, että pian oli koittava ”talonpojan aika”. Sørensen halusi luoda puhtaan maallikkoliikkeen (jako lukkarikristityihin ja pappiskristityihin) ja hän pitikin papin virkaa tarpeellomana. Sørensenin aisapariksi nousi pian talollinen Rasmus Ottesen (1803-1862) Fyniltä. Sekä Sørensen että Ottesen olivat evankelisteja, jotka kiersivät herätyskoukuksesta toiseen. Heidän kiinnostuksensa herätyksestä alkoi kuitenkin vähitellen kohdistua sosiaaliin ja poliittisiin kysymyksiin.

Miten talonpoikaisherätys levisi?

Talonpoikaisherätys ei ollut yhdistyskristillisyyttä. Herätysliikeorganisaatioiden aika koitti vasta 1850-luvulla, mutta niillä ei ollut enää mitään tekemistä talonpoikaisherätyksen kanssa. Herätyksen leviämisen taustalla ei siis ollut minkäänlaista sisälähetysseuraa. Talonpoikaisherätys levisi muulla tavoin, luonnollisten yhteyksien myötä. Muuttoliikkeen mukana liike saattoi levitä uudelle paikkakunnalle. Erityisen suuri merkitys oli perhesuhteilla. Vaikka avioliitot solmittiinkin yleensä oman liikkeen piiriin kuuluvien kesken, liike sai helposti uusia kannattajia muiden sukulaisten keskuudesta. Jotkut piispat pyrkivät eroon herätyksestä karkottamalla sen kannattajia hiippakunnistaan ja niin herätys levisi uudelle alueelle. Maallikkosaarnajat tekivät kuitenkin myös lähetysmatkoja (esim. Madsenin lähetysmatka Viborgiin). Englannista ja Saksasta saatujen vaikutteiden myötä myös suuret ulkoilmakoukukset yleistivät. Liike

levisi hyvin nopeasti (”epidemische Erweckungen”) ja 1830-luvulla koko Tanska oli talonpoikaisherätyksen aluetta.

Adressiliike

Vaikka Tanskaa hallitsikin yksinvalti ja päätöksiin saattoivatkin osallistua vain säätyjen edustajat, oli talonpojilla eräs mahdollisuus käytettävänä. Erityisellä adressilla saatettiin anoa itsevaltiaalta muutoksia esimerkiksi vallitseviin lakeihin. Talonpojat käyttivät tätä mahdollisuutta hyväkseen vuosina 1834-1839 kolme kertaa. Nämä adressit ovat säilyneet nykypäivään ja ovat periaatteessa ainoa mahdollisuus tutkia keitä herätykseen kuului.

Seurakuntien papisto oli ollut tapana valita vaalilla, jossa äänioikeutettuja olivat suurtilalliset. Talonpojat tahtoivat tähän muutosta ja lähestyivät kuningasta adressilla vuonna 1834. Papinvaaliadressi keräsi n. 500 allekirjoitusta ja sen allekirjoittivat myös pappisherätyksen kannattajat. Adressilla ei kuitenkaan ollut toivottua vaikutusta. Sen sijaan, että äänioikeutettujen määrää papinvaaleissa olisi lisätty, kuningas Fredrik VI tiukensi konventikkeliplakaattia entisestään.

Seuraavana vuonna kuninkaalle lähetettiin uusi adressi. Tällä kertaa anottiin palaamista Pontoppidanin katekismuksenselitysteokseen. Pappisherätyksessä tämä nähtiin liian radikaalina tekona. Pontoppidan-adressin allekirjoitti kuitenkin n. 900 henkilöä. Adressi ei kuitenkaan tuntunut vaikuttavan kuninkaaseen.

Kolmas adressi vuodelta 1839 koitui herätyksen voitoksi. Uudessa adressissa anottiin pietistisen liturgian ja Kingon virsikirja palauttamista käyttöön. Tämä ns. rituaaliadressi keräsi huikeat 2000 allekirjoitusta. Myös osa pappisherätyksen kannattajista allekirjoitti sen. Uusi kuningas, Kristian VIII

sallikin nyt uskonnolliset uudistukset ja tämä johti ns. vapaakirkkoliikkeen syntyyn.

Vapaakirkkoliike ja herätyksen politisoituminen

Heränneiden rituaaliadressi teki vaikutuksen uuteen kuninkaaseen ja hän lähetti sen johdosta kirjelmän kaikille piispoille. Kuningas ehdotti, että uskonnonvapautta laajennettaisiin ja että vapaakirkkoja olisi voitava perustaa. Kuninkaan ehdotus hyväksyttiin ja ensimmäiset (lailliset) vapaakirkot perustettiin vuonna 1840. Konventikkeliplakaatti jäi yhä voimaan, mutta vapaakirkkoja se ei koskenut. Ensimmäisenä uutta järjestäytymismahdollisuutta käyttivät hyväkseen baptistit, mutta uusi mahdollisuus huomioitiin nopeasti myös heränneiden keskuudessa. Själlannin ja Fynin heränneet järjestäytyivät vapaakirkoksi Rasmus Ottesenin ja Rasmus Sørensenin johdolla.

Vapaakirkkoliike näivettyi kuitenkin nopeasti ja sekä Ottesenin että Sørensenin kiinnostus kohdistui politiikkaan. Heidän poliittinen sanomansa kohdistui sosiaalisten epäkohtien korjaamiseen. Myös orastava kansallisuusaate teki tehtävänsä. Herätyksen päääänenkannattaja Nordisk Kirke-Tidende muutti nimensä vuonna 1841 Dannebrogiksi (Dannebrog on Tanskan lipun nimi). Euroopan ”hullu vuosi” 1848 puolestaan jätti lähtemättömät jäljet tanskalaiseen yhteiskuntaan. Vuoden 1849 uusi perustuslaki muutti Tanskan poliittisesta takapajulasta nykyaikaiseksi valtioksi (salli mm. täyden uskonnonvapauden) ja monet herätysliikejohtajat aloittivat uransa kansanedustajina. Erääksi heränneiden puolueeksi muodostui valtiopäiväryhmittymä Det Nationale Venstre (’kansallinen vasemmisto’). Nimestään huolimatta liikkeellä ei ollut sosialistista ohjelmaa.

Keitä herätykseen kuului?

Tanskan herätys oli osa laajempaa eurooppalaista ilmiötä. Siinä oli kyse nimenomaan talonpoikien oikeuksista. Tanskalainen yhteiskunta eli 1800-luvun alussa voimakkaassa muutostilassa ja talonpojat nousivat vastustamaan aikakauden uusia ilmiöitä. Pian talonpojista itsestään tuli kuitenkin osa tätä muutosta, joka johti Tanskan siirtymiseen itsevaltiudesta poliittiseen demokratiaan.

Talonpojat eivät olleet liikkeessä enemmistönä, mutta toimivat keskeisimmissä tehtävissä, herätysjohtajina ja maallikkosaarnajina. Mukaan liikkeeseen mahtui myös nuorta papistoa ja upseereita. Kaupungeissa, erityisesti Kööpenhaminassa, liike sai kannattajia pääasiassa alemmasta keskiluokasta, esimerkiksi käsityöläisistä ja kauppiaista. Herätys ei ollut ainoastaan nuorten liike vaan siihen kuului kannattajia kaikista ikäryhmistä. Liikkeeseen kuului myös monia naisia ja he toimivat joillain alueilla jopa herätyksen johtajina. Syynä tähän oli se, että herätys rakentui perinteisen tanskalaisen talonpoikaisyhteiskunnan arvoille. Yhteiskunnan, jossa miehellä ja naisella ei ollut mitään selvää roolijakoa.

Alapuoella olevasta tilastosta on nähtävissä vuoden 1835 Pontoppidan-adressin allekirjoittaneiden yleisimmät ammattiryhmät:

Talollisia	30,6%
Renkejä	16,8%
Mäkitupalaisia	0,9%
Piikoja	19,8%
Torppareita	11,7%
Vanhuksia	4,4%
Virkamiehiä	0,8%
Käsityöläisiä	12,4%
Opettajia	1,5%
Muita	1,1%

Herätysliikkeen hajoaminen

1850-luvulle tultaessa oli talonpoikaisherätys hajonnut sisäisiin ristiriitoihin Jakavana tekijänä olivat opilliset kysymykset (mm. kastekysymys: maallikkodogmatiikka korosti kääntymystä kasteen kustannuksella) ja mielenkiinnon kiinnittyminen uskonnollisista kysymyksistä sosiaaliin ja yhteiskunnallisiin asioihin. Joidenkin alueiden herätykset olivat muodostaneet vapaakirkkoja ja jotkut heränneet olivat kääntyneet baptisteiksi. Valtionkirkkoon jääneet heränneet puolestaan järjestäytyivät ns. kirkollisiksi herätysliikkeiksi, joista esimerkkinä mainittakoon grundtvigilaisuus ja Indre Mission ('Sisälähetysseura').

Talonpoikaisherätys näytteli tärkeää osaa yhteiskunnallisessa muutoksessa: osittain sen ansiosta Tanskassa siirryttiin nykyaikaiseen edustukselliseen demokratiaan. Talonpoikaisherätys toimi sekä kirkollisten herätysliikkeiden että kansallisen itsehallinnon kasvupohjana.

Harri Ahonen

Kirjallisuutta³⁾

- [1] Baagø, Kaj; Vækkelse og kirkeliv i København og omegn i første halvdel af det 19. århundrede. Vækkelses Frembrud i Danmark i første Halvdel af det 19. Århundrede. IV Bind, København 1960.
- [2] Halila, Aimo; Tanskan ja Norjan historia. Hämeenlinna 1972.
- [3] Hope, David; German and Scandinavian protestantism 1700-1918. Oxford 1995.
- [4] Lindhardt, P. G.; Vækkelse og kirkelige retninger. København 1959.
- [5] Pontoppidan Thyssen, Anders; De senere jyske vækkelser. Herrnhutismen, forsamlingsbevægelsen og grundtvigianismen i Nørrejylland ca. 1815-1850. Ed. Frands Ole Overgaard & Anders Pontoppidan Thyssen. Vækkelses Frembrud i Danmark i første Halvdel af det 19. Århundrede. V Bind, København 1970.
- [6] Salminen, Seppo J.; Uskonnollinen innovaatio ja yhteiskunnallinen konformiteetti Pohjoismaissa 1700-luvulla. -SKHSV 86, Jyväskylä 1997.
- [7] Sanders, Hanne; Bondevækkelse og sekularisering. En protestantisk folkelig kultur i Danmark og Sverige 1820-1850. Diss. Studier i stads- och kommunhistoria 12. Stockholm 1995.
- [8] Schwarz Lausten, Martin; Danmarks kirkehistorie. København 1998.

3) Lyhenteet:

Diss. = Väitöskirja

SKHSV = Suomen kirkkohistoriallisen seuran vuosikirja

Tule mukaan tekemään Seepiaa!

Varsinkin 1. ja 2. vuositason lukiolaiset ovat tervetulleita Seepian toimitukseen, mutta lehteen voi kirjoittaa jokainen, joka on

- kiinnostunut luonnonilmiöistä, matematiikan lainalaisuuksista, historian tapahtumista tai mistä tahansa muusta tietoon ja tieteeseen liittyvästä.
- tiedonhaluinen ja valmis käyttämään aikaansa tiedon etsimiseen.

Toimittajilta ei edellytetä mitään ennakotietoja. Aiheita ei myöskään tarvitse tietää etukäteen, vaan toimittajat kokoontuvat yhdessä suunnittelemaan seuraavan lehden sisältöä.

Mikäli haluaisit kirjoittaa Seepiaan, ota yhteyttä johonkin allaolevista:

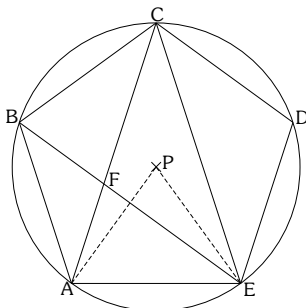
Aapo Ahola 040 7391 013 — Jaakko Kortesharju 050 3068 570 — Sampo Tiensuu 040 5015 231
tai sähköpostitse osoitteeseen toimitus@seepia.org

Kultainen kulmio

josta b :n arvoksi tulee ratkaisukaavalla

$$\frac{1 \pm \sqrt{5}}{2}. \quad (3)$$

Tarkastellaan oheisen kuvan mukaista ympyrän sisään piirrettyä säännöllistä viisikulmiota ABCDE ja yritetään aluksi osoittaa, että kolmiot $\triangle BCF$ ja $\triangle ACE$ ovat yhdenmuotoisia.

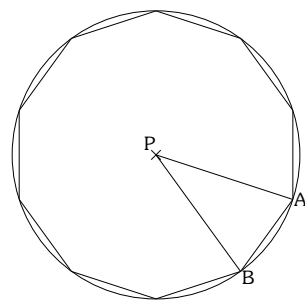


Kolmio $\triangle ACE$ on tasakylkinen, ovathan sen sivut saman pituisia viisikulmion lävistäjiä. Sen huippukulman $\angle ACE$ suuruus on 36° , sillä kyseistä kehäkulmaa vastaava keskuskulma $\angle APE$ on viidesosa täysikulmasta eli 72° . Kulma $\angle CEB$ on luonnollisesti yhtä suuri kuin kulma $\angle ACE$, joten kulman $\angle EFC$ suuruus on $180^\circ - 2 \cdot 36^\circ = 108^\circ$. Kulman $\angle CFB$ suuruudeksi saadaan siis $180^\circ - 108^\circ = 72^\circ$, joka on sama kuin vastinkulman $\angle CEA$ asteluku. Kulma $\angle FBC$ on yhtä suuri kuin kulma $\angle EAC$ eli 72° . Kolmioilla $\angle BCF$ ja $\angle ACE$ on siis kaksi yhtä suurta vastinkulmaa, joten ne ovat yhdenmuotoi-

set.

Merkitään $|\overline{AC}| = |\overline{BE}| = a$ ja $|\overline{BC}| = |\overline{AE}| = b$. Koska symmetrian perusteella $|\overline{FE}| = |\overline{FC}| = |\overline{BC}|$, janan BF pituus on $a - b$. Nyt voidaan muodostaa yhdenmuotoisten kolmioiden sivuista verranto (1) — viisikulmion sivu on siis kultaisen leikkauksen suhteessa lävistäjään! Lisäksi voidaan todeta, että ”kultaisessa kolmiossa” eli tasakylkisessä kolmiossa, jonka huippukulma on 36° , kanta on kultaisen leikkauksen suhteessa kylkeen.

Tutkitaan seuraavaksi viisikulmion lähisukulaista, säännöllistä kymmenkulmiota.



Koska kulma $\angle BPA$ on kymmenesosa täysikulmasta eli 36° , kolmio $\triangle ABP$ on ”kultainen kolmio”. Kun siirretään kymmenkulmion sivu $\overline{AB}$ janalle $\overline{AP}$ (joka on monikulmion ympäri piirretyn ympyrän säde), huomataan eräs tapa piirtää viisikulmio. Jos nimittäin onnistutaan jakamaan ympyrän säde kultaisen leikkauksen suhteessa, on helppoa piirtää säännöllinen kymmenkulmio — ja poista-

Säännöllisen kuusikulmion piirtäminen geometrisesti on helppoa: tarvitsee vain erottaa ympyrän kehältä kuusi säteen pituista janaa. Kun kärkipisteiden lukumäärää vähennetään yhdellä ja yritetään konstruoida viisikulmio, tehtävä mutkistuu.

Säännöllisen viisikulmion piirtämisessä hyödynnetään kultaista leikkausta. Jana b on kultaisen leikkauksen suhteessa janaan a , jos janan $a - b$ suhde janaan b on yhtä suuri kuin janan b suhde janaan a . Suhteelle saadaan numeerinen arvo, kun asetetaan $a = 1$ ja ratkaistaan verranto

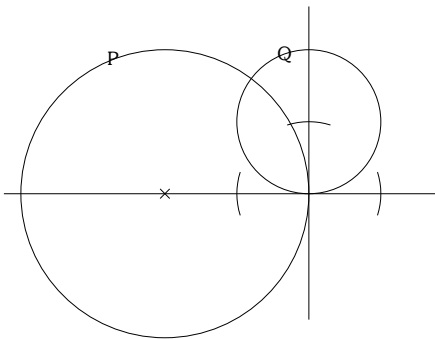
$$\frac{a-b}{b} = \frac{b}{a}. \quad (1)$$

Tällöin saadaan toisen asteen yhtälö

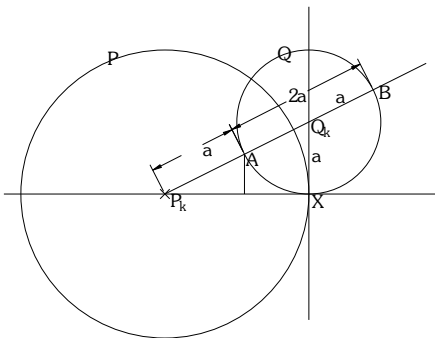
$$b^2 + b - 1 = 0, \quad (2)$$

malla joka toinen kymmenkulmion kärkipiste saadaan säännöllinen viisikulmio.

Tuumasta toimeen eli harppi ja viivoitin käteen ja piirtämään. Geometrisen piirtämisen perusteita en tässä käsittele, koska ne löytyvät geometrian oppikirjoista. Aluksi piirretään ympyrä P ja pienempi ympyrä Q, jonka halkaisija on P:n säde, ja joka sivuaa P:n sädettä P:n kehällä. Tätä varten puoliteetaan ympyrän P säde ja piirretään sille normaali kehän pisteeseen X kautta. Ympyrän Q keskipiste on tällä normaalilla, ympyrän P säteen puolikkaan etäisyydellä pisteestä X.



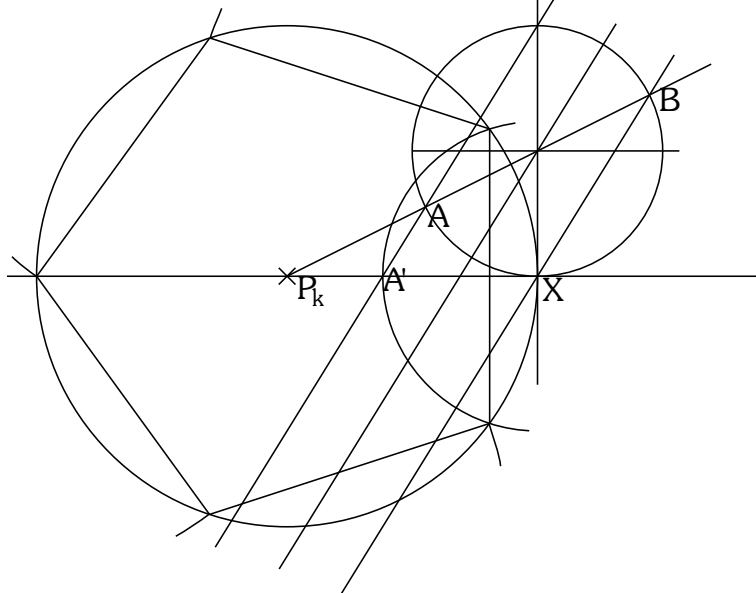
Tarkastellaan kuviota, joka syntyy, kun piirretään ympyröiden P ja Q keskipisteiden kautta kulkeva suora.



Olkoon ympyrän P säde $2a$. Janan $\overline{P_k Q_k}$ pituus saadaan Pythagoraan lauseella: se on

$$\sqrt{(2a)^2 + a^2} = \sqrt{5}a. \quad (4)$$

Janan $\overline{P_k A}$ pituudeksi tulee $\sqrt{5}a - a = (\sqrt{5} - 1)a.$ (5)



Lasketaan janan $\overline{P_k A}$ suhde janaan AB:

$$\frac{(\sqrt{5} - 1)a}{2a} = \frac{\sqrt{5} - 1}{2}. \quad (6)$$

Janat ovat kultaisen leikkauksen suhteessa.

Nyt on saatu aikaan kultaisen leikkauksen suhde. Se täytyy vain projisoida ympyrän P säteelle, niin ongelma on ratkaistu. Tämä tehdään siten, että piirretään suora pisteiden B ja X kautta,

sekä sen kanssa yhdensuuntainen suora, joka kulkee pisteen A kautta. Seuraavaksi isketään harpin kärki pisteeseen X, otetaan säteeksi $\overline{XA'}$ ja piirretään ympyrä. Yhdistämällä ympyrän P ja uuden ympyrän leikkauspisteet saadaan säännöllisen viisikulmion sivu. Kun erotetaan harpilla sen pituisia pätkiä ympyrän kehältä, saadaan kokonainen säännöllinen viisikulmio.

Teemu Varis

Kultainen leikkaus (lat. sectio aurea) tunnettiin jo antiikin Kreikassa. 500-luvulla eKr. pythagoralaiset käyttivät viisikulmiota symbolinaan, ja väitetään, että he olisivat löytäneet irrationaaliluvut tutkimalla kuviossa esiintyvää kultaisen leikkauksen suhdetta. 300-luvulla eKr. vaikuttanut matemaatikko Eukleides mainitsee kultaisen leikkauksen kuuluisassa teoksessaan *Alkeet* (Elementa).

Kultaisen leikkauksen suhde esiintyy viisikulmion lisäksi lukuisissa muissa yhteyksissä. Eräs mielenkiintoisimmista havainnoista on, että Fibonaccin lukujen (sarjan $F_{0,1} = 1; F_n = F_{n-1} + F_{n-2}$) kahden peräkkäisen jäsenen suhde lähestyy kultaisen leikkauksen suhdetta. Luonnossa kultaiseen leikkaukseen törmää mm. ihmisen mittasuhteissa. Taiteessa käytetään esteettisenä pidettyä kultaista leikkausta runsaasti; klassisia esimerkkejä ovat kreikkalainen Parthenonin temppeli ja useat Leonardo Da Vincin maalaukset. Suhde on myös havaittu Mozartin pianosonaattien sonaattimuotoisissa osissa esittelyjakson ja kehittely-jakausjaksojen välillä.

Kultaiseen leikkaukseen on aikojen saatossa liitetty myös mystisiä piirteitä. Osoitteessa <http://www.evolutionoftruth.com/goldensection/> perustellaan korkeamman voiman olemassaoloa kultaisen leikkauksen esiintymisellä mm. DNA:n rakenteessa, taivaankappaleiden liikkeissä ja osakemarkkinoilla. Kukin harkitkoon itse, onko kyse Suuresta Totuudesta vai hienoisesta ylitulkinnasta.

Fibonaccin illuusio

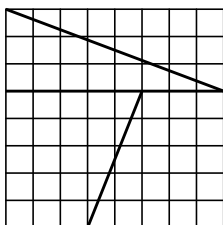
Fibonaccin lukujonolla tarkoitetaan jonoa, jonka 1. ja 2. luku ovat ykkösiä, ja muut luvut saadaan laskemalla kaksi edellistä lukua yhteen. Se on saanut nimensä 1200 luvulla eläneen Fibonacci'n kutsutun Leonardo Pisalaisen mukaan. Fibonacci'n luvuista käytetään yleensä merkintää, jossa n :s luku on F_n . Jonoon katsotaan joskus kuuluvaksi myös luku $F_0=0$. Fibonacci'n jonoon kuuluvista luvuista käytetään yhteisnimitystä Fibonacci'n luvut. Lukujonoja, jotka muodostetaan samoin kuin Fibonacci'n jono, paitsi että kaksi ensimmäistä jäsentä voivat olla mitä tahansa positiivisia kokonaislukuja kutsutaan yleistetyiksi Fibonacci'n jonoiksi.

Fibonacci'n lukuihin liittyy seuraavia mielenkiintoisia ominaisuuksia

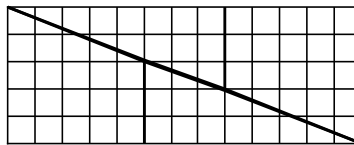
1. $F_{n+1}^2 = F_n F_{n+2} + (-1)^n, n \geq 1$
2. $F_{2n+1} = F_n^2 + F_{n+1}^2$
3. $F_{n+2}^2 - F_{n+1}^2 = F_n F_{n+3}$
6. Joka n :s Fibonacci'n luku on jaollinen F_n :llä.
7. $\text{sy}(F_n, F_{n+1}) = 1$
8. $\frac{F_n}{F_{n-1}}$ lähenee kultaista leikkausta kun n lähenee ääretöntä.

Ominaisuuteen 1 liittyy seuraava kuuluisa illuusio:

Leikataan ruutupaperista shakkilaudan kokoinen, eli $8 \times 8 = 64$ ruudun neliö, ja paloittelaa se seuraavan kuvan osoittamalla tavalla:



Palaset irroittaa toisistaan voidaan järjestää uudestaan siten, että ne muodostavat seuraavan laisen kuvion:



Kuvion sivut ovat 5 ja 13 ruutua, joten sen pinta-alaksi saadaan 65 ruutua! Jomman kumman kuvion ala on siis laskettu väärin. Jälkimmäinen kuvio ei itse asiassa olekaan suorakaide. Sen keskellä on hyvin kapea suunnikkaan muotoinen aukko, jonka pinta-ala on 1. Tämän suunnikkaan kärkipisteet ovat myötöpäivään A, C, D ja B. Virheen voi havaita jo siitäkin, että kappaleiden vinojen sivujen kulmakertoimet ovat erisuuriset ($-\frac{3}{8}$ ja $-\frac{5}{2}$).

Virheen vaikea havaittavuus perustuu siihen, että 5, 8 ja 13 ovat kolme peräkkäistä Fibonacci'n lukua, joista keskimäisen neliö poikkeaa ominaisuuden 1 mukaan yhdellä sen kummallakin puolella sijaitsevien lukujen tulosta. Poikkeaman suunta riippuu siitä, onko keskimäisen luvun järjestysluku parillinen vai pariton, ja siksi illuusio toteutuu-kin parhaiten parillista astetta olevilla Fibonacci'n luvuilla. Illuusio tulee sitä vakuuttavammaksi, mitä suurempia lukuja käytetään. Esimerkiksi kun valitaan luvut 13, 21 ja 34, saadaan "pinta-aloiksi" 442 ja 441. Suunnikkaan leveydeksi tulee tällöin vain 0,4.

Sampo Tiensuu

Fyllot Leh

Kultainen leikkaus ja Fibonacci'n luvut esiintyvät luonnossa lähes kaikkialla. Joskus niiden merkitys on selvä, kuten esimerkiksi kuvattaessa eläinpopulaation kokoa, mutta kun ne löytyvät kasvin siementen lukumääristä tai niiden osien kokosuhteista, yhteys näyttää lähinnä sattumalta. Kasveilla on kuitenkin hyvät evolutiiviset perusteet noudattaa näitä lukuja. Erityisesti ne ilmenevät samankaltaisten kasvin osien keskinäisessä sijoittumisessa eli fyllotaksiassa. Kasvien lisäksi samaa teoriaa voidaan soveltaa esimerkiksi simpukankuorten täpliin tai muurahaiskävyin suomihiin.

Esimerkiksi auringonkukan tai päivänkakkaran mykerössä siemenet näyttävät sijoittuvan spiraaleihin, joista toinen kiertää myötöpäivään ja toinen vastapäivään. Näiden spiraalien lukumäärät ovat lähes poikkeuksetta peräkkäisiä Fibonacci'n lukuja. Luvut vaihtelevat kukinnan koon mukaan: Keskikokoisissa auringonkukan mykeröissä on yleensä nähtävissä 34 toiseen suuntaan ja 55 toiseen suuntaan kaartuvaa spiraalia. Suuremmissa nämä luvut saattavat olla 55 ja 89, tai jopa 89 ja 144. Pienemmissä puolestaan 21 ja 34 tai 13 ja 21. Yleisesti, jos mykerössä näkyy m spiraalia myötöpäivään ja n vastapäivään, sillä sanotaan olevan (m, n) fyllotaksia.

Auringonkukan mykeröiden on havaittu noudattavan yksinkertaista mallia, jonka mukaan jokainen kukka sijaitsee aina samassa kulmassa (δ) edelliseen nähden. Tätä kulmaa kutsumme poikkeamakulmaksi. Tällöin N :nen kukan paikka voidaan ilmaista napakoordinaatistossa seuraavasti:

$$\begin{aligned} \phi &= \delta \cdot N, \\ r &= c\sqrt{N}, \end{aligned} \quad (1)$$

aksia tien lukuteoriaa

missä ϕ on sen positiivisen x -akselin kanssa muodostama kulma ja r sen etäisyys origosta. c on kukkien koosta riippuva vakio, joka määrää etäätymisnopeuden keskipisteestä. (Kuva 1)

Kaikki kukat sijaitsevat spiraalilla, jonka lauseke saadaan yhtälöstä (1), kun N :lle annetaan kaikki positiiviset Reaalilukuarvot. Tätä spiraalia kutsumme tuotantospiraaliksi. Yhtälön (1) esittämän spiraalin valinta on perusteltua. Tällöin kukat sijoittuvat yhtä tiheästi kaikilla etäisyyksillä keskustasta, koska minkä tahansa säteen sisään jäävien kukkien määrä on tällöin verrannollinen vastaavan ympyrän pinta-alaan, joka puolestaan on verrannollinen säteen neliöön. Tällaista spiraalia kutsutaan syklotronispiraaliksi¹⁾. Tuotantospiraalille voidaan käyttää muitakin lausekkeita. Esimerkiksi Arkimeden spiraali, jossa $r = cN$ antaa paremman kuvan kehittyvästä mykeröstä, jossa reunakukat ovat pidemmälle kehittyneitä kuin kukat keskustassa.

Lähes kaikissa kasveissa havaitaan poikkeamakulma:

$$\delta = \frac{360^\circ}{\tau^2} = \frac{360^\circ}{\tau + 1} \quad (2)$$

$$\delta \approx 137,507764^\circ,$$

missä $\tau = \frac{\sqrt{5}+1}{2} \approx 1,618$, eli kultaisen leikkauksen suhde! Auringonkukassa näyttäisi siis esiintyvän sekä kultainen leikkaus että Fibonaccin luvut ilman mitään selvää syytä.

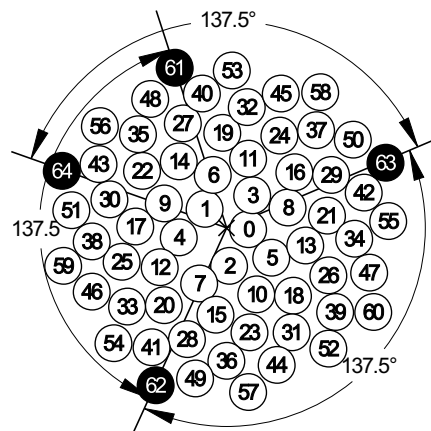
Sama ilmiö esiintyy lehtien asetumisessa varren ympäri. Lehdet näytävät kiertävän varren ympäri siten, että päällekkäin osuvien lehtien väli olisi aina jonkin Fibonaccin luvun ilmoit-

tama määrä lehtiä. (Itse asiassa lehdet eivät koskaan asetu täysin päällekkäin, sillä δ on irrationaalinen.)

On monia syitä siihen miksi evoluutio on suosinut näitä lukuja. Mykerössä on edullisinta olla mahdollisimman monta siementä pinta-alayksikköä kohti, ja lehtien tulisi sijaita mahdollisimman kaukana toisistaan, jotta ne kaikki saisivat riittävästi valoa eivätkä varjostaisi toisiaan. Voidaan osoittaa, että Fibonaccin lukuja ja kultaista leikkausta noudattamalla kasvit saavuttavat itselleen edullisimman rakenteen.

Erilaisia spiraaleja

Saattaa vaikuttaa oudolta, että mykerön koon kasvaessa spiraalien määrä muuttuu hyppäyksittäin, vaikka kasvu olisikin tasaista. Itse asiassa spiraalit eivät lainkaan synny ja katoa, vaan kaikki spiraalisarjat ovat olemassa koko ajan. Mykeröstä hahmottuvat kuitenkin parhaiten ne spiraalit, joihin kuuluvat kukat koskettavat toisiaan. Tällaisten spiraalien sanotaan olevan yhtenäisiä. Samaan spiraaliin kuuluvien peräkkäisen kukkien järjestysnumeroitten erotus on aina vakio. Spiraalia,

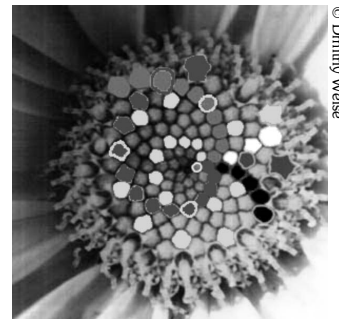


Kuva 1: Kaavakuva mykerön keskustasta.

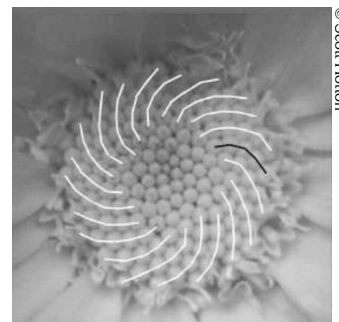
jolle tämä erotus on m sanotaan m -spiraaliksi. Kukinnon kaikki m -spiraalit muodostavat m -spiraalisarjan, jossa on m rinnakkaista spiraalia. Kaikkien tietyn spiraalin kukkien järjestysluvut kuuluvat siis samaan jäännösluokkaan (mod m).

Saman spiraalin kukkien välimatkaan vaikuttaa säteen r muutos toisesta toiseen siirryttäessä. Koska r ilmaistetaan neliöjuurifunktiolla, tämä on luonnollisesti sitä pienempi, mitä kauempana keskustasta kukat sijaitsevat. Etäisyyteen vaikuttaa toisaalta myös kukkien välinen kulma. Tiettyssä kulmassa toisiinsa nähden sijaitsevat kukat ovat sitä kauempana toisistaan, mitä kauempana ympyrän keskustasta ne sijaitsevat. Näin voidaan todeta, että jokin spiraalisarja on näkyvissä vain tietyllä etäisyysvälillä keskustasta. Itse asiassa etäisyys keskustasta on ainoa spiraalien näkyvyyteen vaikuttava tekijä. Esimerkiksi kukkien koolla tai määrällä ei ole merkitystä.

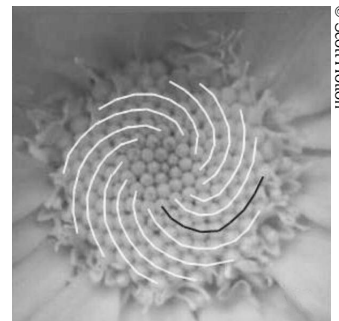
Kukinnon kasvaessa reuna-alueelle syntyvän uuden spiraalisarjan spiraalin määrä on aina kahden edellisen spi-



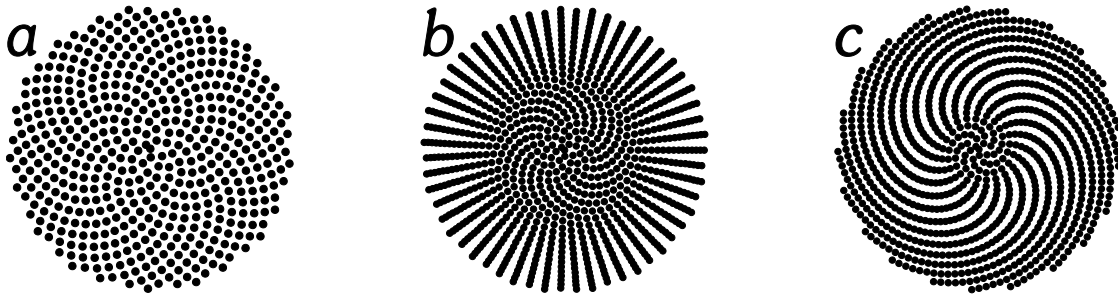
Kuva 2: Eri spiraalisarjoihin kuuluvia spiraaleja, joista jotkut ovat yhtenäisiä, jotkut eivät.



Kuva 3: Spiraaleja Candula Officinalis-ksen mykerössä. Ylempään kuvaan on merkitty kaikki 21- ja alempan 13-spiraalisarjojen spiraalit.



1) Nimitys johtuu siitä, että syklotronissa kulkeva hiukkanen noudattaa tätä spiraalia silloin kun sen nopeus on niin pieni, että suhteellisuusteoria voidaan jättää huomiotta. Syklotroni, ks. Seepia 2 s. 14–22.



Kuva 4: Kukkien sijoittuminen mykerössä liittyy pakkaamisongelmaan. Tehokkaassa pakkaamisessa tila jakaantuu mahdollisimman tasaisesti kukkien kesken. Kaikkein suurin pakkaamistehokkuus ($\eta \approx 0,8169$) saavutetaan poikkeamakulmalla $\delta \approx \tau \cdot 360^\circ \approx 137,5077^\circ$ (vasemmalla). Kukat mahtuvat huonommin, kun käytetään τ :n rationaalista approksimaatiota $\delta = \frac{21}{55} \cdot 360^\circ = 137,454545\dots$ (keskellä) tai irrationaalista approksimaatiota $\delta = \frac{155 + \sqrt{13}}{414} \cdot 360^\circ \approx 137,9179^\circ$ (oikealla).

raalisarjan summa. Tämä spiraaleille ominainen ilmiö tunnetaan summautumisena.

Oletetaan että jollakin tietyllä etäisyysalueella mykerön keskustasta on havaittavissa m myötäpäivään ja n vastapäivään kiertävää spiraalia. Näihin sarjoihin kuuluu silloin m ja n spiraalia vastavasti. Kuvassa 5 kukat A ja D ovat yhteydessä toisiinsa ainoastaan kukkien B ja C välityksellä. Kukat A kukkaan B siirryttäessä on järjestysnumeroon lisättävä n , ja vastaavasti B:stä D:hen siirryttäessä on lukuun lisättävä m . Tällöin A:sta D:hen siirryttäessä on lisättävä vastaavasti $n+m$.

Mykerön kasvaessa kukat siirtyvät pitkittäissuunnassa lähemmäs toisiaan, jolloin A ja D kohtaavat ja uusi spiraalisarja tulee näkyviin. Tämän spiraalisarjan peräkkäisten kukkien järjestysnumeroiden erotus on $m+n$. Sillä etäisyydellä keskustasta, jolla $m+n$ sarjan kukat ensimmäisen kerran kosketavat toisiaan, on havaittavissa kolme yhtenäistä spiraalisarjaa. Kauemmaksi siirryttäessä n - ja m -sarjoista pienempi lakkaa olemasta yhtenäinen ja häviää näkyvistä. Spiraalien lukumäärät eri alueilla keskustasta alkaen muodostavat siis lukujonon, jonka jokainen luku on kahden edellisen summa.

Tällaisista sarjoista yksinkertaisin on Fibonaccin jono (1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, ...), joka, kuten aiemmin todettiin, esiintyy yli 92%:ssa kasveista. Toiseksi yleisin on noin 2%:ssa tapauksista esiintyvä ns. Lucas-

jono (1, 3, 4, 7, 11, 18, 29, 47, 76, ...), joka muodostetaan kuten Fibonaccin jono, mutta lähtien luvuista 1 ja 3.

Sylinterimalli

Hieman toisenlainen yfllotaksia esiintyy esimerkiksi ananak-sessa tai suovehkassa. Tässä mallissa kukkien voidaan ajatella sijoittuvan sylinterin pinnalle. Ne ovat siis aina yhtä kaukana sylinterin akselista. Kukkien paikka voidaan ilmaista seuraavasti:

$$\begin{aligned}\phi &= \delta \cdot N, \\ r &= \text{vakio}, \\ H &= h \cdot N\end{aligned}\quad (4)$$

missä ϕ , r ja H ovat kukan sylinterikoordinaatit. Laskutoimitusten helpottamiseksi käytämme kulmayksikkönä radiaaneja ($2\pi = 360^\circ$). Tällöin kulman lukuarvo on yhtä suuri kuin ympyrän kaarta pitkin kuljettu etäisyys sylinterin pinnalla.

Koska sylinterimallissa säde on vakio, ei poikkeamakulmaa (δ) tarvitse valita siten, että pakkaustehokkuus olisi optimaalinen millä tahansa säteellä. Itse asiassa δ voi olla mikä tahansa reaaliluku tietyltä väliltä. Yleensä se on kuitenkin lähellä Fibonaccin kulmaa, sillä silloin fyllootaksia säilyttää tehokkuutensa, vaikka kukin muoto ja koko muuttuisivat kasvin kasvaessa, ja sylinteri voi myös olla eri kohdista eri paksuinen. Tästä seuraa, että myös sylinterifyllootaksiassa näkyvät spiraalisarjat ilmentävät yleensä Fibonaccin lukuja.

δ :n valinnan jälkeen tehtäväksi jää vielä määrittää kaavan

(4) muut vakiot sen mukaisiksi.

Kuva 4 esittää (3, 5) fyllootaksiaa ilmentävää auki leikattua sylinteriä. Eri vakioiden keskinäisten suhteiden määrittämisessä voidaan hyödyntää kahden kukasta 0 lähtevän spiraalin leikkauspisteiden välille piirrettyä kolmiota ja kosinilauseetta. Ne lukijat, jotka eivät halua seurata näitä matemaattisia perusteluja voivat hypätä suoraan alaotsikkoon ”Pakkaustehokkuus”.

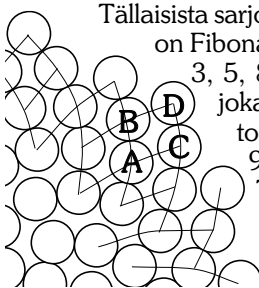
Merkitään kuvassa esiintyvistä spiraalisarjoista oikealle kiertävää m :llä ja vasemmalle kiertävää n :llä.

Kiertokulma kukasta 0 kukkaan m on määritelmän (4) mukaan $\phi = \delta m$. Tämä kulma voidaan ilmaista kahdessa osassa: [14]

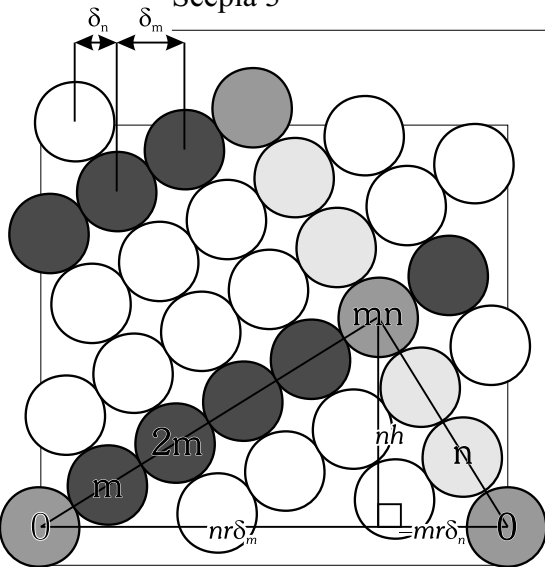
$$\delta m = \delta_m + \Delta_m \cdot 2\pi, \quad (5)$$

missä Δ_m on δm täyskierroksina ilmaistuna ja pyöristettynä lähimpään kokonaislukuun, ja $-\pi < \delta_m \leq \pi$ on 0:n ja m :n välinen ”todellinen kulma”, eli itseisarvoltaan pienin 0:n ja m :n välinen kulma²⁾. (Kukkien sijainti ilmaistaan sylinterikoordinaatistossa, joten kulmat ovat aina vaakasuuntaisia mittayksiköitä ja pituusmitat pystysuuntaisia.) Nämä yhtälöt voidaan kirjoittaa vastaavasti toiselle spiraalisarjalle, kun m :t korvataan n :illä. Koska kukka m sijaitsee kukan 0 oikealla ja n vasemmalla puolella, δ_m on luonnollisesti positiivinen ja δ_n negatiivinen, sillä kukka n sijoittuu aina kukan 0 vasemmalle ja m oikealle puolelle. Koska

2) Tämän määritelmän mukaan $\delta = \delta_1$, sillä tuotantospiraali muodostaa 1-spiraalisarjan ainoan spiraalin.



Kuva 5:



Kuva 6: Auki leikattu sylinteri, jolla sijaitsevat ympyrät ilmentävät (m, n) -fyllotaksiia. Sylinteri saadaan, kun kuvan suorakaiteen oikea ja vasen reuna liimataan yhteen.

0-kukasta lähtevät m - ja n -spiraalit kohtaavat kukassa mn , saadaan:

$$n\delta_m - m\delta_n = 2\pi \quad (6)$$

(yhtälö on kirjoitettu vähennyslaskuna, sillä $m\delta_n \leq 0$) Sijoittamalla δ_m ja δ_n yhtälöstä (5), saadaan vastaavasti:

$$n\Delta_m - m\Delta_n = 1 \quad (7)$$

Saamme lisää selville spiraalien geometriasta, kun sovellamme Pythagoraan lausetta kuvan 6 kahden suorakulmaiseen kolmioon. Näin saadaan:

$$(nr\delta_m)^2 + (mnh)^2 = (nd)^2 \quad (8)$$

$$(mr\delta_n)^2 + (mnh)^2 = (md)^2 \quad (9)$$

missä d on kukkien halkaisija, joka on yhtä suuri kuin saman spiraalin peräkkäisten kukkien välinen etäisyys kun kukat koskettavat toisiaan. Yhtälöt voidaan ratkaista d :n ja h :n suhteen:

$$h = \sqrt{\frac{\delta_m^2 - \delta_n^2}{n^2 - m^2}} \quad (10)$$

$$d = \sqrt{\frac{n^2\delta_m^2 - m^2\delta_n^2}{n^2 - m^2}} \quad (11)$$

Binomikaavaa käyttämällä (11) voidaan muuttaa muotoon:

$$d = \sqrt{\frac{(n\delta_m - m\delta_n)(n\delta_m + m\delta_n)}{n^2 - m^2}}$$

$$= \sqrt{\frac{2\pi(n\delta_m + m\delta_n)}{n^2 - m^2}} \quad (12)$$

Yhtenäisten spiraalien välinen kulma saadaan kun merkitään m - ja n -spiraalisarjojen välistä kulmaa γ :lla, ja kun tiedetään, että kolmion kanta on $\delta_m + \delta_n = 2\pi$, voidaan kosinilauseen mukaan kirjoittaa seuraavasti:

$$(2\pi r)^2 = (nd)^2 + (md)^2 - 2(nd)(md)\cos\gamma \quad (13)$$

Kolmas hyödyllinen kaava on ns. Heronin kaava, joka ilmaisee kolmion pinta-alan sen sivujen pituuksien avulla:

$$A = \sqrt{p(p-a)(p-b)(p-c)}, \quad (14)$$

missä a , b ja c ovat kolmion sivut ja $p = \frac{a+b+c}{2}$, eli kolmion piirin puolikas. Kun tiedetään, että kolmion ala on $A = \frac{1}{2}a(mnh)$, voidaan yhtälöstä (14) ratkaista h :

$$h = \frac{2\sqrt{p(p-a)(p-b)(p-c)}}{amn} \quad (15)$$

Tästä voidaan ratkaista kuvan 6 kolmion korkeus, sillä

$$a = 2\pi r, b = nd, c = md \text{ ja } p = \frac{1}{2}(nd + md + 2\pi r).$$

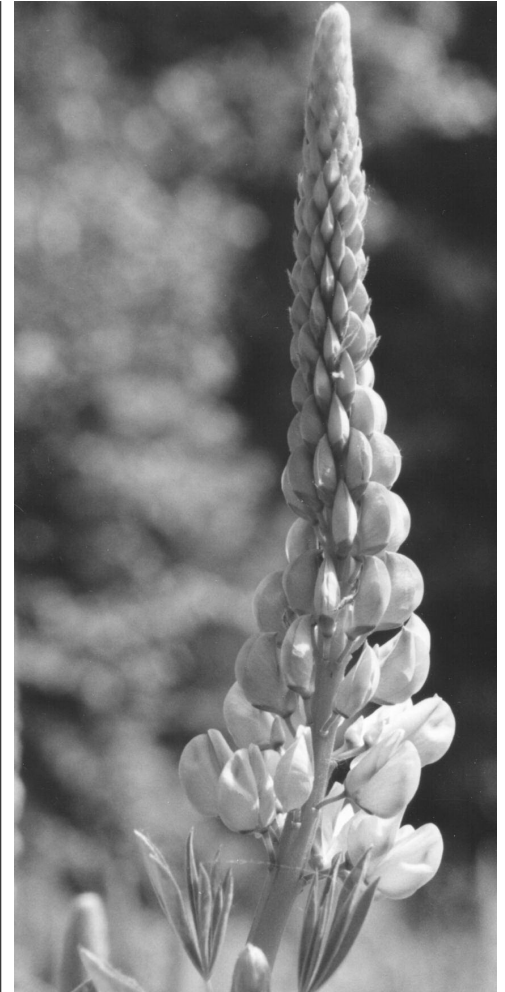
Esimerkki:

Eräessä 2cm paksussa kuusenkävyssä havaittiin suomujen muodostavan 8 spiraalia toiseen suuntaan ja 5 toiseen. Kahden peräkkäisen suomun välimatka on noin 6,2mm. Määritä kahden peräkkäisen suomun välinen poikkeamakuuma (δ) sekä pystypoikkeama (h).

Ratkaisu:

Tässä tapauksessa $m=8$ ja

3) Diofantoksen yhtälöllä tarkoitetaan yhtälöä, jossa käytetään ainoastaan yhteen- ja vähennyslaskutoimituksia, ja jonka kaikki vakiot ja tuntemattomat ovat kokonaislukuja. Muotoa $ax + by = c$ olevaa yhtälöä kutsutaan lineaariseksi Diofantoksen yhtälöksi. Se on ratkeava jos ja vain jos $\text{syta}(a, b)$ on c :n tekijä. Kun $c=1$, yhtälö ratkeaa jos ja vain jos a ja b ovat suhteellisia alkulukuja. Diofantoksen yhtälönratkaisemisesta Eukleideen algoritmilla käsitellään luki- ja matematiikan kursseilla "Lukuteoria ja logiikka".



Kuva 7: Komealupiini (*Lupinus polyphyllus*) on tyypillinen esimerkki sylinteri fyllotaksiasta.

$n=5$. Yhtälöstä (15) saadaan:

$$h = \frac{2\sqrt{p(p-2\pi r)(p-md)(p-nd)}}{2\pi r mn}, \quad (16)$$

jossa

$$\begin{aligned} p &= \frac{m+n}{2} \cdot d + \pi r \\ &= \frac{8+5}{2} \cdot 6,2\text{mm} + \pi \cdot 10\text{mm} \\ &= \pi \cdot 10\text{mm} + 40,3\text{mm} \\ &\approx 7,17159\text{mm} \end{aligned}$$

sijoittamalla nyt p kaavaan (16) saadaan:

$$h \approx 0,60275\text{mm} \approx 0,60\text{mm}$$

δ :n ratkaiseminen ei ole yhtä yksinkertaista. Se saadaan yhtälöstä (5), mutta ensin on ratkaistava Diofantoksen yhtälö³⁾ (7) sekä δ_m tai δ_n yhtälöistä (8) tai (9).

Emme tarvitse yhtälön (7) kaikkia ratkaisuja; – ainoastaan pienimmät positiiviset ratkaisut.

Ne on helppo arvata, mutta ne voidaan ratkaista myös Eukleideen algoritmilla. Näin saadaan:

$$\begin{cases} \Delta_m = 3 \\ \Delta_n = 2 \end{cases}$$

Yhtälöstä (8):

$$\delta_m = \sqrt{\frac{(nd)^2 - (mnh)^2}{(nr)^2}} \approx 0,62858$$

Kun Δ_m ja δ_m sijoitetaan yhtälöön (5) saadaan:
 $\delta \approx 2,4348 \approx 139,502^\circ$

Vastaus:

$$h \approx 0,60 \text{ mm}$$

$$\delta \approx 139,5^\circ$$

Kuten havaittiin muiden vaikioiden selvittäminen on melko yksinkertaista kun tunnetaan d , h tai δ , sekä yhtenäiset spiraalisarjat. Näitä arvoja ei kuitenkaan voida valita miten tahansa. Tietty spiraalisarja voi nimittäin olla yhtenäinen vain tietyillä $d:n$, $h:n$ ja $\delta:n$ arvoilla. Esimerkiksi $h:n$ kasvessa tarpeeksi suurempi yhtenäisistä spiraalisarjoista menettää yhtenäisyytensä, sillä sen ja toisen yhtenäisen spiraalisarjan välinen kulma laskee alle $60^\circ:n$, jolloin kukat eivät yksinkertaisesti enää mahdu vierekkäin. ($h:n$ kasvaminen vastaa tavallaan kuvion venymistä pystysuunnassa, paitsi että d kasvaa vastaavasti säilyttäen vierekkäisten kukkien kosketuksen mikäli mahdollista.) Vastaavasti $h:n$ pienentyessä pienin spiraalisarja menettää yhtenäisyytensä kun γ ylittää 120° . h :lle ja δ :lle voidaan siis määrittää arvoalueet, joilla tietty spiraalisarja voi olla yhtenäinen. Valittaessa arvot näiden alueiden reunalta, saadaan kukat sijoittumaan siten, että kolme spiraalisarjaa ovat yhtenäisiä. Tällöin niiden kaikkien väliset kulmat ovat 60° .

Nämä raja-arvot saadaan yhtälön (13) avulla, kun sijoitetaan $\gamma = 60^\circ$. Kun tiedetään, että $\cos 60^\circ = \frac{1}{2}$, saadaan:

$$d = \frac{2\pi}{\sqrt{m^2 - mn + m^2}}.$$

ja kun korvataan d yhtälöllä (12) voidaan kirjoittaa:

$$n\delta_m + m\delta_n = \frac{2\pi(n^2 - m^2)}{m^2 - mn + n^2},$$

mistä voidaan yhtälön (6) avulla ratkaista δ_m ja δ_n :

$$\begin{aligned} \delta_m &= \frac{\pi(m+2n)}{m^2 - mn + n^2} \\ \delta_n &= \frac{\pi(2m+n)}{m^2 - mn + n^2} \end{aligned} \quad (17)$$

Kun δ_m :lle ja δ_n :lle annetaan nämä arvot, ja määritetään muut arvot kuten edellä, saadaan fylloksiakuvio, jossa on 3 yhtenäistä spiraalisarjaa: m , n ja $|m-n|$. Toinen raja, jolla yhtenäiset spiraalisarjat ovat m , n ja $m+n$ saadaan vastaavasti kun $\gamma = 120^\circ$. Tällöin 60° kulma esiintyy samoin kuin edellisessä tapauksessa, mutta ei $m:n$ ja $n:n$ vaan $\max\{m,n\}:n$ ja $m+n:n$ välillä. Koska $\cos 120^\circ = -\frac{1}{2}$ saadaan vastaavasti:

$$d = \frac{2\pi}{\sqrt{m^2 + mn + m^2}}$$

ja

$$\begin{aligned} \delta_m &= \frac{\pi(m+2n)}{m^2 + mn + n^2} \\ \delta_n &= \frac{\pi(2m+n)}{m^2 + mn + n^2} \end{aligned} \quad (18)$$

Nyt voidaan todeta, että spiraalisarjat m ja n voivat olla yhtenäisiä jos ja vain jos δ_m ja δ_n sijaitsevat lausekkeiden (17) ja (18) määrittämällä suljetulla välillä.

Miksi τ ?

Poikkeamakulman τ valin-

taa voi perustella monella tavalla.

Kasville olisi edullisinta, että kukat tai lehdet jakautuisivat mahdollisimman tasaisesti eri kulma-alueiden kesken kukkien määrästä tai mittakaavasta riippumatta. Tämän perusteella voidaan olettaa, että varteen syntyvä uusi lehti syntyy aina suurimpaan olemassa olevaan rakoon kahden muun lehden välillä (a). Tasaisesta jakaumasta seuraa myös, että kukat sijaitsevat pienessä mittakaavassa samoin kuin suuressakin mittakaavassa. Näin on, jos uusi lehti jakaa sen välin, johon se syntyy samassa suhteessa, kuin δ jakaa täyskulman (b).

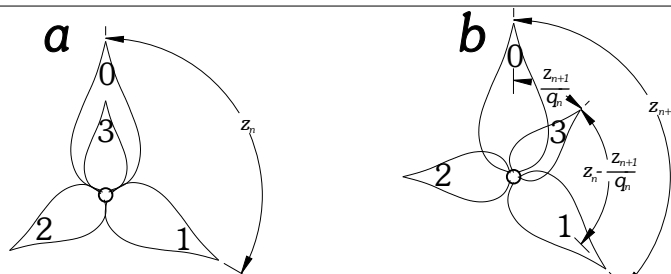
Näiden oletusten pohjalta voidaan johtaa kulman δ optimaalinen arvo seuraavasti: [16]

Tarkastellaan varren ympärille asettuvien lehtien muodostamaa kuviota ylhäältä päin. (Kuva 8a) Merkitään z :lla kahden lehden välistä kulmaa kierroksina ilmaistuna. Toisin sanoen $z = \frac{\delta}{360^\circ}$. $z:n$ on

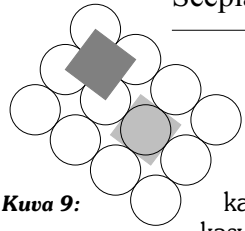
luonnollisesti oltava irrationaaliluku, sillä muutoin ϕ :lla voisi olla vain äärellinen määrä arvoja, mikä johtaisi kukkien epätasaiseen jakautumiseen (kuva 1). Sitä voidaan kuitenkin lähestyä rationaalisilla likiarvoilla siten, että uusi arvo on aina lähempänä $z:n$ todellista arvoa kuin edellinen. Olkoon

$$z_n = \frac{p_n}{q_n} \text{ luvun } z \text{ n:s likiarvo, jossa}$$

p_n ja q_n ovat suhteellisia alkulukuja ts. niillä ei ole yhteisiä tekijöitä. Arvataan jokin likiarvo z :lle ja merkitään sitä z_0 :lla. Esim. $z_0 = \frac{1}{3}$ ts. $p_0 = 1$ ja $q_0 = 3$. Lehdet osuvat kohdakkain aina q_n lehden välein, jolloin on käännytty yhteensä p_n täyskierrosta (koska $z_n \cdot q_n = p_n$, joka



Kuva 8: Siirtyminen $z:n$ approksimaatiosta z_n arvoon z_{n+1} . Kuvat on piirretty siten, että $n=0$ ja $z_n = z_0 = \frac{1}{3}$. Kuvasta **b** näkyy, kuinka lehti 3 jakaa lehtien 0 ja 1 välin suhteessa $z_{n+1}:1-z_{n+1}$.



on kokonaisluku). q_n :s lehti osuu siis kohdakkain 0:n lehden kanssa jne.

Lehtien kohdakkain sattumisen välttämiseksi kasvatetaan likiarvoa hieman.

Merkitään tätä uutta likiarvoa z_{n+1} :llä. q_n :s lehti sijoittuu tällöin ylhäältä katsottuna lehden 0 ja sitä lähinnä olevan lehden väliin jakoen sen oletuksen b mukaisesti suhteessa $z_{n+1} : 1 - z_{n+1}$. (huomaa, että ylhäältä katsottuna 0:aa lähin lehti ei välttämättä lehti 1) Tämän välin suuruus on aina $\frac{z_n}{p_n} = \frac{1}{q_n}$ ($=z_n$, kun $p_n = 1$ eli kun lehti numero 0 on lähinnä lehteä numero 1). Tällöin q_n :nen lehden kierokulma ei enää olekaan $p_n \cdot 360^\circ$ vaan $(p_n + \frac{1}{q_n} \cdot z_{n+1}) \cdot 360^\circ = q_n z_{n+1} \cdot 360^\circ$ (q_n :nen lehden paikka ympyrän kehällä saadaan kun käännetään q_n kertaa $z_{n+1} \cdot 360^\circ$)

Ratkaistaan z_{n+1} :

$$p_n + \frac{z_{n+1}}{q_n} = q_n z_{n+1}$$

$$\Leftrightarrow p_n q_n + z_{n+1} = q_n^2 z_{n+1}$$

$$\Leftrightarrow p_n q_n = (q_n^2 - 1) z_{n+1}$$

$$\Leftrightarrow z_{n+1} = \frac{p_n q_n}{q_n^2 - 1}$$

Toisaalta kuitenkin $z_{n+1} = \frac{p_{n+1}}{q_{n+1}}$, joten

$$\frac{p_{n+1}}{q_{n+1}} = \frac{p_n q_n}{q_n^2 - 1}. \quad (3)$$

Kun valitaan

$z_0 = \frac{1}{3} \Leftrightarrow p_0 = 1 \wedge q_0 = 3$, niin (3) on tosi jos ja vain jos p_n ja q_n ovat peräkkäisiä parillista järjestyslukua olevia Fibonaccin lukuja. Tämä ominaisuus voidaan johtaa Fibonaccin lukujen perusominaisuudesta 1 (kss. 30).

z :n arvo saadaan, kun tiedetään, että peräkkäisten Fibonaccin lukujen suhde lähenee kultaista leikkausta, kun luvut lähenevät ääretöntä.

$$z = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{p_n}{q_n} = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{F_{2n}}{F_{2n+2}}$$

$$= \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{F_n}{F_{n+2}} \quad 3)$$

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{F_n}{F_{n+1}} = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{F_{n+1}}{F_{n+2}} = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{F_n}{F_{n+1}}$$

3) Koska

$$= \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{F_n}{F_{n+1}} \cdot \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{F_{n+1}}{F_{n+2}} = \frac{1}{\tau^2} = 1 - \frac{1}{\tau}$$

$$\Leftrightarrow \delta = \frac{360^\circ}{\tau^2} \approx 137,5^\circ$$

Pakkaustehokkuus

Kolmas tapa lähestyä δ :n optimaalisinta arvoa on pakkaustehokkuus. Tällöin ajatellaan, että kasville olisi edullisinta saada mahdollisimman monta kukkaa mahtumaan tietyn kokoiseen mykeröön.

Pakkaustehokkuudella tarkoitetaan yleisesti hyödynnetyn alan suhdetta koko ala-alaan, eli mykerössä kukkien yhteenlasketun pinta-alan suhdetta koko mykerön ala-alaan. Keskenään saman kokoisten ympyrän muotoisten kukkien fyllotaksiaa tutkittaessa voidaan kuitenkin käyttää toista määritelmää, joka johtaa samoihin lukuarvoihin, mutta tekee laskut helpommiksi. [15]

Kaavan (1) mukaan kukkien etäisyys keskipisteestä noudattaa kaavaa $r = c\sqrt{N}$, sillä tällöin mykeröön mahtuvien kukkien määrä on suoraan verrannollinen mykerön pinta-alaan. Kukat ovat siis laajassa mittakaavassa sijoittuneet tasaisesti. Yleisesti voidaan sanoa, että miten tahansa äärettömälle tasolle sijoittuneet pisteet sijaitsevat laajassa mittakaavassa tasaisesti, jos jossakin kohtaa tasolla sijaitsevan ympyrän sisään jäävien pisteiden lukumäärän suhde ympyrän säteeseen lähenee jotakin vakiota kun ympyrän säde lähestyy ääretöntä. Toisin sanoen on olemassa raja-arvo:

$$A = \lim_{r \rightarrow \infty} \frac{\pi r^2}{N_r}, \quad (19)$$

jossa N_r on r -säteisen ympyrän sisään jäävien kukkien lukumäärä. Esimerkiksi spiraalifyllotaksialla A on tällöin πc^2 . Lauseke (19) voidaan tulkita siten, että A on keskimääräinen pinta-ala kukkaa kohden.

Pienessä mittakaavassa tilanne on kuitenkin toinen. Kukat saattavat sijoittua kaikki samalle suoralle tai suuriin kaukana toisistaan oleviin ryppäisiin ja olla silti suuressa mittakaavassa tasaisesti

sijoittuneita. Tällainen pakkaaminen ei kuitenkaan ole erityisen tehokasta, sillä jos kaikki kukat ovat yhtä suuria, määrää pienin kahden kukan väli suurimman mahdollisimman koon. Itse asiassa riittää, että tarkastelemme pienintä kahden kukan välistä etäisyyttä, sillä jos jossakin on kukkia keskimääräistä tiheämpään pakattuna, niitä täytyy jossakin muualla olla keskimääräistä harvemmassa.

Määrittelemme nyt pakkaustehokkuuden seuraavasti:

$$\eta = \frac{D^2}{A}, \quad (20)$$

missä D on pienin etäisyys joka voidaan mitata kahden kukan keskipisteiden välillä. A :n pinta-alatulkinnan perusteella (20) on yhtäpitävä pakkaustehokkuuden pinta-alamääritelmän kanssa.

Sylinterifyllotaksian pakkaustehokkuuden määrittäminen on varsin yksinkertaista, sillä keskimääräinen pinta-ala kukkaa kohden on neljän kukan muodostaman suunnikkaan ala. (ks. kuva 9) ts. $A = d^2 \sin \gamma$, missä $0^\circ \leq \gamma \leq 90^\circ$ on yhtenäisten spiraalisarjojen välinen kulma.

Pienin etäisyys kahden kukan välillä on d , kun $60^\circ \leq \gamma$, mutta pienemmällä kulmalla kukat menevät osittain päällekkäin ja välimatkaksi saadaan $2 \sin \frac{1}{2} \gamma$. Tällöin

$$\eta = \begin{cases} \frac{1}{\sin \gamma} & , \text{ kun } \gamma \leq 60^\circ \\ 2 \tan \frac{1}{2} \gamma & , \text{ kun } \gamma > 60^\circ \end{cases} \quad (21)$$

$$\text{sillä } \frac{(2 \sin \frac{1}{2} \gamma)^2}{\sin \gamma} = 2 \tan \frac{1}{2} \gamma.$$

η saavuttaa tällöin maksimi arvonsa kun $\gamma = 60^\circ$:

$$1/\sin 60^\circ = 2 \tan 30^\circ = \frac{\sqrt{2}}{3}$$

Spiraalifyllotaksialle η :ta on vaikea määrittää, mutta lähteessä [15] osoitetaan, että se saa maksimi arvonsa $(5 - 4 \cos \frac{6\pi}{\tau^2})/\pi$

$\approx 0,8169$, kun $\delta = \tau^{-2}$. Spiraalifyllotaksian pakkaustehokkuus jää siis parhaimmillaankin selvästi sylinterisestä jälkeen. On kuitenkin helpoa osoittaa, että jos δ on rationaaliluku, niin $\eta = 0$. [15]

Syntymekanismi

Vaikuttaa siis siltä, että Fibonaccin lukuja ja kultaista leikkausta ”hyödyntämällä” kasvit voivat sijoittaa osasensa mahdollisimman tehokkaasti, mutta miten kasvit osaavat noudattaa näitä sääntöjä? Millä tavalla kasvi määrää, että kahden peräkkäin syntyneen kukan välinen kulma on juuri $137,5^\circ$, varsinkin kun mykerön kukat eivät näytä edes syntyvän yksitellen? Mistä kukka syntyessään tietää, mihin kohtaan on hetkeä aikaisemmin syntynyt kukka mykerön vastakkaisella laidalla? Näihin kysymyksiin on kehitetty vastaukseksi useita teorioita, joista mitään ei ole voitu täysin kumota. Vaikuttaakin itse asiassa siltä, että eri kasvit käyttävät eri menetelmiä saman tuloksen saavuttamiseksi.

Jo pitkään on tiedetty, että kasvien kasvuun vaikuttavat erilaiset aktivaattoreina ja inhibiittoreina toimivat hormonit⁵⁾. Jokaisen oksan kärkiosassa syntyy inhibiittori-hormonia, joka estää ylimääräisten haarojen syntymistä sen läh-

tyville. Levitesään hormoni laimenee, ja sen vaikutus heikkenee. Kun oksan kärki on kasvaessaan tarpeeksi etääntynyt lähimmästä haarasta, tietylle etäisyydelle siitä syntyy uusi haara.

On ehdotettu, että tämä järjestelmä aiheuttaisi myös haarojen spiraalisen asettumisen, kun olemassa olevien haarojen tuottama inhibiittori jakautuisi epätasaisesti varren pintasolukon eri puolille. Tämä johtaisi kuitenkin

kin korkeintaan vuorotellen varren kummallekin puolelle syntyviin tai vastakkain asettuviin lehtiin, jotka vuorottelevat 90° kulmassa, sillä alemmat lehdet sijaitsevat niin kaukana, että ne vaikuttavat lehden syntyalueeseen vain vähän. Onkin havaittu, että spiraalista fyllotaksiaa ilmentävissä kasveissa esiintyy lisäksi toista, paljon hitaammin diffusoituvaa inhibiittori-hormonia, joka toimii kasvupisteen ympäristössä eräänlaisena muistijälkenä siitä, mihin suuntaan aikaisemmat lehdet ovat syntyneet. Lehden sijoittumiseen vaakasunnassa vaikuttaa siis eri hormoni kuin pystysunnassa. Tämänkin hormoni laimenee pikkuhiljaa, jolloin vanhempien lehtien vaikutus sen konsentraatioon vähenee. [13]

Mykerön fyllotaksiaan tämä teoria ei sovellu. Mm. havainto, että mykerön keskiosan leikkaminen pois ei vaikuta fyllotaksian syntyyn kumosi aikaisemmat teoriat keskipisteen erittämästä hormonista. On myös ongelmallista, että kukat syntyvät ensiksi mykerön reunoille, mutta osaavat silti muodostaa oikean määrän spiraaleita.

Erään teorian mukaan kukkien sijoittuminen määräytyy fyysisen kosketuksen mukaan [1, 2, 3, 4, 10]. Uusi kukan alku syntyy minne tahansa, missä olemassa olevien kukkien väliin jää tarpeeksi tilaa. Kukkat työntävät toisiaan, ja pyrkivät siirtymään mahdollisimman etäälle muista kukista. Tällöin kukkienjärjestys voi muuttua kehityksen myöhemmässäkin vaiheessa, etkä niiden täydy heti aluksi löytää lopullista paikkaansa.

Toisen teorian mukaan kukkien asettuminen määräytyisi kemiallisesti, kuten edellä mainitussa teoriassa lehtien syntymisestä. Kukkakuvion muodostukseen osallistuu kuitenkin sekä aktivaattori että inhibiittori, jotka vaikuttavat

5) Aktivaattorilla tarkoitetaan ainetta, joka edistää jotakin toimintaa elävässä organismissa, ja inhibiittorilla vastaavasti ainetta, joka hidastaa toimintaa tai estää sen täysin.

paitsi kukkien syntyyn, myös toisensa tuotantoon soluissa. Hormonit päätyvät lopulta tasapainotilaan, joka määrää kukkien synty-paikat. [10, 18] Tietokonesimulatioissa tämä malli johtaa vastaaviin kuvioihin, kuin kosketusmallinkin, joten tällä perusteella on vaikea sanoa kumpi on lähempänä to- tuutta.

Sampo Tiensuu

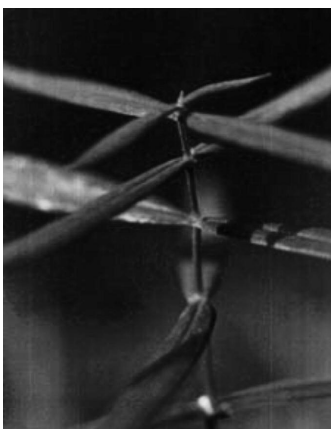
Kirjallisuutta

- [1] Adler, Irving; *A Model of Contact Pressure in Phyllotaxis*. Journal of Theoretical Biology 45:1–79 (1974)
- [2] Adler, Irving; *A Model of Space Filling in Phyllotaxis*. Journal of Theoretical Biology 53:435–444 (1975)
- [3] Adler, Irving; *The Consequences of Contact Pressure in Phyllotaxis*. Journal of Theoretical Biology 65:29–77 (1977)
- [4] Fowler, Deborah R.; Prusinkiewicz, Premyslaw; Battjes, Johannes; *A Collision-based Model of Spiral Phyllotaxis*. Computer Graphics, 26, 2 (1992)
- [5] Haß, Helmut (2000); *Phyllotaxis Phänomen und Modellierung lebendiger Ordnung*. <http://www.uni-koblenz.de/~odsgroe/www/ha/spiralen/www-phyllotaxis/0.phyllotaxis.html>
- [5] Hotton, Scott G. (2000) *Scott Hotton's Phyllotaxis Page*, <http://unixgen1.mcs.muohio.edu/~hottong/phylo.html>
- [6] Hotton, Scott G.; *Symmetry of Plants*. University of California, Santa Cruz, 1999.
- [7] Smith College, *Phyllotaxis – an Interactive Site for Mathematical Study of Plant Pattern Formation*, <http://www.math.smith.edu/~phyll/>
- [8] Thomas, R. L.; Cannell, M. G. R.; *The Generative Spiral in Phyllotaxis Theory*. Annals of Botany 45:273–249 (1980).
- [9] Jean, Roger V.; *Mathematical modelling in Phyllotaxis: The State of the Art*. Mathematical Biosciences 64:1–27 (1983)
- [10] Jean, Roger V.; *Phyllotaxis – A Systemic Study in Plant Morphogenesis*. Cambridge University Press, 1994.
- [11] Maxymowych, R.; Erickson, R. O.; *Phyllotactic change induced by gibberellic acid on Xanthium Shoot Apices*. American Journal of Botany 64:33–44 (1977).
- [12] Mitchison, G. J.; *Phyllotaxis and the Fibonacci Series*. Science 196:270–275 (1977).
- [13] Nill, Karl-Heinz; (2000) *Phyllotaxis Helical arrangement of leaves and staggered*. <http://www.eb.tuebingen.mpg.de/abt/4/meinhardt/phyll.html>
- [14] Prusinkiewicz, Premyslaw; Lindenmayer, Aristid; *The Algorithmic Beauty of Plants*. Springer-Verlag, New York 1990.
- [15] Ridley, J. N.; *Packing Efficiency in Sunflower Heads*. Mathematical Biosciences 58:129–139 (1982).
- [16] Vogel, Helmut; *A Better Way to Construct a Sunflower Head*. Mathematical Biosciences 44:179–189 (1979)
- [17] Weise, Dmitriy (1998) *Principle of Minimax and Rise Phyllotaxis (Mechanistic Phyllotaxis Model)*, <http://members.tripod.com/vismath/dima/>
- [18] Young, David A.; *On the Diffusion Theory of Phyllotaxis*. Journal of Theoretical Biology 71:421–432 (1978)

© Dmitriy Weise



Kuva 10: esimerkki kierteisestä fyllotaksiksiasta (yllä) ja vastakkaisesta (alla)



© Dmitriy Weise

Post mortem



Elävien lihasten elämä on jatkuvaa jäykistymistä ja rentoutumista. Kuoleman tultua lihaksistossa koittaa "viimeinen ponnistus", kun jäykkyys valtaa koko kehon asteittain. Ilmiö tunnetaan nimellä *rigor mortis*, kuolonkankeus.

Rigor mortis on kuolleisiin eläimiin ja ihmisiin iskevä lihasjäntymisen aalto, joka on kaloilla ohi muutamassa tunnissa, ihmisillä 3-4 vuorokaudessa. Ihmisillä kuolonkankeus alkaa sydäimestä ja palleasta jo 1/2-2 tunnin kuluttua kuolemasta ja saavuttaa suuret alaraajojen lihakset 6-8 tunnin kuluttua. Kuolonkankeus vaikuttaa myös ihmisen ihon karvankohottajalihaksissa, mikä mikä tekee ruumiin ihosta kananlihamaisen.

Varsinkin ympäristön lämpötila ja liikunto ennen kuolemaa (ATP:n määrä lihaksissa on tällöin pienempi) vaikuttavat kuolonkankeuden syntymis- ja häviämiseen. Oikeuslääketieteessä kuolonkankeus yksinään ei luotettavasti kerro kuolinaikaa, johtuen juuri olosuhteiden suuresta vaikutuksesta kankeuden kehittymiseen. Ilmiötä voidaan kuitenkin käyttää kuolinajan suurpiirteiseen arviointiin ja kuolinasennon selvittämiseen. Tämä siksi, että kuolon-

kankeus kehittyi aikaisemmin ylempänä olevissa ruumiinosissa.

Kuolonkankeudella on merkitystä etenkin lihan ja kalan valmistamisessa. Teurastettuja ruhoja riiputetaan, kunnes kuolonkankeus on ohi. Vasta tämän jälkeen lihaa voi alkaa valmistaa elintarvikkeiksi. Riiputus nopeuttaa kankeuden laukeamista venytyksen ansiosta. Kalan kuolonkankeus kestää selvästi vähemmän aikaa kuin lihan, mutta esimerkiksi juuri pyydettyjä lohikaloja kannattaa riiputtaa 1-2 tuntia ennen ruoaksi valmistamista. Kuolonkankeus heikentää oleellisesti lihan leikkavuutta ja huonontaa kankeana paistetun kalan mureutta ja makua.

Kuolonkankeuden lihasjäntymistila vastaa normaalissa lihas-työssä syntyvää jännitystä. Rigor mortiksen syntymekanismin ymmärtämiseksi onkin ensiarvoisen tärkeää tietää lihaksen supistumisen ja rentoutumisen biokemialliset reaktiot.

Lihaksen sisin

Lihaskudoksessa on punaisia eli hitaita lihassyitä ja valkoisia eli nopeita lihassyitä, joiden energiatalous poikkeaa toisistaan (ks. Maitohappo ääritilassa, s. 38).

Lihassyyn eli lihassolun paksuus vaihtelee välillä 10-100 mikronia¹⁾. Lihassyt yhtyvät pinnastaan ja päistään sidekudokseen, joka edelleen kiinnittyy luihin. Lihassupistuksen ja rigor mortiksen mekanismit on parhaiten selvitetty poikkijuovaisten luustolihas-ten osalta, joita siksi käsittelemme tässä lihassoluina.

Lihassyssä on satoja tai tuhansia fibrillejä, ohuita säikeitä. Nämä fibrillit sisältävät puolestaan kukin n. 2500 myofilamenttia²⁾ [1]. Filamentit ovat pitkiä polymeerimolekyyliä, joita on kahdenlaisia: ohuita aktiinifilamentteja ja paksumpia myosiinifilamentteja. Nimenomaan aktiini ja myosiini ovat lihassupistuksen aiheuttajat.

Poikkijuovaisessa lihassyssä voidaan mikroskooppilla nähdä raitakuviointi, joka aiheutuu myofilamenttien sijainnista säännöllisesti vierekkäin. Tummat ja vaaleat raidat ovat seurausta siitä, että aktiini- ja myosiiniketjut eivät ole jatkuvia, vaan ovat osittain lomittain. Siinä, mihin ei ulotu paksuja myosiinifilamentteja, näkyy siis vain

1) 1 mikroni = 1 mikrometri = 10^{-6} m. Molekyylibiologian ja myös muiden mikro- ja spektroskopian hyödyntävien tieteenalojen kirjallisuudessa näkee myös apumittayksikköä nimeltä ångström. $1 \text{ Å} = 10^{-10} \text{ m}$.

2) Etuliite myo- viittaa aina lihakseen tai lihaan. Myoproteiini = lihasproteiini.

ohuempia aktiinifilamentteja. Myosiinien kohdat taas näyttävät tummemmilta. Filamentit ovat oikein kuvan mukaisesti lokeroituneet, ja yhtä filamenttilokeroa kutsutaan *sarkomeeriksi*.

Myofibrillit kulkevat sarkoplasmassa, joka on lihaksiston solunestettä. Siinä on runsaasti liuenneena kaliumia, magnesiumia, fosfaattia ja entsyymejä sekä paljon mitokondrioita.

Sähkömoottori

Supistuminen ja rentoutuminen ovat monivaiheinen prosessi, joka alkaa aivojen tai selkäytimen antamalla impulssilla, käskyl-

lä, joka antaa järjestelmälle nk. *aktiopotentiaal*. Hermostolon ja lihassolon impulsseja välittävät rakenteet poikkeavat toisistaan, mikä aiheuttaa sen että lihaksen stimuloimiseen tarvitaan paljon pidempi jänniteimpulssi kuin hermostolon stimuloimiseen. Pidemmästä kestästä johtuen impulssien määrä yhdessä aktiopotentiaalivirrassa voi olla enintään 100-200. Tämä riittää kuitenkin aiheuttamaan mahdollisimman suuren supistumisen sarkomeerissa.

Elvytyksessä sydän käynnistetään usein antamalla sähköshokki potilaaseen painettavilla elektrodeilla. Televisiosarjoista tuttu ruumiin nytkähdys johtuu siitä, että sähköimpulssi vaikuttaa muuhunkin lihaksistoon kuin sydämeen.

Lihassäikeen keskikohtaan johtaa hermostolon haara, aksoni, josta hermoimpulssit kulkevat lihassoluun hermo-lihasliittymän kautta. Siinä lihassolon lomaan ulottuu aksonin pää, jonka välittäjänerakkuloista erittyy supistuskäskyn tullen kvantittuneesti ("paketteina") *asetyylkoliiniä*. Sen kautta impulssi kulkee lihassyyn pintakalvoa pitkin kohti syyn molempia päitä ja edelleen lihassolon sisään erityisiä kalvoputkia pitkin.

Kalsiumionit aloittavat

Kalvoputket johtavat myofibrillien pinnalle, missä on ohutta sarkoplasmaattista kalvostoa. Tällä kalvostolla on kyky sitoa suuri määrä kalsiumioneja (Ca^{2+}), mutta myös vapauttaa niitä sarkoplasmin sisään kalsiumpumppujen kautta.

Kalsiumionikonsentraatio lepotilassa on pienempi fibrillien sisällä kuin niiden ulkopuolella. Kun

Elektronimikroskoopi avasi tieteenhaaran

Lihassupistukseen liittyy klassinen *spiritus animalis*-kysymys: mikä antaa eläimelle sen hengen ja liikkumiskyvyn? Jo antiikin ajattelijat epäilivät liikkumiskyvyn liittyvän lihaksiin.

Ensimmäiset teoriat lihasten toiminnasta kehitettiin vasta 1930-luvulla. Ne olivat polymeeriteeseen perustuvia ehdotuksia kumimaisesti venyvistä myosiinifilamenteista, joiden liike juontui myosiinin erilaisista ionisaatioiloista.

Tämän käsityksen kumosivat kaksi sattumalta samannimistä tutkijaa 1950-luvulla: Andrew F. Huxley Cambridgesta, Englannista ja Hugh E. Huxley, Cambridgesta, Massachusettsista. He osoittivat sarkoplasmissa olevan kaksi filamenttia, jotka liukuvat toistensa lomitse muuttamatta pituuttaan.

Myosiinin ja aktiinin toiminnan selvittämisen molekyyllitasolla on ollut ratkaisevasti elektroni-mikroskoopin ja sittemmin atomitasolla röntgensädekrystallografian ansiota.

kalsiumpumput tällöin avautuvat aktiopotentiaal

alin takia, ionit virtaavat osmoosin ansiosta sarkomeeriin ilman työtä – ja siis ilman ATP:tä. Sarkoplasmin sisällä aktiinifilamenttien ympärillä on kahden säätelyproteiinia: *tropomyosiini* ja *troponiini*. Tropomyosiini on aktiinin ja myosiinin välissä kiinnittyneenä aktiinipolymeeriin siten, että se estää myosiinimolekyylin päästä tarttumasta aktiiniin. Tällöin lihas on rento, sillä kaikki lihasjännitys aiheutuu myosiinin kiinnittymisestä aktiiniin. Troponiinia puolestaan on lyhyin välimatkoin kiinnittyneenä pitkään tropomyosiiniproteiiniin.

Kalsiumin suuri hetki koittaa: Sarkoplasmaattisesta kalvosta vapautuu kalsiumioneja sarkoplasmiin. Ca^{2+} -ionit vaikuttavat troponiiniin varauksellaan, saaden sen avaruusrakenteessa aikaan

Kuva 1: Lihaksen rakenne.

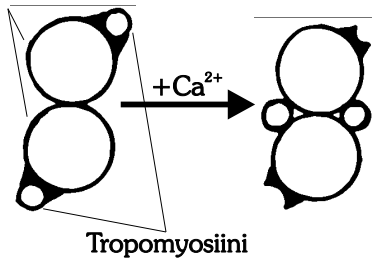
A. Lihaskuitu, josta erottuu lihassyngäntä ja edelleen yksi lihassyngä. Kutakin näistä rakenteista ympäröi sidekudostuppi.

B. Lihassyngä n. 120-kertaisessa suurennoksessa. Huomaa poikkijouhevaisuus.

C. Suurennos lihassyngästä, josta erkanee yksi myofibrilli.

D ja **E.** Myofibrillissa on peräkkäin sarkomeereja. Sarkomeerin alku- ja loppupäätä kutsutaan mikroskopiassa Z-linjoiksi. Ohuet aktiinifilamentit ulottuvat aina puolittain kahden sarkomeerin alueelle. Aktiinisäikeet ovat isotrooppisia tasopolaroidulle valolle (ks. Seepia 2), joten vaalealla alueella yksin erottuvia aktiinijouvia sanotaan I-jouviksi. Tummalta alueelta ulottuvat paksut myosiinifilamentit (A, anisotrooppinen). H-alue, jolla on myosiinia mutta ei aktiinihiemoja, näkyy mikroskoopissa harmaana. H-alueen keskellä näkyy M-linja, joka on myosiinifilamenttien keskikohta.

F. Lihassupistuksessa sarkomeeri ja nimen omaan sen H- ja I-alueet lyhenevät.

Aktiini

Kuva 2: Poikkileikkaus havainnollistaa aktiifilamentin aktiivisten paikkojen vapautumista kalsiumionien vaikutuksesta.

muutoksen. Muutos troponiinissa aiheuttaa puolestaan rakenteellisen muutoksen tropomyosiinissa, jolloin se muuttaa asentoaan aktiinijuosteesta (kuva 2). Aktiinin aktiiviset kohdat paljastuvat, jolloin myosiinimolekyylit voivat kiinnittyä niihin. Näin huomataan, että kalsiumionien läsnäolo on "kontraktiliipasin", joka mahdollistaa vielä huikeamman reaktiokehän...

Energiakysymys

Myosiinimolekyylit jaetaan kahteen osaan. Toinen pää muodostaa poikkisillan aktiinin kanssa. Myosiinin loppuosa on pitkä, $[\alpha]$ -kiertynyt ketju, joka liittyy muiden myosiinien samanlaisten osien kanssa yhteen paksuksi, kierteiseksi kimpuksi. Näin muodostuu myosiinifilamentti. Kimpun keskikohdasta myosiinit lähtevät eri suuntiin sarkomeeria, joten keskellä myosiinifilamenttia on kohta, jossa poikkisilloja ei ole. Muissa kohdissa myosiiniketjua raskaat myosiinimolekyylien päät ulottuvat poikkisilloina aktiiniin.

Poikkisilta on kontraktion kannalta mielenkiintoisempi osa. Sen äärimmäisenä olevaa, paksua päätyä sanotaan **S1**:ksi (subfragment-1). S1:n molekyyli rakenne mahdollistaa tarvittavat reaktiot, jotta aktiini- ja myosiinifilamentit voivat liukua vaihteittain toistensa ohi.

Kun kalsiumionit ovat "vapauttaneet" aktiinin, myosiinin pää tarttuu ensiksi aktiinimolekyyliin, jolloin kompleksiksi muodostaa 45° kulman. Tällainen myosiini-aktiiniiliitos on hyvin stabiili, ja sitä

kutsutaan *rigor-kompleksiksi*³⁾.

On hyvä ymmärtää, että aktiinin ja myosiinin sidoksen pysyminen ei kuluta energiaa. Sidoksen tila on vakaa, ja energiaa tarvitaan lihaksessa vain sidoksen irrottamiseen.

Energiapotku ja fosfaatti moottoreina

S1-fragmentin molemmissa päissä on aktiiviset kohdat, joista toiseen voi sitoutua yksi ATP-molekyyli ja toiseen aktiinimolekyyli. Kuitenkaan ATP ja aktiini eivät voi olla yhtä aikaa sitoutuneina myosiiniin. Kun nyt myosiini on rigor-kompleksissa, se on valmis vastaanottamaan toiseen aktiiviseen kohtaansa ATP-molekyylin, joita on sarkoplasmin solulimassa.

Myosiini on ATPaasi, eli se voi hajottaa ATP:tä. Tämä onkin luonnollista, sillä ATP sisältää potentiaalista energiaa myosiinin käyttöön.

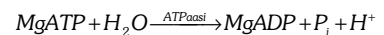
Kun ATP sitoutuu S1:een, se samalla erottaa aktiinin myosiinin toisesta aktiivisesta päästä. Myosiinin S1-päässä olevien aktiini-

3)lat. *rigor* $\leftrightarrow$ jäykkyys, kankeus, kovuus
4)engl. globular actin, 'pallomainen aktiini'. Lihasten myosiinissa g-aktiinit ovat polymeroituneet kierteiseksi ketjuksi. Toinen tunnettu aktiinin muoto on ketjumainen f-aktiini, 13 aktiinin muodostama kopymeeri.

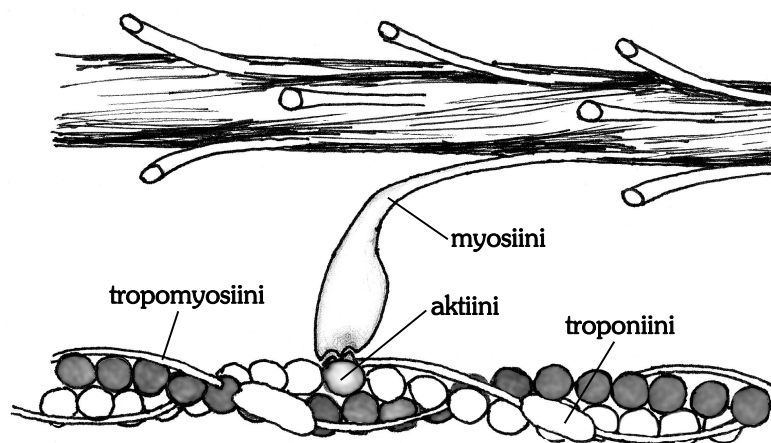
visten paikkojen välissä on näet molekulaarinen "kuilu", ja ATP:n sitoutuessa myosiiniin, sen S1-fragmentin osien keskinäiset vuorovaihtukset muuttuvat. Tämä irrottaa kuilun toisen pään aktiinista. Kyse on samanlaisesta molekyylistruktuurin muuttumisesta kuin entsyymien toiminnassa. Myosiini toimii reaktiossa osin entsyymin tavoin, ATPaasina.

ATP:n sitouduttua myosiiniin, rigor-kompleksi on muuttunut nk. *aktiiviseksi kompleksiksi*. Tällöin kyseisen myosiinimolekyylin ja aktiinin välinen jännitys lau-keaa hetkeksi. Kuitenkin, lihas-työn aikana myosiinipäistä on vuorottelevasti kiinni aktiinissa vain n. 10%, joten koko lihasjännitys ei laukea samanaikaisesti.

Nyt on myosiinin aika hajottaa ATP hydrolyysin avulla. Reaktiossa ATP hajoaa ADP:ksi ja epäorgaaniseksi fosfaattiryhmäksi P_i . Reaktiotyypissä vapautuu kahta kulutettua ATP:tä kohti 1 vetyioni:



Reaktiossa vapautuva energia on se energia, joka supistaa lo-pulta lihasta. S1-fragmentissa aktiinia sitova pää on selvästi muusta molekyylistä ulkoneva rakenne, eräänlainen "koura" (engl. "lever arm"). "Energiapotkun" seurauksena tämä kohta kääntyy kammenn tavoin. Kulman muutos on 45° . Tällöin myosiinin pää kääntyy siten, että se muodostaa 90° kulman aktiinifilamentin kanssa. Myo-



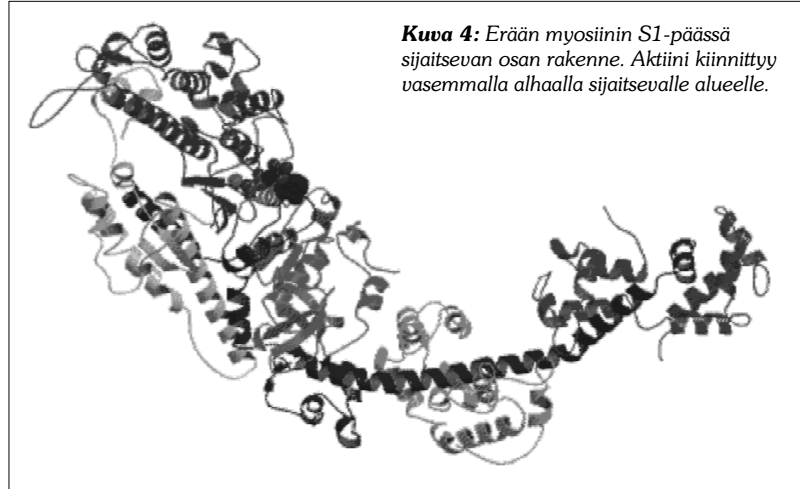
Kuva 3: Myosiinin poikkisilta. Myosiinin kärki voi kiinnittyä aktiiniketjun yhteen g-aktiiniin⁴⁾, jos pitkä tropomyosiini ja sen seuralainen troponiini ovat väistyneet kuvan 2 mukaisesti..

siinimolekyyli on vielä irrallaan aktiinista.

Kun myosiini on hajottanut ATP:n, hajoamistuotteet jäävät kiinni myosiiniin, mutta myosiinipään S1-rakenne on muuttunut hydrolyysissä: S1:ssä oleva kuitu on avautunut, ja aktiini voi jälleen sitoutua myosiiniin.

Aktiinin sitoutumisen myötä fosfaatti (ATP:n hajoamistuote P_i) poistuu myosiinipäästä (S1). Fosfaatin poistuminen laukaisee merkittävän avaruusrakenteellisen muutoksen myosiinipäässä: S1:n ulkonema ("lever arm") kääntyy jälleen alkuperäiseen 45 kulmaan, jolloin päädytään samanlaiseen rigor-kompleksiin kuin alussa. Ulkoneman kääntyessä aktiini on kuitenkin tiukasti kiinni myosiinissa, joten ulkonema toimii vipuvartena kuljettaen aktiinipäätä myosiinin ohi kohti sarkomeerin keskiosaa.

Nyt rigor-kompleksi on jälleen valmiina reagoimaan uuden ATP-molekyylin kanssa, joita valmistuu solun energiantuotanto-reaktioissa (ks. Ääritilassa maitohappoa, viereinen sivu).



Kuva 4: Erään myosiinin S1-päässä sijaitsevan osan rakenne. Aktiini kiinnittyy vasemmalla alhaalla sijaitsevalle alueelle.

Aina lopuksi: rigor mortis

Myosiini muodostaa siis aktiinin kanssa kiinteän rigor-kompleksin, jonka saattaminen aktiiviseksi kompleksiksi vaatii jatkuvasti uutta energiaa ATP:n muodossa. Lihaksen supistuminen on jatkuvaa vuorottelua aktiivisen- ja rigor-kompleksin välillä.

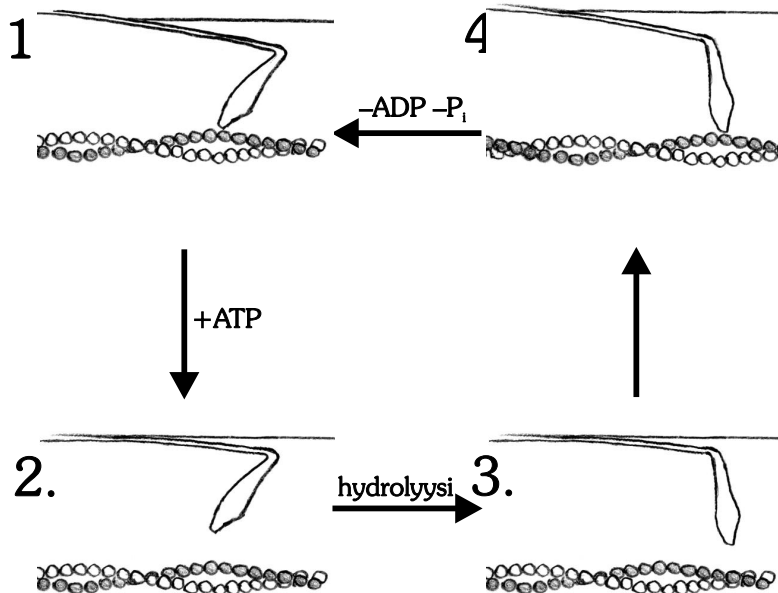
Elävällä eläimellä tai ihmisellä aktiopotentiaalien sarjaa seu-

raa aina ennen pitkää se, että aktiopotentiaalin vapauttama asetyyliholiini tuhoutuu asetyyliholineraasientsyymien vuoksi, jolloin aktiopotentiaalivirta loppuu. Tämä saa kalsiumpumput pumpaamaan kalsiumioneita pois sarkomeerista, jotta lihas voisi rentoutua ja palautua. Kalsiumionien konsentraation laskiessa sarkomeerissa alle $6 \cdot 10^{-6}$, aktiinin ympärillä olevat tropomyosiini ja troponiini estävät jälleen aktiinia ja myosiinia tarttumasta toisiinsa.

Kuolintahetken tultua tapahtumien kulku ei enää noudata normaalia, vaan lihassolussa koittaa uudenlainen tapahtumasarja, joka lopulta johtaa kuolonkankeuteen.

Kuoleman kohdattua, kalsiumpumppujen energiavarastot ehtyvät ja niiden aktiivinen toiminta lakkaa. Myofibrillien ulkopuolella sarkoplastisessa kalvostossa kalsiumionikonsentraatio on paljon suurempi kuin fibrillien sisällä, missä myosiini- ja aktiinifilamentit ovat. Kalsiumia alkaa vuotaa sarkoplasmaattisesta kalvostosta sisälle sarkomeereihin. Kalsiumionit mahdollistavat myosiinin tarrautumisen aktiiniin, kuten jo tiedämme. Rigor-kompleksi syntyy. Entä sitten?

Lihassolussa on paljon mitokondrioita, mutta aivojen kuollessa ja verenkierron loppuessa ATP:n tuotanto hiipuu, koska solun glukoosivarastot ehtyvät eikä toisaalta soluun enää kulje happea, jota tarvitaan soluhengityksessä. Jonkin aikaa jatkuu kuitenkin vielä ATP:n anaerobinen tuotanto



Kuva 5: Poikkisillan askellus. Kuvan mukainen sykli toistuu aina, kun ATP-molekyyli on myosiinin saatavilla.

1. Rigor-kompleksi. Aktiini (A) ja myosiini (M) ovat kiinni toisissaan.

2. ATP liittyy myosiiniin, jolloin aktiini irtaantuu siitä.

3. Tapahtuu ATP:n hydrolyysi, jonka energiapotku kääntää osan myosiinipoikkisillasta. Tämän jälkeen aktiini voi taas liittyä myosiiniin.

4. ATP:n hajoamistuotteet poistuvat myosiinista, mikä saa myosiinin S1-fragmentin kääntymään. Kääntyessään S1 liikuttaa aktiiniketjua myosiinin suhteen.

On palattu asemaan 1.

Sidekudoksetkin pilkotaan

Valkuaisaineiden pilkkoutuessa lihaan tulee hyvä, aromikas maku. Myös kestävämmät sidekudokset ja niiden kollageeni ja elastini hajoavat, vaikkakin hitaammin kuin myoproteiinit. Kovien sidekudosten hajonneisuus lihassa parantaa kulinaarista kokemusta. Tämän vuoksi nautan lihaa, jossa sidekudosta on enemmän kuin esimerkiksi sian- tai kananlihassa, raakakypsytetään kylmässä (+2°C) ja vakuuissa. Raakakypsytyksessä sidekudosten valkuaisaineet pilkkoutuvat.

Nivelsiteet hajoavat haudassa n. 5 vuodessa, eli niiden hajoaminen kestää 1–2 vuotta pehmeitä kudoksia kauemmin.

maitohappokäymisessä, joka sekin loppuu happamuuden kasvessa. Sarkoplasmaan jää silti vielä ATP:tä.

Kuten muistamme, aktiinin kiinnittyminen myosiiniin käynnistää myosiinin ATPaasin eli hajotusreaktion. Reaktion tuloksena rigor-kompleksi laukeaa ja lihas rentoutuu, mutta vain niin kauan kuin ATP:tä on saatavilla. Kun lopulta kaikki liikenevä energia on käytetty ja ATP on loppu, myosiini lukittuu pysyvästi aktiiniin.

Rigor mortis on syntynyt, kuolemasta.

Mätänee, mätänee

Rigor mortiskin häviää lopulta. Elimistön soluissa käynnistyy hajotustoimintoja, ensimmäisenä autolyysi. Autolyysissä soluihin varastoituneet hajottajaentsyymit vapautuvat solulimaan ja alkavat hajottaa valkuaisaineita.

Autolyysiä seuraa mätäneminen, jonka aiheuttavat elimistön sisäiset bakteerit ja myös esim. maaperästä ruumiiseen tunkeutuvat bakteerit. Mätäneminenkin on entsyymaattinen eli entsyymien katalysoima prosessi, jossa valkuaisaineet hajoavat peptoneiksi ja edelleen aminohapoiksi, ammoniakiksi, rikkivedyksi, CO₂-ksi ja vedeksi.

Niin hajoavat myös myosiini ja aktiini. Proteiinifilamenttien särkyessä niiden jännitykset herpaantuvat ja liha pehmenee jälleen.

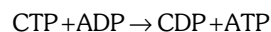
Aapo Ahola

Ääritilassa maitohappoa

Punaiset eli ns. hitaat lihassytt käyttävät energiantuotantoonsa lähinnä rasvahappoja. Valkeat eli nopeat lihassytt taas ovat nimensä mukaisesti suorituskykyisempiä ja ne hapettavat glukosia.

Glukoosin energian hyödyntäminen alkaa glykolyysillä, jossa glukosia pilkotaan kahtia. Samalla saadaan muutettua kaksi ADP-molekyyliä ATP-molekyyleiksi. Glykolyysiä seuraa lihassolussa usein varsinkin lihassuorituksen aikana maitohappokäyminen. Se on melko tehoton tapa hyödyntää glukosin hajoamistuotteita, mutta maitohappokäymisessä avainsana onkin anaerobisuus. Kun happea on niukasti saatavilla, glukosia käy maitohapoksi, joka tosin rasittaa lihassolua. Kaikkein parhaiten glukosin energiaa voidaan ottaa talteen mitokondrion reaktioissa. Yhdestä glukosista mitokondrion vetytalltokennoreaktiossa saatava energia on 17-kertainen verrattuna maitohappokäymiseen. Lihassoluissa on paljon mitokondrioita; erityisen paljon niitä on jatkuvasti toimivassa palleanlihaksessa ja kaikkein runsaimmin sydänlihaskudoksessa.

Lihassolussa on ATP:hen verrattuna moninkertainen määrä kreatiinfosfaatteja (CP), joita voidaan helposti muuntaa ATP:ksi. Esimerkiksi kreatiinitrifosfaatin avulla tuotetaan ATP:tä näin:



Kirjallisuutta

- [1] Holmes, K. C.; *Muscle Contraction. The Limits of Reductionism in Biology* (ss. 76-92). Novartis Foundation Symposium 213, 1998.
- [2] Guyton, Arthur C.; *Textbook of Medical Physiology* (ss. 58-99)
- [3] Laiho, Kauno; *Kuolemanjälkeisistä muutoksista. Oikeuslääketiede* (ss. 142-147). WSOY, Porvoo 1970
- [4] *Contraction, Rigor and Conditioning*. http://www.aps.uoguelph.ca/~swatland/ch5_1.htm
- [5] Yann, Brenterch; Olivier, Cazeau; Romain, Crec'hriou (1997); *Transformation du muscle en viande*. http://www.multimania.com/cazeau/memviande_page4.htm

Anna palautetta!

Anna kullekin artikkelille arvosana yhdestä viiteen

	Kiinnostavuus		Selkeys	
Juurta jaksain	☐	☐	☐	☐
Painomenetelmien problematiikkaa	☐	☐	☐	☐
Monenlaista kukkimista	☐	☐	☐	☐
Kaksikotiset kukkakasvit	☐	☐	☐	☐
Bioluminesenssi	☐	☐	☐	☐
Talopoikaisherätys tanskassa	☐	☐	☐	☐
Kultainen kulmio	☐	☐	☐	☐
Fibonacci illuusio	☐	☐	☐	☐
Fyllotaksia	☐	☐	☐	☐
Post mortem	☐	☐	☐	☐

Lehden ulkoasu: ☐ Yleisarvosana: ☐

☐ Olen kiinnostunut osallistumaan Seepian toimittamiseen.

Lomake tai sen kopio palautetaan Seepian palautelaatikkoon Ressun lukion 1. kerrokseen tai koulujen sisäisessä postissa osoitteeseen Ressun lukio / Pekka Piri. Palautetta voi antaa myös sähköpostitse osoitteeseen: toimitus@seepia.org. Perusteluja ja muita kommentteja voi kirjoittaa lomakkeen kääntöpuolelle.

Nimensä ja yhteystietonsa ilmoittaneiden kesken arvotaan Ässä-arpa.

Edellisen numeron arvonnassa Ässä-arvan voitti Pauli Lehti. Onnittelut voittajalle!