

Elämä ja informaation alkuperä

■ Kari Lagerspetz

Informaatio on usein löysästi käytetty käsite, jolla on monta määritelmää. ”Tieto” ei ole tarkka informaation vastine, koska tieto yleensä liitetään ihmisen tietoisuuteen, esimerkiksi filosofi Jaakko Hintikan tapaan: ”Tieto = informaatio + ymmärrys”[1]. Informaation käsittelyä ja sen välitystä ja tallennusta esiintyy kuitenkin kaikissa eliöissä, joten sen alkuperän täytyy olla elämän esi- ja varhaisvaiheissa. On mielenkiintoista, että samat yksinkertaiset molekyylit toimivat eri tasoilla informaation kantajina.

Tämä kirjoitus ei koske esimerkiksi bioinformaatiikkaa, joksi kutsutaan elämälle tärkeiden molekyylien ja biologisten systeemien matemaattista mallintamista tai joskus myös tietokoneavusteista tiedonkeruuta luonnosta tai kirjallisuudesta. Lähtökohtana on fysiikan informaatiokäsite.

Fysiikan informaatiokäsite

Termodynamiikan toisen peruslain eli entropia-periaatteen mukaan kaikissa energian ja aineen muutoksissa osa energiasta muuttuu lämmöksi. Koska lämpö on atomien ja molekyylien järjestymätöntä liikettä, tämä entropian kasvu voidaan tulkita epäjärjestyksen lisääntymiseksi maailmassa. Tämän mukaan epäjärjestys on maailman todennäköisin tila.

Edelliseen on tehtävä kaksi lisäystä. Aineessa tapahtuu myös sellaisia muutoksia, jotka eivät tuota lämpöä, mutta nekaan eivät koskaan muuta lämpöä täysimääräisesti muiksi energian muodoiksi. Lisäksi edellä esitetty entropia-periaatteen tulkinta koskee koko maailmaa ja siinä olevia suljettuja järjestelmiä, mutta ei *avoimia järjestelmiä*, jotka ovat aineen- ja energianvaihdossa ympäristönsä kanssa. Niissä siis muunkin laatuisen kuin lämpöenergian määrä voi kasvaa, silloin paikallisesti ympäristönsä kustannuksella. Kun vesi kiehuu kattilassa, osa siihen ulkopuolelta tulevasta lämpöenergiasta muuttuu veden liike-energiaksi.

Kemiallisissa synteeseissä molekyyliessä olevien atomien välisten sidosten energia kasvaa ulkopuolelta tuodun energian ja *katalyyttien*, synteisiä helpottavien molekyylien, avulla. Katalyytit eivät tässä kuitenkaan muutu tai liity pysyvästi muihin molekyyliin vaan vaikuttavat kuin muotteina synteisiä edistävästi ja vapautuvat sen jälkeen.

Fysiikan kannalta tämä on järjestyksen lisäystä, negatiivista entropiaa, joka on tulkittu informaation vastineeksi (Szilárd, Brillouin, Schrödinger) [2]. Informaatio voi siis tuottaa *epätodennäköisiä poikkeamia* entropian yleisestä kasvusta maailmassa.

Informaation mitta tulee fysiikan sovelluksista, teletekniikasta ja kommunikaatioteoriasta. Tulkintakykyisen vastaanottajan saaman viestin suhteellinen epätodennäköisyys on sen sisältämän informaation mitta [3]. Tämä on yksinkertainen ilmaus kommunikaatioteoriassa ja yleensä filosofiassakin käytetylle informaatiokäsitteelle.

Informaation kemiallinen perusta

Nykyään pidetään mahdollisena, että elämän alku on tapahtunut kuumassa vesiympäristössä [4]. Maapallon varhaisvaiheissa alkumeren pohjalla oli paikoin tuliperäisiä purkausaukkoja, joita on merissä nykyäänkin. Niissä vallitsevissa olosuhteissa ammoniakista (NH_3), metaanista (CH_4) ja vedestä (H_2O) voi muodostua monia, esimerkiksi savikiteiden pinnoille rikastuvia yhdisteitä, kuten *adeniinia* eli 6-aminopuriinia, $\text{C}_5\text{H}_5\text{N}_5$. Tämä liittyy helposti viisi hiiliatomia sisältäviin pentoosisokereihin ja myös fosforihappoon. Näin syntyy *adenosiinia* ja sen fosfaatteja. Nämä yhdisteet ovat avainasemassa kaikissa eliöissä tapahtuvassa energian ja myös informaation talletuksessa ja siirrossa.

Adenosiinitrifosfaatin (ATP) on 1930-luvulta alkaen tiedetty olevan solujen toiminnan ylei-

nen ”energiavaluutta”, jota ne tuottavat ravinnostaan ja siitä saamastaan energiasta. Kasvisolut saavat energiaa lisäksi myös valosta. Solut kuluttavat adenosiinitrifosfaattia kaikissa elämäntoiminnoissaan.

Adeniini (A) on kaksoisrengasrakenteinen emäs, joka kuuluu *purineihin*, kuten myös guaniini (G). Niille lähisukuisia ovat yksirenkaiset pyrimidiinit, tymidiini (T) ja sytidiini (C). Ne voivat pareittain liittyä toisiinsa, puriini pyrimidiiniin (A–T, G–C) ja nämä taas kummastakin päästään pentoosisokereiden ja fosforihapon avulla pitkiksi ketjuiksi, *nukleiinihapoiksi*. Periytymisen ja valkuaisaineiden tuoton kantajien ja siirtäjien *deoksiribonukleiinihapon* (DNA) ja *ribonukleiinihapon* (RNA) jättiläismolekyylien ketjurakenteet ja niiden katalyyssi- ja autokatalyyssitoiminta selvitettiin 1950-luvulla. RNA:ssa toinen pyrimidiini urasiili korvaa tymidiinin adeniinin parina (A–U), ja DNA:n ja RNA:n pentoosit ovat erilaiset. DNA (ja eräissä viruksissa RNA) ovat periytyvän, solu- ja eliösukupolvesta toiseen siirtyvän tallentuneen informaation kantajien eli *geenien* aineellinen perusta.

Solut ja eliöt saavat geeneihin tallentuneen informaation lisäksi jatkuvasti ympäristöstään ja eri osistaan informaatiota aistiensa ja hermostonsa välityksellä. Sen välitys solusta toiseen tapahtuu soluista erittyvien ja solukalvoihin vaikuttavien molekyylien avulla.

Uutta tieteessä on nyt se, että puriinit ja nimenomaan adeniini on todettu ilmeisesti alkuperäisimmäksi ja yleisimmin esiintyväksi solujen välillä tapahtuvan kemiallisen välityksen aineeksi niin eläimissä kuin kasveissakin [5]. Tällä tuloksella on yleistäkin merkitystä. Seuraamalla sitä, miten puriini johdannaiset toimivat eri eliöissä voidaan lähestyä informaation välityksen alkuperää [5, 6].

”Sosiaaliset ameebat”

Dictyostelium discoideum on limasieni, jonka ameebamaiset solut elävät esimerkiksi laholla puuaineksella yleensä toisistaan irrallisina, mutta kuitenkin lähellä toisiaan. Elinolosuhteiden huonontuessa, kuten ravinnon loppuessa, limasienisolut kokoontuvat yhteen ja muodostavat

yhtenäisen, vaahtomaisen limakon ja itiöpesäkkeen, jossa soluille voi muodostua soluseiniä. Siinä syntyvät itiöt ovat varsin kestäviä, kevyitä ja helposti leviäviä. Limasieniä pidetään kehityshistoriallisesti kasveista erkautuneina sienien ja eläinten kantamuotoja lähellä olevina eliöinä.

Dictyosteliumia on kutsuttu sosiaaliseksi ameebaksi. Limakon ja itiöpesäkkeen muodostus erikseen elävistä soluista onkin hämmästyttävää solujen välistä yhteistoimintaa, joka askarrutti biologeja 1960-luvulla. Se perustuu siihen, että limasienen soluista erittyvä yhdiste, *syklinen adenosiinimonofosfaatti* (cAMP), saa aikaan solujen yhteen kokoontumisen. Tätä yhdistettä erittyy rytmisesti 3–5 minuutin välein ja siksi solujen yhteen kokoontuminen on ikäänkuin aaltomaista. Tämän vuoksi se tuo yhteen soluja laajalta alueelta [7]. Limasienen limakon ja itiöpesäkkeen muodostus on klassinen esimerkki *itseorganisaatioksi* kutsutusta ilmiöstä.

Limasienisolujen ulkokalvossa on adenosiinimonofosfaattia sitovia P2X-reseptorimolekyyliä [5]. Kun viestinmolekyyli liittyy niihin, aukeaa solukalvon läpi ulottuva ionikanava, jolloin solun ja sen ulkopuolen välinen jännite-ero muuttuu. Tämä muutos etenee solukalvoa myöten. Jos solu elää muista irrallisena, se ehkä liikkuu.

Viestintä toimii näin niin limasienissä kuin eläinten aistin- ja hermosoluissa ja ihmisen keskushermostossakin [6], vaikka välittäviä aineita ja niiden reseptoreja on niissä monia muitakin kuin cAMP ja P2X.

Miten viestinnän spesifisyys syntyy?

Onko limasienisolujen *aggregaatio* eli yhteen kerääntyminen vain ”vaikutus”, siis cAMP-molekyylien välittämä kaukovaikutus, vai voiko sitä kutsua jossain mielessä informaation levitykseksi?

Tämä ei ole sinänsä tärkeää, mutta fysiikan käsittelemät vaikutukset (makrofysiikan alueella siis painovoima ja sähkömagnetismi) ovat *yleisiä* eivätkä spesifisiä. Ne eivät erottele kohteita, kuten limasienten viestinnässä tapahtuu.

Kaikilla yksisoluisilla alkueläimillä on kemiallinen aisti, kosketusaisti, jonkinlainen lämpöaisti ja joillakin niistä valoastikin. Ne siis vastaanottavat erilaisia vaikutuksia, jotka ovat

luonteeltaan spesifisiä, vain tiettyihin eliöihin ja tietyillä eri tavoilla vaikuttavia. Tämä *spesifisyys*, erityisluonteisuus, voi olla joko välittäjissä tai useimmiten niiden vastaanotossa ja sen aiheuttamissa reaktioissa.

Englantilainen Sir Henry Dale (1875–1968) ja itävaltalainen Otto Loewi (1873–1961) saivat vuonna 1936 fysiologian Nobelin palkinnon osoitettuaan, että hermoimpulssin siirtyminen solusta toiseen tapahtuu tiettyjen molekyylien vaikutuksesta. Loewi oli jo vuonna 1920 havainnut sammakon sydämen toiminnan säätelyä tutkissaan, että *vagus*-hermosta erittyi sydämen sykettä hidastavaa ainetta. Se todettiin myöhemmin asetyylikoliiniksi. Sammakon hermoista erittyvä sydämen sykettä nopeuttava aine oli adrenaliini.

Sir Henry Dale oli sitä mieltä, että kukin hermosolu tuotti vain yhtä välitysainetta. Myöhemmin on osoitettu, että monet hermosolut tuottavat ja erittävät ainakin kahta välitysainetta, ja kaikki ainakin adenosiniinifosfaattia tai jotain muuta puriinijohdannaista [5, 8]. Tämä merkitsee sitä, että sama hermosolu voi aktivoituessaan lähettää tai siirtää seuraaviin soluihin kaksi *erilaista* signaalia. Miten nämä vaikuttavat samassa tai ehkä yleensä eri soluissa, riippuu signaalien kemiallisesta vastaanotosta niissä.

Esimerkiksi monien vesieläinten kemiallisia ärsykejä vastaanottavat aistinsolut ovat hyvin herkkiä juuri adenosiniinijohdannaisille. Se miten eläimet käyttäytyvät, vaihtelee eri solujen yhteyksien mukaan. Esimerkiksi kalojen parvikäyttäytyminen riippuu sekä niiden näköaistista että niiden erittäin herkstä hajuaistista ja veden liikkeiden aistimisesta.

Aistinsolut ovat joko muuntuneita pintakudoksen (epiteelin) soluja tai aistivaan pintaan ulottuvia hermosoluja. Aistinsoluilla on aina omat yhteytensä hermosoluihin ja yleensä koko keskushermostoon. Nämä erilaiset yhteydet tuovat enemmän spesifisyyttä aisti- ja hermotoiminnoille kuin yleisesti esiintyvät samat välitysaineet.

Eri aistinsolut vastaanottavat ympäristöstä *erilaisia ärsykejä*, joita ne muuntavat kemiallisiksi signaaleiksi. Tämä on tärkeä viestinnän spesifisyyden perusta. Selkärankaisten silmien

näköaistinsolut ovat silmänpohjan verkkokalvon hermosoluja. Niiden valoherkkyys perustuu tiettyihin väriaineisiin, kuten näköpurppuraan eli rodopsiiniin, jotka hajoavat valokvanttien vaikutuksesta. Samalla vähenee myös adenosiniinifosfaatin (cAMP) muodostus, eikä viesti välity edelleen aistinsolun sisällä. Tämä muuttaa sitä seuraavan hermosolun toimintaa. Jo verkkokalvon hermosolujen väliset kytkennät ovat vaikutuksiltaan erilaisia. Tämä ilmenee viestin esikäsitteilynä, joka sekin tuo näköaistille osan sen suuresta erottelukyvystä. Aivojen näköaistikeskuksissa tapahtuu vielä informaation jatkokaistittelyä. Muiden aistien kuin näköaistin soluilla on tietysti kullakin omalaatuisensa yhteydet keskushermostoon.

Sama informaatio voi välittyä eri tavoin

Vaikka solujen välinen informaation välitys tapahtuukin miltei aina välitysaineiden avulla, yleensä sama informaatio voi siirtyä muillakin tavoin, energian eri muodoissa ja niissä kussakin myös eri tavoin koodattuna. Solussa viesti voi levitä kemiallisesti, usein nimenomaan puriinijohdosten molekyyleinä. Hermosolujen pitkissä viejähaarakeissa eli aksoneissa viesti siirtyy solukalvon sisä- ja ulkopuolen välisen jännite-eron eli solun kalvopotentiaalin muutoksena, siis sähköisesti. Tämä ns. *aktiopotentiaali* on kussakin solussa yleensä jatkuvasti toistuaankin samankokoinen.

Hermosolujen kosketuskohdissa, *synapseissa*, solujen väliin erittyvät välitysaineen molekyylit saavat aikaan jälkimmäisen solun kalvossa olevien ionikanavien avautumisen, jolloin solun kalvopotentiaali laskee. Kun tietty määrä välitysainetta on siirtynyt, ja siis kalvopotentiaali riittävästi muuttunut, tämä laukaisee aktiopotentiaalin, joka aina samansuuruisena siirtyy edelleen pitkin hermosolun haarakkeen solukalvoa.

Aktiopotentiaali on siis *digitaalista* ja nimenomaan *binääristä* on-tai-ei-välitystä, kun taas synapseissa tapahtuva kemiallinen välitys on välittävien molekyylien vaihtelevasta määrästä riippuvaa *analogista* välitystä. Nämä meille nykyisestä tiedonvälityksen tekniikasta tutuiksi tulleet välitystavat esiintyvät siis luonnossa jo kehityshistori-

allisesti varhaisten eläinten, kuten merivuokkojen ja laakamatojen, hermostossa. Hermoston toiminnan tunteminen onkin vaikuttanut esikuvana kommunikaatioteorian kehityksessä ja sähköisten tietokoneiden suunnittelun varhaisvaiheessa [9]. Hermosto on ollut tietokoneiden mallina.

Geneettisen informaation säilyminen ja kehittyminen

Edellä on esitelty DNA geneettisen informaation aineellisena kantajana. Eliöiden lisääntymisen, jatkuvuuden ja evoluution pohjana on nukleiinihappomolekyylien kahdentuminen, niiden *autokatalyyysi* sopivissa olosuhteissa. Lisäksi DNA-molekyylit osallistuvat katalyytteinä RNA-molekyylien synteesiin, jotka puolestaan katalysoivat eri valkuaisaineiden muodostumista. Näin geneettinen informaatio pääsee ilmentymään eliöissä erilaisina spesifisinä vaikutuksina, jolloin se voi tulla ikäänkuin luetuksi.

DNA on toisaalta erittäin stabiili molekyyli, jonka osien on todettu säilyvän tunnistettavina esimerkiksi ihmisjäänteissä kymmenien tuhansien vuosien ajan. Mutta sen kahdentuessa voi tapahtua virheitä, jotka voivat siirtyä edelleen sen jäljennöksissä.

Nopeiden kemiallisten reaktioiden mittaamismenetelmien kehittämisestä kemian Nobelin palkinnon vuonna 1967 saanut saksalainen Manfred Eigen esitti vuonna 1971 *hypersyklimallin* evoluution varhaisvaiheiden selittämiseksi. Pelkkä DNA- ja/tai RNA-molekyylien kahdentuminen ja RNA:n katalysoima sellaisten valkuaisaineiden tuotanto, jotka entsyymeinä puolestaan edistävät oman RNA:nsa kahdentumista, johtaa vain keskenään raaka-aineista kilpaileviin erillisiin synteesilinjoihin, mutta ei kokonaisjärjestelmän mutkistumiseen. Tämä tapahtuu, jos eri entsyymintuottajayksiköt edistävät myös toistensa toimintaa. Näin voi syntyä myös toisiaan edistävien entsyymintuottajien kehä, *hypersykli* [10]. Se on yksittäisiä DNA–RNA–entsyymi-tuotantolinjoja mutkikkaampi itseorganisoinut järjestelmä ja siis askel evoluutiossa.

Eigenin ja hänen työtovereittensa kehittämään hypersyklimalliin liittyy myös jo evoluution varhaisvaiheissa *kompartmentaatio* eli

reaktiotilan osittuminen eri nesteaitioiksi, joita rasva-aineista muodostuneet kalvot rajaavat. Näissä eri hypersyklit voivat toimia omilla raaka-aine- ja tuoteluoksissaan osaksi muusta nesteympäristöstä erillisinä.

Oppiminen ja muistin tallentuminen

Kaksinkertaiset lipidikalvot, joissa rasvahappomolekyylien vesiliukoiset päät suuntautuvat ulospäin kalvosta ja rasvaliukoiset päät toisiaan vastaan sen sisällä, muodostavat myös solujen ulkokalvon. Kuten edellä on todettu, ympäristöstä eliöön ja soluista toisiin kulkevien viestien on läpäistävä nämä. Hermostolujen osalta se tapahtuu synapseissa erittyvien välitysaineiden ja niitä vastaanottavien reseptorimolekyylien avulla.

Taajaan toistuva samankaltainen viestipommitus aiheuttaa yleensä synapsissa välitysaineen tilapäisen vähenemisen, eräänlaisen väsymyksen tapaisen tottumisen eli *habituaation*. Jostain muusta synapsia edeltävästä hermostolusta tuleva viesti voi puolestaan lisätä välitysaineen eritystä ja palauttaa solun alkuperäisen toiminnan. Varsinaisessa *assosiatiivisessa oppimisessa* kahdesta eri solusta ajallisesti lähekkäin saapuvat viestit usein toistuessaan yhdistyvät siten, että niistä pelkkä edellinen riittää saamaan aikaan jälkimmäistä viestiä vastaavan reaktion, vaikkei tämä enää toistuisikaan. Tässä siis edeltävä viesti tulee ikäänkuin jälkimmäisen merkiksi. Muisti perustuu viime kädessä juuri tällaisten yhteyksien tallentumiseen.

Wienissä 1929 syntynyt yhdysvaltalainen New Yorkin Columbia-yliopiston professori Eric Kandel sai vuonna 2000 fysiologian Nobelin palkinnon oppimisen solufysiologiaa koskevista tutkimuksistaan, jotka hän oli tehnyt merijäniksillä (*Aplysia*), kuorettomilla merietanoilla, joita elää valtamerissä ja Välimeressä. Aikuiset yksilöt ovat 10–20 cm:n mittaisia. Niiden hermosto on verrattain yksinkertainen, vain noin 20 000 varsinaista hermostoluuta käsittävä. Näistä eräät ovat hermostoluiksi isoja, jopa 1 mm:n pituisia. Osa niistä voidaan tunnistaa sijaintinsa, yhteyksiensä ja sähköfysiologisten ominaisuuksiensa perusteella yksilöllisesti, tai ainakin tiettyihin samalla tavoin toimivien solujen ryhmiin kuuluviksi.

Tämä tekee merijänikset erinomaisiksi oppimisen ja muistin solufysiologian tutkimuskohteiksi [11].

Geneettinen informaatio siis siirtyy valmiina ja etupäässä DNA:na solusukupolvesta toiseen, monisoluisilla eliöillä niiden sukusolujen kautta. Se tuottaa RNA:n välityksellä entsyymiproteiineja, joilla on vaikutuksensa kokonaisorganisminkin tasolla. Muisti puolestaan kehittyy, tallentuu ja säilyy enintään yksilön elämän ajan. Siinäkin oleva informaatio on voitava sinä aikana ainakin ajoittain palauttaa vaikutuskykyiseksi. Tämä vaatii joustavaa informaation säilytysjärjestelmää.

Välitysainemolekyylin kiinnittyminen solukalvon reseptorimolekyyliin saa aikaan toissijaisen välitysaineen eli *toisilähetin* (*second messenger*) vapautumisen hermosolun sisällä. Näistä tärkein on jo edellä kohdattu syklinen adenosinimonofosfaatti (cAMP) ja toinen asetyylikoliinin vapauttama *syklinen guanosinimonofosfaatti* (cGMP), molemmat siis jälleen puriiniemästen johdannaisia. Suhteellisen lyhytaikainen näiden lisäys solun sisällä saa aikaan ulkoa tulevien varsinaisten välitysaineiden reseptorien vapautumisen jälleen niitä vastaanottaviksi ja siten tehostaa viestiä. Pitkään toistuva välitysaineen tulo aiheuttaa cAMP:n avulla myös muiden proteiinien fosforylaation: fosfaattiryhmä siirtyy valkuaisaineeseen, joka aktivoituu. Näin tapahtuu ilmeisesti synapsien kalvojen tuotantoa katalysoivissa proteiineissa, minkä seurauksena synapsien pinnat laajenevat ja välitys tehostuu [11].

Synapsien suuri määrä – tavallinen aikuisen ihmisen keskushermostoa koskeva arvio on noin 100 synapsia varsinaista hermosolua kohti eli yhteensä siis noin 10^{13} – ja niiden dynaamisuus solun osina, niiden koon ja määrän kasvukyky, uusiutumisen- ja surkastumiskyky tekevät ne mahdollisiksi muistin kantajiksi. Ilmeisesti muistin paikka on synapseissa, kuten niiden löytäjä, espanjalainen hermoston hienorakenteen tutkija Santiago Ramón y Cajal jo yli sata vuotta sitten ehdotti.

Informaation yhtäläisyys

Kaikissa eliöissä tapahtuu informaation vastaanottoa, muokkausta, siirtymistä, tallentumista ja

vaikutuksia. Tallennuksen kaksi päämuotoa ovat solusta ja yksilöstä toiseen periytyvä geneettinen informaatio ja yksilöllinen, hermostoon liittyvä muisti. On mielenkiintoista, että samat suhteellisen yksinkertaiset molekyylit, puriinit adeniini ja guaniini, ovat olennaisia molemmille informaation tallennusmuodoille. Tämä osoittaa evoluutiota ylläpitävän luonnonvalinnan toimintaa: ainakin lähtöolosuhteissa hyvälle ja etenkin parhaalle voi kehittyä monta käyttöä. Hyvä ratkaisu voi kelvata moneen.

Muisti tekee puolestaan mahdolliseksi kulttuuriin kuuluvat informaation talletustavat ja tiedon sen tämän kirjoituksen alussa mainitussa merkityksessä. Puriinimolekyylien synty on siis ollut informaation alun edellytyksenä ainakin meidän kaltaisissamme eliöissä. Olisiko joku muu kuin puriini käynyt tähän yhtä hyvin? Mutta se on toinen juttu.

Viitteet

- (1) Hintikka, J. (2011). Tieto = informaatio + ymmärrys. Esitelmä Suomen Filosofisen Yhdistyksen "Ymmärrys"-kollokviossa 11.01.2011.
- (2) Schrödinger, E. (1944). *What is Life?* 92 s. Cambridge Univ. Press.
- (3) Quastler, H. (ed.) (1953). *Essays on the Use of Information Theory in Biology*. 273 s. Univ. Illinois Press, Urbana.
- (4) Lehto, K. (2004). Elämän alku. *Luonnon Tutkija* 108, 21–29.
- (5) Burnstock, G. & Vekhratsky, A. (2009). Evolutionary origins of the purinergic signalling system. *Acta Physiologica* 195, 415–447.
- (6) Trams, B.G. (1981). On the evolution of neurochemical transmission. *Differentiation* 19, 125–133.
- (7) Nicolis, G. & Prigogine, I. (1977). *Self-Organization in Nonequilibrium Systems*. 491 s. John Wiley & Sons, New York.
- (8) Burnstock, G. (2009). Autonomic neurotransmission: 60 years since Sir Henry Dale. *Annual Review of Pharmacology and Toxicology* 49, 1–30.
- (9) Pitts, W.H. & McCulloch, W.S. (1943). A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity. *Bulletin of Mathematical Biophysics* 5, 115–133.
- (10) Eigen, M., Gardiner, W., Schuster, P. & Winkler-Oswatitsch, R. (1981). The origin of genetic information. *Scientific American*, April 1981, 78–94.
- (11) Kandel, E.R. (2001). The molecular biology of memory storage: A dialogue between genes and synapses. *Science* 294, 1030–1038.

Kirjoittaja on Turun yliopiston fysiologisen eläintieteen professori (emeritus).