

# BIODIVERZITETA – RAZNOLIKOST ŽIVIH SISTEMOV

## Mednarodni posvet Biološka znanost in družba

Ljubljana, 1.–2. oktober 2009  
Zbornik prispevkov

# BIODIVERSITY – DIVERSITY OF LIVING SYSTEMS

## Conference on Bioscience and Society

October 1–2, 2009, Ljubljana, Slovenia  
Proceedings

BIOSCIENCE  
AND  
SOCIETY



BIOLOŠKA  
ZNANOST  
IN DRUŽBA

Zavod Republike Slovenije za šolstvo  
Ministrstvo za šolstvo in šport  
Društvo biologov Slovenije  
Oddelek za biologijo, Biotehniška  
fakulteta, Univerza v Ljubljani  
Inštitut za fizikalno biologijo, d.o.o.  
British Council Slovenia

The National Education Institute  
Ministry of Education and Sport  
Biological Society of Slovenia  
University of Ljubljana, Biotechnical  
Faculty, Department of Biology  
Institute of Physical Biology Ltd.  
British Council Slovenia

**Biodiverziteteta – raznolikost živih sistemov**  
**Mednarodni posvet Biološka znanost in družba**  
Ljubljana, 1.–2. oktober 2009  
Zbornik prispevkov

**Biodiversity – Diversity of Living Systems**  
**Conference on Bioscience and Society**  
October 1–2, 2009, Ljubljana, Slovenia  
Proceedings

***Organizatorji / Organizers***

Zavod RS za šolstvo / The National Education Institute  
v sodelovanju z / in cooperation with:

Ministrstvom za šolstvo in šport / Ministry of Education and Sport

Društvom biologov Slovenije / Slovenian Biological Society

Oddelkom za biologijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani / University of Ljubljana,  
Biotechnical Faculty, Department of Biology

Inštitutom za fizikalno biologijo, d.o.o. / Institute of Physical Biology Ltd.

ustanovo British Council Slovenia / British Council Slovenia

***Organizacijski odbor / Organizing committee***

Ožja delovna skupina / Working group:

Minka Vičar (predsednica organizacijskega odbora posveta / chair of organizing committee), Zavod  
RS za šolstvo / The National Education Institute

Barbara Vilhar (vsebinski vodja / programme co-ordinator), Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta,  
Oddelek za biologijo / University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology

Simona Strgulc Krajšek, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo / University  
of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology

Alexis Zrimec, Inštitut za fizikalno biologijo, d.o.o. / Institute of Physical Biology Ltd.

Al Vrezec, Nacionalni inštitut za biologijo / National Institute of Biology

Ostali člani / Other members:

Robert Monro, British Council Slovenia

Gregor Mohorčič, Zavod RS za šolstvo / The National Education Institute

Andreja Barle Lakota, Ministrstvo za šolstvo in šport / Ministry of Education and Sport

Tanja Popit, Zavod RS za šolstvo / The National Education Institute

***Avtorji prispevkov / Authors***

Iris Fry, Eörs Szathmáry, Gorazd Avguštin, Peter Trontelj, Eva Jablonka, Volker Storch, Alojzij Ihan, Ivan Kos,  
Jan Kuever, Boris Sket, Kazimir Tarman, Jože Trontelj, Heikki Setälä, Jože Mencinger, Peter D. A. Boyd,  
Igor Jerman, Jože Vogrinc, Derek Bell, Barbara Vilhar, Al Vrezec

***Uvodniki / Leading articles***

Danilo Türk, predsednik Republike Slovenije, pokrovitelj posveta / the President of the Republic of Slovenia,  
the patron of the symposium

Gregor Mohorčič, direktor Zavoda RS za šolstvo / the director of the National Educational Institute  
of Slovenia

Minka Vičar, predsednica organizacijskega odbora posveta / chair of organizing committee

***Strokovni pregled / Reviewers***

Alexis Zrimec, Peter Trontelj, Andreja Barle Lakota, Simona Strgulc Krajšek, Barbara Vilhar, Al Vrezec, Ivan Kos

***Prevodi / Translators***

Aleš Kladnik, Jasna Dolenc Koce, Sabina Anžlovar, Barbara Vilhar, Radovan Krajšek, Simona Strgulc Krajšek

***Urejanje / Editors***

Simona Strgulc Krajšek, Minka Vičar, Barbara Vilhar

***Jezikovni pregled / Proofreader***

Tine Logar

***Izdal in založil / Publisher***

Zavod RS za šolstvo

***Predstavnik / Represented by***

Gregor Mohorčič

***Urednica založbe / Editor of the Publishing Centre***

Mira Turk Škraba

***Oblikovanje ovitka / Designer***

Darko Birsa

***Tisk / Print***

Present, d. o. o.

***Naklada / Printrun***

600 izvodov / copies

Prvi natis / First Edition

Ljubljana 2009

CIP - Kataložni zapis o publikaciji  
Narodna in univerzitetna knjižnica, Ljubljana

574.1(082)

MEDNARODNI posvet Biološka znanost in družba (2009 ; Ljubljana)  
Biodiverziteta - raznolikost živih sistemov : zbornik prispevkov  
= Biodiversity - diversity of living systems : proceedings /  
Mednarodni posvet Biološka znanost in družba, Ljubljana, 1.-2.  
oktober 2009 = Conference on Bioscience and Society, October 1-2,  
2009, Ljubljana, Slovenia ; [organizatorji Zavod RS za šolstvo ...  
[et al.] = organizers The National Educational Institute ... [et  
al.] ; avtorji prispevkov Iris Fry ... [et al.] ; uvodniki Danilo  
Türk ... [et al.] ; prevodi Aleš Kladnik ... [et al.] ; urejanje  
Simona Strgulc Krajšek, Minka Vičar, Barbara Vilhar]. - 1. natis =  
1st ed. - Ljubljana : Zavod RS za šolstvo, 2009

ISBN 978-961-234-826-7

1. Gl. stv. nasl. 2. Vzp. stv. nasl. 3. Fry, Iris 4.  
Strgulc-Krajšek, Simona 5. Zavod Republike Slovenije za šolstvo  
247406848

© Zavod Republike Slovenije za šolstvo, 2009

Vse pravice pridržane. Brez založnikovega pisnega do-voljenja gradiva ni dovoljeno reproducirati, kopirati ali kako drugače razširjati. Ta prepoved se nanaša tako na mehanske (fotokopiranje) kot na elektronske (snemanje ali prepisovanje na kakršen koli pomnilniški medij) oblike reprodukcije.

---

## VSEBINA / CONTENTS

|                         |   |    |
|-------------------------|---|----|
| <b>Danilo Türk:</b>     | Uvodni nagovor predsednika Republike Slovenije /<br>Opening speech of the President of the Republic of Slovenia . . . . . | 7  |
| <b>Gregor Mohorčič:</b> | Uvodni nagovor / Preface . . . . .  | 10 |
| <b>Minka Vičar:</b>     | Uvod / Introduction . . . . .   | 11 |

### **Nastanek in evolucija življenja / Origin and evolution of life**

|                         |  |    |
|-------------------------|--|----|
| <b>Iris Fry:</b>        | Nastanek življenja na Zemlji: misterij ali znanstveni problem? /<br>The emergence of life on Earth: Mystery or scientific problem? . . . . .             | 13 |
| <b>Eörs Szathmáry:</b>  | Veliki prehodi v evoluciji / The major transitions in evolution . . . . .  | 20 |
| <b>Gorazd Avguštin:</b> | Sodobni pogled na drevo življenja: mikrobiologova zgodba /<br>Contemporary view of a tree of life: The microbiologist's tale . . . . .                   | 24 |
| <b>Peter Trontelj:</b>  | Sistematski pogled na biodiverzitetu / A systematic perspective on biodiversity . . . . .  | 29 |
| <b>Eva Jablonka:</b>    | Gen v kontekstu: od razvojne plastičnosti do plastičnega dedovanja /<br>The gene in context: From developmental plasticity to plastic heredity . . . . . | 36 |
| <b>Volker Storch:</b>   | Sodelovanje – uspešni princip v živem svetu /<br>Cooperation – a successful principle in the living world . . . . .                                      | 48 |
| <b>Alojzij Ihan:</b>    | Evolucija imunskega prepoznavanja tujkov / Evolution of immune recognition . . . . .   | 53 |

### **Evolucija proizvaja biodiverzitetu / Evolution creates biodiversity**

|                        |  |    |
|------------------------|--|----|
| <b>Ivan Kos:</b>       | Vloga vrst v ekosistemskih procesih / Function of species in ecosystem function . . . . .  | 58 |
| <b>Jan Kuever:</b>     | Evolucija z vidika mikrobov / Evolution and how microbes see it . . . . .  | 61 |
| <b>Boris Sket:</b>     | Podzemeljske živali: specializacija in speciacija – poenotenje in popestritev /<br>Subterranean animals: Specialization and speciation – convergence and diversification . . . . . | 68 |
| <b>Kazimir Tarman:</b> | Zakaj toliko vrst roženastih pršic? / Why so many species of moss mites? . . . . .   | 73 |

### **Biodiverzitetu in trajnostni razvoj / Biodiversity and sustainable development**

|                        |   |    |
|------------------------|---|----|
| <b>Jože Trontelj:</b>  | O umetni biotski pestrosti človeške vrste – etični pomisleki /<br>On man-made biodiversity of the human species – ethical objections . . . . .                    | 79 |
| <b>Heikki Setälä:</b>  | Urbana ekologija – zakaj se njen pomen povečuje? /<br>Urban ecology – why is it an increasingly important topic? . . . . .  | 81 |
| <b>Jože Mencinger:</b> | Zasvojenost z gospodarsko rastjo na planetu z omejenimi naravnimi viri /<br>Addiction with economic growth on the planet with limited natural resources . . . . . | 83 |

### **Biolško znanje za 21. stoletje / Biological knowledge for the 21<sup>st</sup> century**

|                          |   |    |
|--------------------------|---|----|
| <b>Peter D. A. Boyd:</b> | Mladi Charles Darwin – študent, naravoslovec in vrtnar /<br>The young Charles Darwin – student, naturalist and gardener . . . . . | 89 |
|--------------------------|---|----|

|                        |  |     |
|------------------------|--|-----|
| <b>Igor Jerman:</b>    | Razvoj biološke misli / Development of biological thought . . . . .  | 104 |
| <b>Jože Vogrinc:</b>   | Razvoj kulture v naravoslovju in družboslovju – je to eno in isto in kaj, če ni? /<br>The evolution of culture in natural and social sciences:<br>Is it the same thing, and what if it isn't? . . . . .              | 110 |
| <b>Derek Bell:</b>     | Biološka izobrazba za 21. stoletje: izobraževanje nove generacije<br>za družbo prihodnosti / Biological education for the 21 <sup>st</sup> century:<br>Educating the next generation for tomorrow's society. . . . . | 118 |
| <b>Barbara Vilhar:</b> | Evolucija kot osrednji koncept pri pouku biologije /<br>Evolution as the central concept in biology education . . . . .  | 129 |
| <b>Al Vrezec:</b>      | Koevolucija – medvrstni odnosi kot gonilo evolucijskega razvoja naravnih združb /<br>Coevolution – interspecific interactions as a driving force<br>of natural assemblages evolution . . . . .                       | 135 |

## UVODNI NAGOVOR ČASTNEGA POKROVITELJA POSVETA

Danilo Türk, predsednik Republike Slovenije



Letošnji posvet Biološka znanost in družba je obeležen s svetovnim praznovanjem Darwinovega leta 2009: 200. obletnice Darwinovega rojstva in 150. obletnice objave njegove knjige O izvoru vrst z naravnim izborom.

Darwin je eden najpomembnejših znanstvenikov, ki je postavil temelje sodobne biološke znanosti. Njegova evlucijska teorija je preživela 150 let. Nova spoznanja sodobne biologije jo nadgrajujejo in dopolnjujejo ter odpirajo nova zanimiva področja znanstvenega raziskovanja, ki ohranjajo njeno relevantnost.

Evolucija je dejstvo. Danes ni druge znanstvene razlage za obstoj, razširjenost, enotnost in raznolikost življenja na Zemlji. Odgovori na biološka vprašanja so v evoluciji. »Nič v biologiji nima smisla, razen v luči evolucije,« kot je dejal Theodosius Dobzhansky.

Pogoje za preživetje na Zemlji nam zagotavlja biotska raznolikost, ki nastaja v procesu evolucije. V živi naravi nista identična niti dva osebka, ekosistema ali njuna sestavna dela. Tudi s kloniranjem se ne da doseči identičnosti živih sistemov. Med milijoni ljudi je vsaka oseba drugačna in na poseben način prispeva k delovanju skupnosti. Vsakdo, ki razume evolucijo, se zaveda, da se ne da uspešno prenašati tehnicističnih pristopov, nastalih v preučevanju nežive narave, v kompleksni dinamični živi svet, ravno tako se ne da standardizirati zgradbe in delovanja organizmov ali ekosistemov, tudi našega mišljenja ne. Tako kot se ne da ponovno priklicati v življenje izumrlih vrst, se ne da vrniti ekosistemov v stanje, v kakršnem so bili pred uničenjem.

Darwinovo delo je povezano z novim razumevanjem položaja človeka v svetu, ki ga obdaja. Pred Darwinom je bil človek krona stvarstva. Na temelju Darwinove evlucijske teorije pa smo lahko dojeli, da je človek samo ena od mnogih vrst, ki živijo in so živele na našem planetu, da si z vsemi organizmi deli skupnega prednika in da je zato z njimi v sorodstvu. Sodobna orodja molekulske biologije nam omogočajo še natančnejši vpogled v človekovo evlucijsko zgodovino. Seveda ima človek kot vrsta tudi posebnosti – ima zelo zmogljive možgane in visoko razvito kulturo. Pa vendar v širši sliki življenja na našem planetu človek ni nič izjemnega – je le eden od mnogih produktov več kot tri milijarde let dolgega evlucijskega razvoja.

Darvinistično razumevanje položaja človeka v življenjskem spletu je temelj za nov razmislek o človekovi vlogi v biosferi. Človek ni ne gospodar in ne skrbnik našega planeta. Zaradi svojega evlucijskega porekla je namreč povsem odvisen od mnogih drugih vrst in od delovanja celotnih ekosistemov. Od pradavnine se temeljne človekove biološke potrebe niso spremenile. Zadovoljevanje le-teh mu omogočajo med seboj povezani procesi v raznolikih živih sistemih od celic, organizmov ekosistemov do biosfere kot celote.

Enostransko profitno izkoriščanje biološke raznovrstnosti in drugih naravnih virov, brez upoštevanja delovanja živih sistemov in iz tega izvirajočih omejitev v ekosferi, je povzročilo hitro izumiranje vrst, ki ga nekateri znanstveniki imenujejo šesto veliko izumrtje. Pri tem je človek, *Homo sapiens*, le ena od številnih vrst, ki sobivajo na našem planetu. Peto veliko izumrtje je, po ugotovitvah, ki jih sprejema znanost, povzročil padec velikega asteroida na Zemljo pred 65 milijoni let. Posledica tega dogodka je bilo znamenito izumrtje dinozavrov in mnogih drugih vrst. Lahko bi rekli, da je v našem času stanje tako, kot bi na Zemljo spet treščil asteroid, ki povzroča ekološke katastrofe in izumrtja globalnih razsežnosti. Ta asteroid se imenuje *Homo sapiens*.

Človeštvo je trenutno soočeno s svetovno gospodarsko krizo, ki jo je povzročil zlom finančnih struktur. Pri tem pozabljamo na mnogo globlji in pomembnejši problem, ki se ne bo kar sam od sebe razblinil – človek živi na planetu z omejenimi naravnimi viri, ki jih je v zadnjem času čezmerno izkoriščal.

Pri tem je brezobzirno izkoriščanje tako naravnih virov kot drugih ljudi pogosto v rokah peščice posameznikov, ki vodijo globalne oligopole na različnih področjih gospodarstva in spodbujajo potrošnjo. Ocene stanja na področju svetovne prodaje semen, denimo, kažejo, da je bilo v letu 2006 kar 40 % svetovne prodaje semen v rokah treh največjih semenarskih multinacionalnih podjetij. Torej peščica ljudi odloča o razvoju in prodaji novih sort kulturnih rastlin in s tem posredno tudi o tem, ali bomo v prihodnosti lačni ali siti. Narava in človek vse pogosteje služita kapitalu, namesto da bi kapital služil blaginji človeške družbe in ohranjanju biotske pestrosti na Zemlji.

Glede dostopa do naravnih virov je danes človeštvo izrazito razslojeno. Velik delež ljudi še vedno živi v revščini, brez ustreznih virov pitne vode in hrane ter izpostavljen obolenju za različnimi hudimi boleznimi, za mnoge izmed katerih v razvitih državah že dolgo poznamo zdravila in cepiva. Tudi v razvitih državah na temelju brezobzirnega, netrajnostnega izkoriščanja naravnih virov bogati le peščica posameznikov, medtem ko so drugi odrinjeni pod rob revščine. Ob katastrofalnem stanju ekosistemov in upadanju biotske pestrosti na našem planetu ter napovedanih podnebnih spremembah predstavlja enakopraven dostop do naravnih virov velik izziv za zagotavljanje blaginje človeštva v prihodnosti.

Visoko zmogljivi možgani človeku omogočajo razvoj znanosti in različnih tehnologij za učinkovito izkoriščanje naravnih virov. Odnos med znanostjo in družbo je najbolj viden v kombinaciji s tehnologijo. Temeljni znanosti je razumevanje sveta, tehnologija pa za specifične namene uporablja znanstvena spoznanja. Tako kot znanost pospešuje razvoj tehnologije, lahko tudi tehnologija pospeši razvoj znanosti prek uporabe tehnoloških iznajdb za raziskovalna orodja. Kako velik vpliv ima kombinacija znanosti in tehnologije na družbo, lahko vidimo na primeru uporabe informacijske tehnologije v sodobni biologiji, kjer je odkritje strukture DNA vodilo do tehnologij genskega inženirstva.

Razprave v zvezi s tehnologijo so bolj usmerjene v vprašanje, »ali naj to uporabimo«, kot v vprašanje, »ali to znamo narediti«. Tu smo pred odgovorno strokovno in etično presojo, v kakšnem kontekstu je sprejemljiva uporaba določene tehnologije. Tovrstna vprašanja so povezana s političnimi, gospodarskimi in kulturnimi vrednotami, saj o uporabi tehnologij po navadi ne odločajo neodvisne znanstvenice in znanstveniki, ampak politiki in ekonomisti. Oboji so odgovorni za svojo informiranost o znanstvenih spoznanjih ter o možnih prednostih in tveganjih uporabe tehnološkega izuma. Zato je pomembna njihova pripravljenost, da poleg ekonomskih interesov pri odločanju o uporabi tehnologij upoštevajo tudi znanje ter mnenja neodvisnih znanstvenic in znanstvenikov ter javnosti, da bi lahko pri odločanju sledili etičnim načelom. Rešitve kompleksnih problemov preživetja človeka so v njegovih rokah. Te pa zahtevajo etično preiščljeno in zlasti odgovoren pristop. Politično odločanje je prav zato še posebej zahtevno. S pristopi, ki so vodili v slabšanje razmer za naše preživetje na Zemlji, sedanjih problemov ne bo možno uspešno rešiti. Pri tem razumevanje evolucijske teorije omogoča razumevanje delovanja živega sveta in oblikovanje pogleda na svet, ki posameznika in družbo odmika od tehnicističnega odnosa do žive narave. Vodi v dojetje narave kot resnične vrednote.

Izobraževalni sistem kot vmesni člen med znanostjo in družbo mora slediti razvoju znanosti in posodabljati splošno znanje ter zagotoviti tudi ustrezen dostop do biološkega znanja. Intelektualni potencial naše mladine ni nič manjši od drugih, zato je poleg zagotovitve dostopa do izobraževanja pomembna tudi skrb za ustrezno posodabljanje učnih načrtov in izobraževanje učiteljc in učiteljev.

Izobraževalni sistem je del družbe in se odziva na njene potrebe, kar pa ne sme voditi v dogmatski pristop ali redukcijo izobraževanja na služenje trenutnim potrebam, npr. potrebam dobička, ki mlade sili v prezgodnjo specializacijo na račun nižanja dostopa do široke splošne izobrazbe in večanja socialnih razlik. Ravno tako bi bilo



neodgovorno prepuščanje izobraževalnega sistema enostranskim parcialnim interesom peščice, ki ne bi vodili do znanja. To bi bila resna ovira za naš prihodnji razvoj in vstop mladih generacij v družbo znanja.

Znanje mora biti v našem času še posebej kakovostno in relevantno. Vse bolj mora vključevati tudi usposabljanje za reševanje problemov, to pa zahteva najprej ustrezno pripravo, ki jo mora dati izobraževalni proces. Človek in njegovi predniki se več kot tri milijarde let evolucijsko razvijajo skupaj z drugimi vrstami, zato sta njegov nadaljnji obstoj in kakovost njegovega življenja odvisna od tega, ali bo pri osebnih in družbenih odločitvah upošteval svojo temeljno vpetost v življenjski splet na našem planetu in omejenost naravnih virov. Človeštvo je na začetku 21. stoletja na prelomnici, ki zahteva temeljit razmislek in spremembo družbenih vrednot ter pristopov. To pa bo mogoče le, če bodo naše državljanke in državljani imeli ustrezen dostop tudi do sodobnega splošnega znanja biologije, pri čemer je ključ za razumevanje delovanja biosfere evolucijska teorija, ki jo je utemeljil Darwin.

Želim vam uspešno delo na posvetu in se vam ob bližajočem dnevu učiteljev zahvaljujem za vaš pomemben prispevek k vzgoji in izobraževanju mladih generacij v duhu sodobnega razumevanja delovanja sveta in človekovega položaja v njem.

## UVODNI NAGOVOR

**Gregor Mohorčič**, direktor Zavoda RS za šolstvo



Leta 2007 je biološka strokovna javnost oblikovala in sprejela sodobni koncept biološkega izobraževanja, ki predstavlja temelj za posodabljanje celotne vertikale biološkega izobraževanja. Na tej podlagi so bili posodobljeni učni načrti za osnovno šolo in gimnazijo. V gimnazijskem izobraževanju letos vstopamo v drugo leto uvajanja posodobljenih učnih načrtov.

Posodobitev osnovnošolskega učnega načrta za biologijo je v osrednji koncept biologije vrnila mehanizme evolucije, ki omogočajo razumevanje delovanja žive narave, katere del smo. Tako lahko v Darwinovem letu 2009 ugotovimo, da smo tudi v osnovni šoli začeli z uveljavljanjem koncepta sodobnega biološkega izobraževanja na ravni učnega načrta (7. in 8. razred). Čaka nas še veliko dela za zagotovitev dostopa do sodobnega biološkega znanja v osnovni šoli in uveljavljanja

sodobnega koncepta biološkega izobraževanja v celotni vertikali.

Posodabljanje je nuja, še posebej na področju biologije, saj smo v zadnjih desetletjih priča zelo hitremu razvoju biologije in povečevanju družbene potrebe po splošnem biološkem znanju. Tudi drugje v svetu biološko izobraževanje temeljito posodablja. Posvet Biodiverziteti – raznolikost živih sistemov je del te obsežne naloge.

Biološka strokovna javnost se je lotila pomembne in zahtevne naloge, saj mora zagotoviti celostno splošno znanje o najboljšežnejšem, kompleksnem in dinamičnem pojavu – o živi naravi. Vpogled v mehanizme delovanja živih sistemov odpira vedno več novih možnosti uporabe biološkega znanja za reševanje problemov, povezanih z omejitvami ekosfere, ki ustvarja naše življenjsko okolje. Po drugi strani pa se biološko izobraževanje mora odzivati tudi na družbene potrebe v zvezi z uporabo bioloških odkritij v različnih tehnologijah, ki posegajo tako v naše življenje kot v delovanje drugih živih sistemov, od katerih je odvisno naše preživetje.

Izjemna raznolikost življenja je produkt evolucije, zato brez razumevanja evlucijskih mehanizmov ne moremo razumeti posledic uničevanja biodiverzitet in iskati ustreznih rešitev za njeno trajnostno rabo.

Uresničevanje sodobnega biološkega izobraževanja bo v praksi zahtevalo tudi zagotovitev dostopa do ustreznega izobraževanja učiteljic in učiteljev ter razvojne projekte na področju predmetne didaktike.

## UVOD

**Minka Vičar**, vodja posveta Biološka znanost in družba



Zbornik vsebuje prispevke mednarodnega posveta Biološka znanost in družba, Biodiverziteteta – raznolikost živih sistemov, ki je potekal v Ljubljani 1.–2. 10. 2009. Posvet je v okviru projekta Raznoliki pristopi k posodabljanju naravoslovnih predmetov v izobraževanju – biologija organizirala predmetna skupina za biologijo Zavoda RS za šolstvo v sodelovanju z Ministrstvom za šolstvo in šport, Društvom biologov Slovenije, Oddelkom za biologijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani, Inštitutom za fizikalno biologijo, d. o. o., ter ustanovo British Council Slovenia.

V zadnjih desetletjih biološko izobraževanje doživlja temeljite konceptualne spremembe. Slovenska biološka stroka se je temu procesu pridružila s postavitvijo sodobnega koncepta biološkega izobraževanja v letih 2006 in 2007. Najzahtevnejši del tega procesa je postopno vpeljevanje teh sprememb v prakso in zagotovitev ustreznega dostopa do biološkega izobraževanja. Vsebina posveta je zato vezana na predstavitev bistvenih konceptualnih posodobitev, podprtih z novimi odkritji v biologiji, ter na razpravo matične stroke in učiteljic/učiteljev o nujnosti vpeljevanja le-teh v šolski sistem. V ospredju je vpeljava celostne obravnave živih sistemov v povezavi z evolucijo kot osrednjim konceptom biologije v poučevanje biologije.

Zbornik sledi tematskim sklopom posveta, ki zajemajo evolucijski razvoj med seboj povezanih struktur in funkcij raznolikih živih sistemov ter procesov, ki potekajo na vseh ravneh organizacije v naravi. Človek kot del biodiverzitetete lahko predvidi posledice svojih posegov vanjo, zato je poudarek tudi na ključnem pomenu splošne izobrazbe in znanja biologije za sodelovanje javnosti v procesih odločanja in celostnega reševanja kompleksnih problemov razvoja naše družbe in trajnostne rabe ekosfere.

Vsi predavatelji so vabljeni predavatelji. Prispevki so strokovno pregledani in opremljeni s povzetki v slovenščini in angleščini. Predavateljice in predavatelji so predstavljeni s kratkimi opisi področij svojega dela.

Zbornik je namenjen profesoricom in profesorjem biologije, naravoslovja in družboslovja ter drugim kot pomoč pri vpeljevanju systemskega pristopa v obravnavo biodiverzitetete kompleksnih živih sistemov, njihove povezanosti in naše odvisnosti od njihovega delovanja.

Poleg zbornika so na spletni strani posveta (<http://www.zrss.si/bzid/biodiverziteteta>) objavljeni tudi posnetki predavanj in okroglih miz ter informacije o spremljajočih dogodkih.

Posvet poteka v Darwinovem letu 2009, zato ga spremljajo razne spremljevalne dejavnosti, ki sta jih na temelju prostovoljnega dela ožje delovne skupine (doc. dr. Barbara Vilhar, dr. Simona Strgulc Krajšek in mag. Minka Vičar) organizirala Društvo biologov Slovenije in predmetna skupina za biologijo na Zavodu RS za šolstvo. Več informacij o teh aktivnostih in aktivnostih drugih ustanov najdete na naslovu <http://dbs.biologija.org/darwin/>. Vsem posameznicam in posameznikom, šolam ter drugim strokovnim ustanovam se zahvaljujemo za izvedbo raznolikih dogodkov in izobraževalnih prireditev v okviru aktivnosti za počastitev Darwinovega leta 2009. Zahvaljujemo se založbi Zavoda RS za šolstvo, ki je ob tem za znanost in izobraževanje zelo pomembnem jubileju omogočila izid prevoda knjige Evolucija v štirih dimenzijah – genetske, epigenetske, etološke in simbolne

variacije v zgodovini življenja avtoric Eve Jablonke in Marion J. Lamb. Zahvaljujemo se tudi dr. Robertu Monroju, direktorju ustanove British Council Slovenia, ki je poleg pomoči pri organizaciji posveta prispevala tudi potujočo razstavo o Darwinu z naslovom Darwin Now ter prevedena spremljajoča gradiva za šole.

Materialne stroške posveta so poleg organizatorja in zgoraj naštetih sodelujočih ustanov z donacijami podprli tudi Založba Rokus Klett, d. o. o., Mercator, d. d., Studio Grad, d.o.o., in slikarka Maja Šubic. Vsem se zahvaljujemo za pomoč.

Predavateljicam in predavateljem se zahvaljujemo za brezplačne prispevke, predavanja, sodelovanje v razpravah na okroglih mizah na posvetu ter za pomoč pri uvajanju sodobnih bioloških konceptov. Za brezplačno delo na pripravi in izvedbi posveta se zahvaljujemo ožji delovni skupini ter članicam in članom organizacijskega odbora, pokrovitelju Slovenski akademiji znanosti in umetnosti za strokovno podporo ter recenzentkam in recenzentom za strokovni pregled prispevkov.

Še posebej se zahvaljujemo častnemu pokrovitelju posveta, predsedniku Republike Slovenije, dr. Danilu Türku, za njegov prispevek k dvigovanju zavesti o pomenu Darwinovega dela za razvoj znanosti in pomenu razumevanja evolucije za trajnostno rabo biodiverzitete in s tem ohranjanje pogojev za naše preživetje.

## Nastanek življenja na Zemlji: misterij ali znanstveni problem? *The emergence of life on Earth: Mystery or scientific problem?*

Iris Fry

The Technion – Israel Institute of Technology, Department of Humanities of Arts, Technion City, Haifa 32000, Izrael;  
iris.fry@gmail.com

**Izvleček:** Izvor življenja so vse do konca 19. stoletja razlagali ali kot božje stvarstvo ali kot rezultat spontanega nastanka, torej kot ponovni nastanek celotnih organizmov iz nežive snovi. Šele z evolucijskim konceptom, ki je sledil Darwinovi teoriji, so ga začeli preučevati znanstveno. Raziskovalci še vedno niso našli empiričnega odgovora na to težko vprašanje in se delijo glede na prepričanje o pojavu prvih sistemov. Kljub vsemu se strinjajo, da je bil naravni izbor aktivno vključen v ta proces. Enakega mnenja so tudi pri zavračanju kreacionističnih razlag in pri podpiranju naturalističnega svetovnega nazora.

**Abstract:** Until the end of the 19th century, the origin of life on Earth was explained either as the creative act of god or as the result of “spontaneous generation” – the repeated formation of complete organisms from inanimate matter. Only within an evolutionary conception, following Darwin’s theory, could the origin of life on the ancient Earth begin to be studied scientifically. Scientists still didn’t find an empirical answer to this difficult question and are divided on the nature of the first systems to emerge. They agree however that natural selection was actively involved in the process. They are also united in rejecting the creationistic claims and in supporting the naturalistic worldview.

### Uvod

Kako se je začelo življenje na Zemlji? To je eno najtežjih vprašanj, na katero znanost še danes išče odgovor.

Zanimivo je, da v zgodovini ljudje niso imeli dvomov glede odgovora. Za naturaliste in preproste ljudi je odgovor temeljil na kombinaciji verovanj v božje stvarstvo in v spontani nastanek. Doktrina spontanega nastanka trdi, da nastanejo različni organizmi, npr. črvi, žuželke, žabe, jegulje in celo ptiči, iz nežive snovi kar pred našimi očmi. Ljudje so verjeli, da muhe nastanejo iz gnilega mesa, druge žuželke iz gnilega sadja, kače in krokodili iz blata reke Nil itd. zaradi vlažnosti in sončeve toplote. V večini zgodovinskih obdobj je spontani nastanek temeljil na verski in ne na materialistični osnovi. Podpora zanjo je trditev Sv. Avguščina (354–430), da je na začetku bog ustvaril »princip semen« z različnimi možnostmi živega, ti potenciali pa se materializirajo po določenem načrtu, ko so razmere primerne.

V novem veku je bilo zaradi opazovanj in poskusov, pa tudi zaradi filozofskih in verskih sprememb vedno več nezaupanja do takega prepričanja. Cerkev je postala neusmiljen nasprotnik spontanega nastanka s pojavom alternativnih mehanističnih razlag spolnega in spontanega nastanka. V 18. in 19. stoletju je bilo tako prepričanje zoženo na spontani nastanek mikroorganizmov. V šestdesetih letih 19. stoletja je francoski kemik Louis Pasteur v nizu poskusov dokazal, da mikrobi ne nastanejo spontano v organskih

tekočinah, kot so kri, urin, infuzija idr. Pasteur, ki je bil nemajhen podpornik francoskega konservativnega režima in njegovih vrednot, je iz svojih empiričnih rezultatov zaključil tudi na filozofskem in religioznem področju. Kot objektivni znanstvenik je na predavanju leta 1864 na Sorboni še vedno trdil, da »življenje nastane le iz življenja«. Zabrisal je razliko med spontanim nastankom tukaj in zdaj ter izvorom življenja na starodavni Zemlji, pa še vedno trdil, da se snov ne more sama od sebe organizirati v življenjsko obliko in da mora biti življenje zatorej ustvarjeno od boga.

Pod vprašaj pa ni prišla le doktrina spontanega nastanka, ampak tudi nespremenljivost vrst. V renesansi so na novih celinah in v dotlej neodkritih deželah našli nove, neznane vrste. Nova astronomija je razširila naš svet v neskončno vesolje, nova fizika je mehansko razložila sončni sistem. Nova znanost, ki je temeljila na matematičnem razumevanju naravnih zakonitosti in na poskusih, je izpodrivala stare teleološke in teološke razlage. Z uveljavitvijo nove vede geologije v 18. stoletju, je Zemlja pridobila resnično in obenem zelo dolgo zgodovino. Fosili, ki so jih izkopali iz starih geoloških plasti, so pomagali spodkopati stari statični pogled na življenje. Družbeni in ekonomski prevrati, še posebej francoska revolucija, so pripomogli k osnovanju materialističnega pojmovanja žive narave. Vrh tega dolgega procesa je bil dosežen v Angliji v sredini 19. stoletja.

## “V topli lužici”

Charles Darwin je v leta 1859 izdani knjigi *O izvoru vrst* opisal evolucijo življenja na Zemlji kot velikansko drevo, Drevo življenja. Darwin je na temelju zbranih podatkov brez dvoma verjel, da različne vrste, ki sodijo v en razred, sestavljajo razvejeno drevo ali njegov del. Glede na več podatkov o podobnosti med živimi organizmi je po analogiji predlagal, da vsi organizmi, ki so kadar koli obstajali na Zemlji, izvirajo iz »nekaj oblik ... ali ene«, in tako postavil korenino Drevesa. Z molekularnimi orodji, ki jih imamo danes na razpolago, lahko dokončno določimo, da vse veje Drevesa življenja pripadajo eni veliki družini. Kljub temu da je narava celic, ki sestavljajo zadnjega splošnega skupnega prednika – LUCA (Last Universal Common Ancestor), še vedno neznan, raziskovalci verjamejo, da se je ta prednik na Zemlji pojavil pred približno štirimi milijardami let.

Darwin se je odločil, da o izvoru življenja ne bo razpravljal v nobeni od svojih knjig. Svoje poglede o tej temi je zadržal v osebnih pismih prijateljem in kolegom. V enem od takih pisem je sprožil drzno hipotezo materialističnega izvora življenja »v majhni topli lužici« na starodavni Zemlji. Hkrati pa je bil prepričan, da se takratna znanost še ni sposobna soočiti s tem strašljivim vprašanjem. Verjetno je tudi vedel, da je njegova teorija o biološki evoluciji že dovolj škandalozna in da mora biti skrajno previden pri tako kočljivi temi, kot je izvor samega življenja. Kljub temu so Darwinovi nasprotniki in podporniki sprevideli, da dosledno naturalistično evolucionjsko pojmovanje obsega tudi naturalistični izvor življenja. S ponujeno razlago rasti drevesa iz ene same korenine brez potrebe po supernaravnem posredovalcu se je odprla možnost za podobno razlago izvora te korenine.

## Slepa ulica in preboj

Ob koncu 19. in v začetku 20. stoletja so nova področja genetike in biokemije začela razodevati obsežno naravo živih celic. V teh letih sta bila evolucionjska teorija in še posebej naravni izbor pod močnim pritiskom zaradi različnih empiričnih in teoretičnih vzrokov. Nekateri znanstveniki so evolucionjsko teorijo že postavili na »smrtno posteljo«. Zaradi dvomov o potencialni razlagi evolucije biološke organizacije in zaradi postopnega odkrivanja strašljive kompleksnosti celic so mnogi znanstveniki raje ignorirali problem pojava življenja.

To dojemanje slepega konca se je začelo spreminjati v dvajsetih in tridesetih letih 20. stoletja, ko je nekaj pionirjev, predvsem ruski biokemik Aleksander Oparin, pa tudi angleški biokemik in genetik J. B. S. Haldane, prelomilo brezizhodni položaj. Na podlagi novih astronomskih, kemijskih in bioloških spoznanj so predlagali nadrobne evolucionjske scenarije o pojavu prvih živih sistemov na starodobni Zemlji. Pravo eksperimentalno področje pa je bilo mogo-

če vzpostaviti šele v drugi polovici 20. stoletja z razvojem molekularne biologije in z razumevanjem molekularnih osnov evolucije. Od takrat dalje je bilo vprašanje o izvoru življenja postavljeno z nedvoumnimi biokemijskimi in genetskimi izrazi. Raziskovanje spremembe iz fizikalno-kemijskih sistemov v biološke je zahtevalo sodelovanje organskih kemikov, molekularnih in evolucionjskih biologov, pa tudi mineralogov, geologov, paleontologov, oceanografov, planteranih znanstvenikov in mnogih drugih. Znanstveno področje, namenjeno raziskovanju pojava življenja, je postalo povzetek interdisciplinarnosti.

V petdesetih in šestdesetih letih so v mnogih laboratorijih izvajali poskuse, v katerih so simulirali prebiotske (pred pojavom življenja) fizikalne in kemijske razmere. Ugotovili so, kot sta predvidela Oparin in Haldane, da se v takih razmerah lahko sintetizirajo primerne spojine, npr. aminoskislina in nekatere sestavine nukleinskih kislin. Beljakovinom podobni polimeri so imeli izraženo šibko katalitično aktivnost, iz njih pa so sestavili strukture, podobne tistim v celicah. Raziskovalci so se nadejali hitre rešitve problematike izvora življenja.

## Piščanec ali jajce?

Molekularna biologija je medtem razkrila ahilovo tetivo vprašanja o izvoru življenja. Predani naturalisti (eden najboljših primerov je Aristotel iz 4. stol. pr. n. š.) so se vedno zavedali medsebojne odvisnosti sestavin živega organizma. Trenutno molekularno razumevanje pa je odkrilo specifične celične cikle, npr. cikel nukleinskih kislin in beljakovin. Sinteza in funkcija nukleinskih kislin je odvisna od beljakovinskih encimov. Hkrati so ti isti encimi sintetizirani na osnovi genetske informacije nukleinskih kislin.

Kako se je lahko tak cikel sploh pojavil? Kaj je bilo najprej, genetska informacija, ki jo nosijo in prenašajo nukleinske kisline, ali metabolizem, ki ga izvajajo encimi? Kako se je lahko eden pojavil in deloval brez drugega? Ta problem je postal glavni izziv novega področja izvora življenja. Dve glavni raziskovalni smeri, ki sta se začeli že z biokemikom Oparinom in genetikom Haldanom, sta razdelili področje v tabora »najprej gen« in »najprej metabolizem«.

Obe tradiciji predstavljata različni pojmovanja življenja: ena vidi življenje na temelju multimolekularne metabolne celote, ki sama sebe vzdržuje v spreminjajočem se okolju; druga se osredotoča na življenje, ki temelji na genetskem polimeru (dolga molekula iz mnogih enot), ki je odgovoren za podvojevanje in razmnoževanje. Obe raziskovalni smeri napadata problem piščanca in jajca iz različnih izhodišč.

Rešitev tega problem velja hkrati za rešitev težkega vprašanja razvoja biološke kompleksnosti, ki jo kažejo že prvi živi sistemi. Darwin se je z izzivom kompleksnosti spoprijel v Izvoru vrst v poglavju o razvoju »izredno izpopolnjenih

in zapletenih organov« (6. poglavje z naslovom »Težave v teoriji«), npr. evolucija zapletenega vretenčarskega očesa. Darwin je razložil, kako bi se lahko tako oko postopoma razvilo iz preprostega očesa zaradi zelo majhnih, naključnih sprememb, ki organizmu koristijo v boju za obstanek. Darwin je predlagal še druge mehanizme, ki temeljijo na naravnem izboru, evolucijski biologi pa so jih kasneje s svojim delom dokazali. Vprašanje razvoja biološke kompleksnosti je danes ena najbolj raziskovanih in žgočih tem.

## Naravni izbor v neživi snovi?

Ali je sprememba iz nežive snovi v živi sistem podobna razvoju izjemno kompleksnih bioloških sistemov v biološki evoluciji? Pojavi se paradoks: naravni izbor deluje v populaciji že delujočih živih sistemov. Kako je torej lahko naravni izbor vključen v sam izvor življenja?

Paradoks je rešljiv in tak proces se je lahko odvijal le, če so kemijski procesi na prvobitni Zemlji izpolnjevali dva pogoja. Prvič, sestavine v takih sistemih niso bile tesno soodvisne in so zato lahko nastajale zaradi običajnih fizikalnih in kemijskih procesov. Drugič, taki sistemi so se vseeno lahko razvijali: sposobni so bili evolucije z naravnim izborom.

Poskusi v šestdesetih in sedemdesetih letih so dokazali »evolucijo v epruveti« s populacijo molekul RNA v prisotnosti podvojevalnega encima in gradnikov. V teh poskusih so se poleg mutiranih molekul RNA, ki so nastale med podvojevanjem, razvila tudi zaporedja z novimi, bolj prilagodljivimi znaki in v nadaljevanju postopoma izpodrinila izvirno populacijo. Postalo je jasno, da se lahko taka evolucija pojavi v kateri koli populaciji molekul, pa tudi v katerem koli sistemu, ki izpolnjuje naslednje pogoje: 1. podvojevanje ali razmnoževanje; 2. raznolikost potomcev; 3. dedovanje teh razlik; 4. relativna prednost nekaterih razlik; 5. tekmovanje za vire, ki so potrebni za razmnoževanje.

Seveda je sistem z molekulami RNA in encimi za podvojevanje prekompleksen, da bi predstavljal prebiotsko entiteto, ki je morala biti bistveno enostavnejša. Vendar pa so raziskovalci na temelju takih in podobnih poskusov postali prepričani, da je bil naravni izbor ključni dejavnik za pojav izvirnih bioloških sistemov. Razprava med »genetiki« in »metaboliki« se osredotoča na naravo prebiotične kemijske infrastrukture, ki se je lahko razvila s fizikalnimi in kemijskimi procesi ter se začela razvijati z naravno selekcijo.

## Upanja in težave

V osemdesetih letih so nepričakovano odkrili, da molekule RNA delujejo kot encimi. Do takrat je bilo znano, da le beljakovine delujejo kot encimi. Te molekule RNA, imeno-

vane ribocimi (RNA in encim), naj bi bile po prepričanju mnogih biokemikov preostanek nastajajočega življenja, še preden so se razvile beljakovine in DNA in v katerih molekule RNA opravljajo tako genetsko kot katalitično funkcijo. Teorija o RNA-svetu očitno rešuje problem jajca ali piščanca, saj predpostavlja, da je nekoč RNA delovala kot jajce in kot piščanec. Če je tak RNA-svet res obstajal, sta se morali v prebiotskih razmerah pojaviti vsaj dve enaki ali podobni molekuli RNA prave dolžine, ustrezne kemijske zgradbe in zaporedja, kjer je ena služila kot osnova, druga pa kot replikaza. Tak podvajajoč se sistem je lahko predstavljal iskano infrastrukturo za naravni izbor. Izračuni in poskusi kažejo, da je to izjemno zahtevna in neverjetna zahteva. Zaradi te velike težavnosti in drugih problemov so nekateri »genetiki« začeli razmišljati o enostavnejši, pred-RNA-stopnji.

Po drugi strani so »metaboliki« dvomili o možnosti tako RNA- kot pred RNA-sveta in predlagali alternativno prebiotsko infrastrukturo. Nakazujejo namreč na relativno lahkoto, s katero so se majhne organske molekule zbrale na zgodnji Zemlji ali s sintezo ali, kot mnogi ljudje menijo danes, z vnosom iz vesolja prek meteoritov in kometov. Po nekaterih metabolnih scenarijih naj bi se male molekule, kot so aminokisliline, kratke beljakovine, amfifili (lipidni gradniki), z medsebojno katalizo različnih molekul samoorganizirale v dovolj velik niz in oblikovale izvirne metabolne cikle. Mnogi od teh scenarijev zavračajo tradicionalno predstavo o pojavu v vodni raztopini (ki sta jo izvirno predlagala Oparin in Haldane, slednji pa je skoval izraz prvobitna »juha«). Namesto tega podpirajo samoorganizacijo na površini rudnin, morda v kemijsko in energetsko bogatem okolju oceanskega dna blizu podvodnih toplih vrelcev.

»Genetiki« zavračajo metabolne sisteme, saj ne razlagajo podvojevanja, raznolikosti in evolucije. »Metaboliki« odgovarjajo s privzemom novega pogleda na razmnoževanje in informacijo. Menijo namreč, da je možno, da so se ob pojavu življenja razvili cikli, ki so se lahko razmnoževali znotraj primitivne membrane, delili in prenesli na svoje potomce neke vrste »informacijo o sestavljanju«. Le znotraj takih metabolnih ciklov so se končno lahko razvili genetski polimeri.

Očitno je, da bodo spor rešili le z nadaljnjimi eksperimentalnimi raziskavami. Treba je poudariti tudi dejstvo, da imata oba nasprotujoča si tabora skupno naturalistično filozofsko predpostavko, da je življenje nastalo z naravnimi sredstvi kot del evolucijskega procesa.

## Evolucija proti stvarjenju

Danes se bije srdit boj proti evolucijski teoriji, ki ga vodi kreacionistično gibanje. Krščanski fundamentalisti iz ZDA

so vodje te bitke, ki se je začela v zgodnjem 20. stoletju. V zadnjem času dobiva kreacionistična ideja podporo tudi drugod po svetu, pa tudi med muslimani in judi.

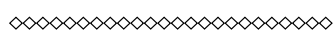
V boju proti evoluciji in znanosti izrabljajo dejstvo, da do sedaj ni bilo soglasja o teoriji o nastanku življenja in da v laboratorijih ni bilo mogoče uspešno simulirati nobenega od predvidenih scenarijev. Privrženci novega kreacionizma, imenovani inteligentni načrt, vztrajajo, da je življenje prezapleteno, da bi se pojavilo in razvilo z naravnimi sredstvi, in da ga je moral inteligentno načrtovati nadnaravni posrednik. Eden od zagovornikov inteligentnega načrta, ameriški biokemik Michael Behe, v svoji knjigi *Darwinova črna skrinjica* (1996) meni, da je bila prva celica načrtovana pred okoli 4 milijardami let z mnogimi od njenih kompleksnih sistemov (npr. sistem za strjevanje krvi) v izključenem stanju, ki se je kasneje vključilo (str. 227–228). Mnogi evolucionisti biologi so že ovrgli trditve »inteligentnih načrtovalcev« z empiričnimi dokazi o postopnem razvoju visokokompleksnih sistemov.

Primer izvora življenja nas opominja, da je konflikt s kreacionisti v osnovi filozofsko vprašanje. Gre za nesoglasje nasprotujočih si svetovnih nazorov. Nekateri znanstveniki zmotno menijo, da je ob pomanjkanju empiričnih dokazov za naravni pojav življenja znanost na tej točki ranljiva in da se je bolje izogniti prepiru z verniki. Tako stališče spregleda dejstvo, da je empirično nemogoče dokazati ali ovreči božji nastanek življenja. Tudi ko bo mogoče udejaniti naravni scenarij v laboratoriju in bodo podatki pokazali, da je bil tak proces na Zemlji mogoč, bodo kreacionisti (verjetno) še vedno trdili, da je na neki način deloval inteligentni načrtovalec, npr. iz ozadja.

Znanstveno prepričanje, da je nadnaravna razlaga nepotrebna in da bomo navsezadnje našli naravno razlago, je del naturalističnega svetovnega pogleda. Ta pogled, ki je rasel od 17. stoletja dalje in se je močno okreplil v sredini 19. stoletja, je podprt z ogromno količino podatkov na vseh znanstvenih področjih. Ne samo da je ta pogled spodbuda za prihodnje raziskave, ampak je tudi dnevno vedno znova podprt z rezultati tekočih raziskav. Zato vprašanje o izvoru življenja ni razlog za zadrego, ampak vrojeni del splošne znanosti o evoluciji.

## LITERATURA

- Cairns-Smith G. (1986): *Seven Clues to the Origin of Life: A Scientific Detective Story*. Cambridge University Press, Cambridge.
- De Duve C. (1991): *Blueprint for a Cell: The Nature and Origin of Life*. Neil Patterson Publishers, Burlington, North Carolina.
- Fry I. (2000): *The Emergence of Life on Earth: A Historical and Scientific Overview*. Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey and London.



## Introduction

How did life on Earth emerge? This is one of the most difficult questions science is still grappling with today.

Interestingly, throughout most of human history, people had no doubts about the answer. For naturalists and common folk alike, this answer was based on a combination of beliefs in the original creation of life by god and in "spontaneous generation". The doctrine of spontaneous generation claimed that different organisms – worms, insects, frogs, eels and even birds, are repeatedly generated from inanimate matter in front of our eyes. People believed they saw flies forming from rotten meat, other insects from rotten fruit, snakes and crocodiles from the mud of the river Nile, etc., under the influence of humidity and the sun's heat. In most historical periods, the theory of spontaneous generation was justified not on a materialistic basis, but on religious grounds. This justification originated with Saint Augustine (354–430) who claimed that in the beginning, god created the "principles of seeds" of the various living kinds and that these potentials keep materializing according to a fixed plan when conditions are appropriate.

With the New Age, following observations and experiments and also philosophical and religious transformations, this belief was gradually discredited. The Church became a fierce enemy of spontaneous generation with the rise of alternative mechanistic explanations of both sexual and spontaneous generation. In the 18<sup>th</sup> and 19<sup>th</sup> centuries this belief was narrowed to the spontaneous generation of microorganisms. In a series of impressive experiments in the 1860s, the renowned French chemist, Louis Pasteur, demonstrated that microbes did not generate spontaneously in organic solutions like blood, urine, beet infusions, etc. Pasteur, who was a staunch supporter of the French conservative regime and its values, drew philosophical and religious conclusions from his empirical results. Claiming to be an objective scientist, he still declared in a lecture at the Sorbonne in 1864 that "life comes only from life". Blurring the difference between spontaneous generation here and now and the origin of life on the ancient Earth, Pasteur also contended that matter could not organize itself to form life, and hence that life had to be originally created by god.

Not only the doctrine of spontaneous generation but also the belief in the fixity of species gradually came to be questioned. Starting in the Renaissance, new continents and lands and new, unheard of species were discovered; a new cosmology extended our world into an infinite universe; a new physics was explaining mechanically the Solar system. Generally speaking, a new science based on the mathematical understanding of natural laws and on experiments was replacing the older teleological and theological explanations. With the establishment of the new science of geology in the 18<sup>th</sup> century, Earth acquired a real history and a very



long history at that. Fossils unearthed in older geological strata helped to undermine the older static view of life. Social and economical upheavals, notably the French Revolution, also contributed to the establishment of a materialistic conception of living nature. The apex of this long process was reached in England at the middle of the 19<sup>th</sup> century.

### **“In a warm little pond”**

In his *On the Origin of Species*, published in 1859, Charles Darwin described the evolution of life on Earth as a huge tree, The Tree of Life. Darwin had no doubt, based on the data he gathered, that the various species belonging to one class constitute a branching tree or a part of a tree. Based on more data on the similarities among all living organisms, he suggested by analogy that all organisms ever to exist on Earth originated from a “a few forms ... or one”, constituting the Tree’s root. The molecular tools available today enable us to determine decisively that all the different branches of the Tree of Life belong to one big family. Though the nature of the population of cells composing LUCA, the Last Universal Common Ancestor, is still not clear, researchers believe that this Universal common ancestor emerged on Earth about four billion years ago.

Darwin chose not to discuss the origin of life in the *Origin* or in other published books. He kept his views on this subject to private letters to friends and colleagues. In one such letter he raised the daring hypothesis of a materialistic origin of life in “a warm little pond” on the ancient Earth. But at the same time Darwin was convinced that the science of his time could not yet face this daunting question. He probably also knew that his theory of biological evolution was scandalous enough and that he should better be careful not to deal with the highly risky subject of the origin of life itself. Still, Darwin’s opponents and supporters alike realized that a consistent naturalistic evolutionary conception implied also a naturalistic origin of life. Providing an explanation for the growth of the tree of life from a single root with no need for a supernatural agent opened the possibility for a similar explanation for the origin of this root.

### **An impasse and a breakthrough**

At the end of the 19<sup>th</sup> century and the beginning of the 20<sup>th</sup>, the new fields of genetics and biochemistry were beginning to reveal the complex nature of the living cell. For various empirical and theoretical reasons, during these years, the theory of evolution and especially the mechanism of natural selection came under heavy attack. Some scientists declared the evolutionary theory to be “on its death bed”. With the potential explanation for the evolution of biological organization in doubt, and the daunting complexity

of the cell gradually revealed, many scientists preferred to ignore the problem of the emergence of life.

This perception of a dead-end changed in the 1920s and 1930s, when a few pioneers, notably the Russian biochemist Alexander Oparin and to a lesser extent, the English biochemist and geneticist J. B. S. Haldane, broke the impasse. Relying on new astronomical, chemical and biological data they suggested detailed evolutionary scenarios for the emergence of the first living systems on the ancient Earth. However, a true experimental research field could be established only in the second half of the 20<sup>th</sup> century following the rise of molecular biology and with the understanding of the molecular basis of evolution. From this stage onward, the origin-of-life question was formulated in clear biochemical and genetic terms. Exploring the transformation of physico-chemical systems to biological ones required cooperation among organic chemists, molecular biologists and evolutionary biologists, and also, mineralogists, geologists, paleontologists, planetary scientists, oceanographers, and many more. The scientific field devoted to the emergence of life became the epitome of interdisciplinarity.

During the 1950s and 1960s experiments simulating the physical and chemical prebiotic conditions (the conditions prior to the emergence of life) were carried out in many laboratories. It was found out, as predicted by Oparin and Haldane, that under these conditions biologically relevant organic compounds could have been synthesized, notably amino acids and a few components of nucleic acids. The synthesis of protein-like polymers manifesting weak catalytic activity and also cell-like structures made of these polymers were achieved. Researchers were hoping for a near solution to the origin of life problem.

### **The chicken or the egg?**

Molecular biology was meanwhile revealing the Achilles heel of the origin-of-life question. Keen naturalists [one of the best examples was Aristotle in the 4<sup>th</sup> century BC] were always aware of the unique interdependence among the components of the living organism. However, current molecular understanding was able to discover specific “vicious cycles” in each cell, most remarkable being the cycle involving nucleic acids and proteins. Nucleic acids’ synthesis and function depend on protein enzymes. At the same time, these enzymes can be synthesized only on the basis of genetic information in nucleic acids.

How could such a cycle emerge to begin with? What came first, genetic information carried and transmitted by nucleic acids, or metabolism performed by enzymes? And how could the one emerge and function without the other? This problem became the main challenge for the new origin-of-life field. Two major research directions that began already

with Oparin the biochemist and Haldane the geneticist divide the field into the gene-first and metabolism-first camps.

These two traditions represent two different conceptions of life: The one views life as a system based on a multi-molecular metabolic whole, sustaining itself in a changing environment; the other, focuses on life as based on a genetic polymer (a long molecule composed of many units) responsible for replication and reproduction. These two research programs therefore attack the chicken and egg problem from two different starting points.

The solution to this problem amounts to a solution of the difficult question of the development of biological complexity, already manifested in the very first living systems. Darwin dealt with the challenge of complexity when he discussed in his *Origin of Species* the development of “organs of extreme perfection and complication” (in Chapter 6, titled, “Difficulties of the Theory”), for example, the evolution of the complex vertebrate eye. Darwin showed how such an eye could have evolved gradually from much simpler eyes as a result of very small, random changes, each benefiting its owner in its struggle for existence. Other mechanisms, also based on natural selection, were also suggested by Darwin and substantiated by the later work of evolutionary biologists. The question of the evolution of biological complexity is one of the most researched and debated issues today.

### Natural selection in inanimate matter?

Is the transformation from inanimate matter to living systems similar to the development of extremely complex biological systems in biological evolution? On the face of it, there is a paradox here: natural selection acts in populations of living systems already functioning. It requires for its action true living systems. How could natural selection be involved in the origin of life itself?

The paradox could be resolved and such a process could have taken place only if chemical systems fulfilling two conditions could have existed on the primordial Earth. First, such systems did not manifest yet the tight dependence among all their components characteristic of life and, thus, were capable of being formed by ordinary physical and chemical means. Second, such systems were nevertheless evolvable: they were capable of evolution through natural selection.

Experiments carried out in the 1960s and 1970s demonstrated “evolution in the test tube” in a population of RNA molecules in the presence of a replicating enzyme and building blocks. In these experiments, out of the mutants arising during the replication of RNA molecules, sequences with new, more adaptive traits were selected and were gradually taking over the original population. It became clear

that evolution in this sense could occur in any population of molecules and in fact in any group of entities fulfilling a list of conditions: 1. Replication or reproduction; 2. Variations in the offspring; 3. Heredity of this variation; 4. Relative advantage of some of the variations; 5. Competition on resources needed for reproduction.

Obviously, a system of RNA molecules and a replicating enzyme is too complex to represent prebiotic entities. Such entities must have been much simpler. However, based on these and other experiments, origin-of-life researchers became convinced that natural selection was a major factor in the emergence of an original biological organization. The debate between the “geneticists” and the “metabolists” focuses on the nature of the prebiotic chemical infrastructure that could have developed through physical and chemical processes and engage in evolution via natural selection.

### Hopes and difficulties

In a surprising breakthrough in the 1980s, RNA molecules that function as enzymes were discovered in present-day cells. Until then, only proteins were known to function as enzymes. These RNA molecules, called Ribozymes (RNA plus enzymes) are believed by many biochemists to be the remnants of a stage in the emergence of life, prior to the development of proteins and DNA, in which both genetic and catalytic functions were performed exclusively by RNA molecules. This theory, the RNA-world theory, seems to solve the chicken and egg problem, suggesting that there was a time when RNA served both as chicken and egg. If indeed an “RNA world” existed at some historical stage, at least two identical or similar RNA molecules of the right length, the right chemical constituents and the right sequence, one serving as template, the other as replicase, had to emerge under prebiotic conditions. Such a replicating system could constitute the sought-after infrastructure for natural selection. Calculations and experiments show that this is an extremely demanding and highly improbable requirement. This daunting difficulty, in addition to other problems, led some “geneticists” to ideas about a simpler, pre-RNA-world stage.

The “metabolists”, on the other hand, doubt the feasibility of both an RNA- and a pre-RNA-world scenarios and suggest instead an alternative prebiotic infrastructure. They indicate the relative ease with which small organic molecules could have gathered on the early Earth, either by synthesis or, as many people believe today, by import from outer space on meteorites and comets. According to several metabolic scenarios, such small molecules, e.g., amino acids, short peptides, amphiphiles (lipid building blocks), could have self-organized through the mutual catalysis of various molecules in a big enough set, to form primitive metabolic cycles. Many of these scenarios reject the traditional notion of emergence

in an aqueous solution (suggested originally by Oparin and Haldane and coined by the latter as the primordial “soup”). They favor instead self-organization on the surface of minerals, maybe in the chemically and energetically rich environment of the ocean floor near hydrothermal vents.

The “geneticists” argue in return that these metabolic systems, assuming that they could indeed have self-organized, are a dead-end as far as replication, variation and evolution are concerned. The “metabolists” retort by adopting a novel view of reproduction and information, raising the possibility that in the emergence of life it was whole cycles that managed to reproduce themselves within a primitive membrane, divide and pass to their offspring a sort of “compositional information”. Only within such metabolic cycles, they claim, could genetic polymers eventually have been synthesized.

Clearly, the conflict will be resolved only on the basis of further experimental research. It should be pointed out though that the two debating camps share the common naturalistic philosophical assumption, that life emerged by natural means as part of the evolutionary process.

## Evolution versus creation

A fierce battle is raging now against the theory of evolution, led by the creationist movement. Christian fundamentalists in the USA are the leaders of this struggle, which began in the early 20<sup>th</sup> century. Recently, creationist ideas are taking a foothold also in other parts of the world and also among Muslims and Jews.

The fact that so far there is no agreed upon theory of the origin of life and that so far no scenario was successfully simulated in the laboratory serve the creationists in their struggle against evolution and science. The new creationists, the so called Intelligent Designers (ID), insist that life is too complex to have emerged and evolved by natural means and that it had to be intelligently designed by a supernatural agent. One of the proponents of Intelligent Design, the American biochemist Michael Behe suggested

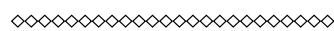
in his book, *Darwin's Black Box* (1996), that the first cell was designed about four billion years ago with many of its complex systems, e.g., the blood clotting system, in a “turned-off” state, to be later “turned on” (pp. 227–228). Many evolutionary biologists have already refuted the ID claims, indicating in empirical terms how highly complex systems could have evolved gradually.

However, the case of the origin of life serves as a reminder that the conflict with the creationists is fundamentally philosophical. It is a clash between two opposing worldviews. Some scientists believe erroneously that as long as there is no empirical evidence for a natural emergence of life, science is vulnerable on this point and it is better not to argue over it with religious believers. Such a position ignores the fact that there is no way to prove or disprove empirically that life was designed by God. Even when a natural scenario will be materialized in the laboratory and data will indicate that such a process was possible on the ancient Earth, still creationists could and probably would claim that the supernatural intelligent designer operated in some other manner, e.g., “behind the scenes”.

The scientific conviction that no such supernatural explanation is necessary and that a natural explanation will eventually be found is part of a naturalistic worldview. This worldview, which grew from the 17<sup>th</sup> century onward and was greatly strengthened since the middle of the 19<sup>th</sup> century, is backed by an enormous body of data in all scientific fields. Not only is this worldview a stimulus for future research, it is also being daily supported by the results of ongoing research. Hence, the origin-of-life question is not a cause for embarrassment but an inherent part of the general science of evolution.

## REFERENCES

- Cairns-Smith G. (1986): *Seven Clues to the Origin of Life: A Scientific Detective Story*. Cambridge University Press, Cambridge.
- De Duve C. (1991): *Blueprint for a Cell: The Nature and Origin of Life*. Neil Patterson Publishers, Burlington, North Carolina.
- Fry I. (2000): *The Emergence of Life on Earth: A Historical and Scientific Overview*. Rutgers University Press, New Brunswick, New Jersey and London.



Iris Fry je učiteljica zgodovine in filozofije biologije na Oddelku za humanizem in umetnost Technion Izraelskega inštituta za tehnologijo. Prvo knjigo z naslovom Izvor življenja – misterij ali znanstveni problem? je izdala leta 1997 v Izraelu. Drugo knjigo, Nastanek življenja na Zemlji: Zgodovinski in znanstveni pregled, je leta 2000 izdala pri založbi Rutgers University Press. Preučuje tudi zgodovinske, filozofske in družbene vidike odnosa med znanostjo in religijo.

*Iris Fry teaches the history and philosophy of biology in the Department of Humanities and Arts at the Technion – Israel Institute of Technology. Her book, The Origin of Life – Mystery or Scientific Problem? Was published in Israel in 1997. Her second book, The Emergence of Life on Earth: A Historical and Scientific Overview, was published in 2000 by Rutgers University Press. She is also studying the historical, philosophical and social aspects of the relationship between science and religion.*

# The Major Transitions in Evolution

## *Veliki prehodi v evoluciji*

**Eörs Szathmáry**

Eörs Szathmáry, Department of Plant Taxonomy and Ecology, Eötvös Loránd University, Budapest, Hungary;  
szathmary@colbud.hu

### The Major Transitions in Evolution

#### What are the major transitions?

Table 1 gives a list of what lately have been called the ‘major transitions in evolution’. There are a few remarkable features of this table. Some major transitions in evolution (such as the origin of multicellular organisms or that of social animals) occurred a number of times, whereas others (the origin of the genetic code, or language) seem to have been unique events. One must be cautious with the word ‘unique’, however. Due to a lack of the ‘true’ phylogeny of all extinct and extant organisms, one can give it only an operational definition. If all the extant and fossil species,

which possess traits arising from a particular transition, share a last common ancestor after that transition, then the transition is said to be unique. Obviously, it is quite possible that there had been independent “trials”, as it were, but we do not have comparative or fossil evidence for them.

#### Important common features

There are a number of sufficiently common features of the major transitions that require special attention. These are: emergence of an evolutionary unit at a higher level from lower level ones; an increase in complexity; the appearance of a novel inheritance system; and the ‘freezing-in’ of the transition (often there is now way back). The means by

**Table 1:** The major transitions in evolution

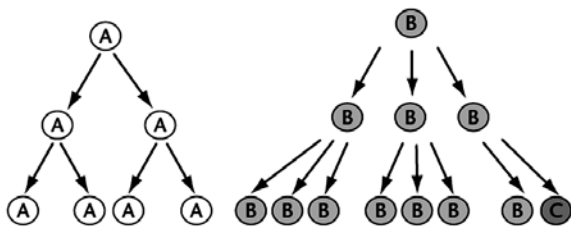
| <b>Before</b>                   | <b>After</b>                                  |
|---------------------------------|---|
| Replicating molecules           | Populations of molecules in protocells        |
| Independently replicating genes | Chromosomes                                   |
| RNA as gene and enzyme          | DNA genes, protein enzymes                    |
| Bacterial cells (prokaryotes)   | Cells with nuclei and organelles (eukaryotes) |
| Asexual clones                  | Sexual populations                            |
| Single-celled organisms         | Animals, plants, and fungi                    |
| Solitary individuals            | Colonies with non-reproductive castes         |
| Pre-linguistic societies        | Humans societies with language                |

Reproduced from J. Maynard Smith & E. Szathmáry (1999) *The Origins of Life*. Oxford University Press.

which these features are achieved is through local interaction, synergy, contingent irreversibility and central control. I will discuss these in turn; but first a brief look at evolutionary units is in order.

### Units of evolution

A unit of evolution must be capable of *multiplication*, *heredity* and *variation* (Fig. 1). If some hereditary traits influence the chance of survival and/or reproduction of the unit, then in a *population* of such units, evolution by natural selection can take place. Note that this definition does not refer to living systems. Many regard viruses as not alive (they lack metabolism, for example), but they do evolve. Some computer programmes evolve in the electronic environment; they are not regarded alive either. And there are items of culture, being passed on from individual to individual, that also behave as evolutionary units (referred to as ‘memes’, in analogy with genes; see later). Bear the generality of this definition in mind: it enables us to apply Darwinian reasoning to non-trivial cases as well. Also, the reference to population is crucial; individuals metabolise, reproduce, run, behave, etc., but they do not evolve. Evolution takes place in populations through the generations of evolutionary units.



**Figure 1:** Units of evolution. A and B are reproducing entities of different type. Their average fecundity is shown to be different. Heredity is not exact (there is variability): one B gives rise to a novel type C. Such units are not necessarily alive.

### Emergence of higher-level evolutionary units

The origin of the eukaryotic cell is a good example. Eukaryotic cells are much more complex than bacteria. We are also built of such cells. Mitochondria are the cell organelles that serve as the power plant of the cell. They are very simple, tiny objects that look like bacteria. It turns out that this resemblance is not casual: they indeed descend from once free-living bacteria. They have become captured by an ancestor of our cells (some 2 billion years ago) and become enslaved for the production of ATP, the energy-storage molecule of all cells. Obviously, before this transition, the proto-eukaryote and the proto-mitochondrion were two types of unrelated, independently reproducing cells. Now they are integrated in one functional unit.

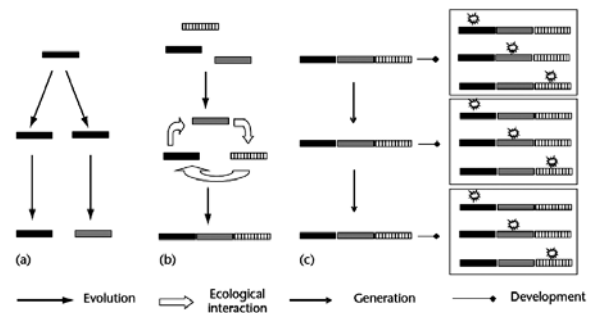
If such a transition is successful, then *adaptations*, discernible at the higher-level unit, evolve that suppress the com-

petitive tendencies of the integrated lower-level units. Essentially, viewed from the lower level, a ‘superorganism’ is created. From the higher level it is just an organism.

### Increase in complexity

Although natural selection does not guarantee that organisms will increase in complexity as they evolve, it is apparent that complexity along certain lineages, such as the one leading to us, has increased during evolution. Is the number of genes in an organism’s genome an appropriate measure of biological complexity? The recent flurry of completed genome sequences including our own suggests that this is not necessarily the case. There must be other more sensible genomic measures of complexity than the mere number of genes. It is the *regulatory gene interactions* that seem to play a crucial role. In fact, *Drosophila* has more regulatory interactions than *C. elegans*, although mere gene numbers give the reverse order.

Figure 2 illustrates the ways in which genetic complexity can increase in evolution.



**Figure 2:** Means to increase genomic complexity. (a) Duplication and divergence. (b) Symbiosis. First, independently reproducing units engage in an ecological interaction. Finally the units cannot reproduce alone: a new evolutionary unit has been formed. (c) Epigenesis. The genes remain the same, but they are differentially activated in the different cells. Modified from Maynard Smith J and Szathmary E (1995) *The Major Transitions in Evolution*. Oxford: Freeman.

### Novel inheritance systems

DNA is commonly referred to as the genetic material, with ample justification. But there are other hereditary mechanisms. A good example is epigenetic inheritance in the cells of multicellular organisms. It is easy to see that something like that must operate in our bodies. Most animals start their lives as a fertilized egg. Cells divide and undergo differentiation in embryogenesis: muscle, liver, nerve, etc., cells arise that look different and function differently. Some of them remain capable of proliferation. When a healthy liver cell divides, it gives rise to two liver cells: ‘liver-cell-ness’, as it were, is passed on. Note that the state of being a liver cell was not present in the fertilized egg: it is generated in development. So, it seems, a characteristic has been acqui-

red and can be inherited at the level of the cell. Just so: this is a Lamarckian dimension of multicellular organisms. It extends very rarely from organism to organism during reproduction, however. To conclude, if a dual inheritance system were not active in us, we simply would not exist.

Obviously, language, so central to our concern, is also a radically new way of information storage and retrieval. As we shall see, it has a Lamarckian component.

### Local interactions

Whenever one develops a theory for a certain transition, one finds that some sort of local interaction in the dynamics of the population is important. This can take several forms, and all of them are known to be important for the evolution of *cooperation*. *Reciprocal altruism* can lead to cooperation between unrelated individuals. Due to limited dispersal, cooperating individuals may remain close to each other, or they may remember past interactions with particular individuals. *Kin selection* is a mechanism in which genetic relatedness plays a crucial role. Hamilton's rule states that it pays to be an altruist if  $b r > c$ , where  $b$  is the benefit received by the helped relative,  $c$  is the cost paid for by the helper, and  $r$  is the degree of genetic relatedness between them. Finally, *group selection* is a mechanism that applies when not only the individuals, but also groups formed of them multiply, have heredity and variability. This is readily satisfied when (i) the number of groups is much higher than the number of individuals per group; (ii) each group is formed from one parental group only; and (iii) there is no migration between groups.

The relative importance of the above mechanisms in accounting for the transitions varies from case to case, but there is little doubt that all of them have been influential.

### Synergy

Synergy can be quantitative and qualitative (Fig. 3). In both cases the performance (efficiency) of the interacting units increases non-linearly. This in evolution translates into non-additive fitness interactions. In the case of qualitative synergy there are at least two types of interacting unit: they cannot substitute each other. Cooperative guarding of the young is a good example of quantitative synergy. The interaction between different cell organelles, such as the mitochondrion and the plastid in a plant cell, is a case of qualitative synergy. *Economy of scale* and *combination of functions* are other terms used to refer to quantitative and qualitative synergy, respectively.

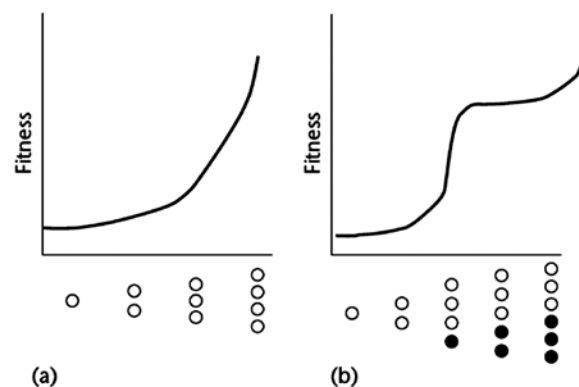
### Contingent irreversibility

Once a transition has occurred, in many cases there seems to be no way back. But there are exceptions. For example, there are insects whose solitary state is secondary: all their

living relatives are highly social. But, in contrast, there is no mitochondrial cancer. This can be understood, given the fact that most mitochondrial genes had been lost in evolution; a fraction had been moved to the cell nucleus; and very few genes remain in the organelle. Emphatically, all genes necessary for the division of this organelle have moved to the nucleus, hence the latter is in complete control of mitochondrial division. We can thus appreciate contingent irreversibility as a key mechanism for "locking-in" the result of a transition. It is not the case that a reversal would be *logically* impossible, it is just far too demanding on the side of the requisite heritable variation: the number of simultaneous, chance genetic changes enabling the reversal is so large (their joint probability is so small) that *for all practical purposes* we can assume that they will not happen.

### Comparative 'transitionology'

It is a striking feature that some transitions involved related, whereas others involved unrelated individuals (Table 2). This gives the important distinction between 'fraternal' and 'egalitarian' types of transition. Kin selection does not work for the latter, but local interactions are crucial.



**Figure 3:** Kinds of synergy. (a) quantitative and (b) qualitative synergy. In the latter case combination of functions causes a very steep rise in performance, hence fitness.

### The origins of animal societies

Animal societies with a complex division of labour between the members have evolved by different routes. Apart from the division of labour, and the economic advantages that follow, the various kinds of society have one other thing in common. The existence of non-reproductive castes, the so-called workers, in the social insects, and in some other social animals, poses a formidable problem to the theory of evolution, as Darwin already recognized. Why should worker bees give up reproduction? In what sense does this increase their fitness?

### Relatedness

Haldane once said that he was willing to lay down his life to save two brothers, or ten cousins. His reason was that these relatives shared, on average,  $1/2$  and  $1/8$  of the genes

**Table 2:** Egalitarian and fraternal major transitions

|                                 | <b>Egalitarian</b>  | <b>Fraternal</b>   |
|---------------------------------|---|--|
| Examples                        | different molecules in compartments<br>chromosomes<br>nucleus and organelles<br>sex | same molecules in compartments<br>organelles in the same cell<br>cells in individuals<br>individuals in colonies |
| Units                           | unlike, nonfungible   | like, fungible   |
| Reproductive division of labour | no  | yes  |
| Control of conflicts            | fairness in reproduction, mutual dependence   | kinship  |
| Initial advantage               | combination of functions  | economies of scale   |
| Means of increase in complexity | symbiosis   | epigenesis   |
| Greatest hurdle                 | control of conflicts  | initial advantage  |

Reproduced from Queller DC (1997) Cooperators since life began. *Quarterly Review of Biology* **72**: 184–188.

possessed by him. Why should the proportion of shared genes matter? To answer, we have to take a “*gene’s eye view*”. A gene that caused Haldane to die, but ten of his cousins survive, would cause more genes identical to itself to survive than would a gene that let Haldane live and the cousins die (in fact, 10/8 copies of the gene, on average, would survive, compared to only one). In the same way, genes present in worker bees causing their bearers to give up reproduction for the rearing of their sisters can spread, provided that the advantage of cooperative breeding over individual reproduction is great enough. This consideration is expressed elegantly in Hamilton’s inequality.

### Eusociality

The degree of sociality in different species can be placed on a gradient. Most biologists are interested in what is called eusociality – “real sociality”. By definition, eusocial animals must satisfy three criteria:

- reproductive division of labour: that is, only some individuals reproduce;

- an overlap of generations within the colony;
- cooperative care of the young produced by the breeding individuals.

Eusociality is well known in ants, bees, wasps and termites. It is less well known that a similar degree of eusociality can be observed in naked mole rats, spotted hyenas, African wild dogs, and in some social spiders.

### Superorganisms

Colonies of social animals can, with some justification, be regarded as “superorganisms”, in the sense that they have adaptations (traits increasing fitness) at the colony level. For example, the mound built by termites has a system of air channels that function as an air-conditioning system. On this analogy, the queen and the reproductive males are analogous to the germ line of multicellular organisms, and the non-reproductive individuals would be the soma of the superorganism.



Eörs Szathmáry je madžarski teoretični evolucijski biolog na „Collegium Budapest” (Inštitut za napredne študije in oddelek za rastlinsko sistematiko in ekologijo) Univerze „Eötvös Loránd” v Budimpešti. Z Johnom Maynardom Smithom je soavtor knjige „The Major Transitions in Evolution”. Njegovo področje je teoretična evolucijska biologija s specializacijo na „velike prehode” v evoluciji, kot so na primer izvor življenja, pojav celic, izvor živalskih združb in pojav človeškega govora. Professor Szathmáry je leta 1996 prejel nagrado „New Europe” skupine inštitutov za napredne študije. Nagrado je uporabil za ustanovitev fundacije NEST (New Europe School for Theoretical Biology), katere naloga je pomoč mladim madžarskim teoretičnim biologom. Je član ustanove Academia Europaea in Madžarske akademije znanosti.

*Eörs Szathmáry is a Hungarian theoretical evolutionary biologist at Collegium Budapest (Institute for Advanced Study and at the Department of Plant Taxonomy and Ecology of Eötvös Loránd University, Budapest). He is the co-author with John Maynard Smith of The Major Transitions in Evolution. His main interest is theoretical evolutionary biology and focuses on the common principles of the major steps in evolution, such as the origin of life, the emergence of cells, the origin of animal societies, and the appearance of human language. Professor Szathmáry was awarded the New Europe Prize in 1996 by a group of institutes for advanced study. He used the prize to establish the NEST (New Europe School for Theoretical Biology) foundation, whose task is to help young Hungarian theoretical biologists. He is a member of Academia Europaea and the Hungarian Academy of Sciences.*

## Sodobni pogled na drevo življenja: mikrobiologova zgodba *Contemporary view of a tree of life: The microbiologist's tale*

Gorazd Avguštin

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za zootehniko (*University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Zootechnical Department*), Katedra za mikrobiologijo in mikrobnno biotehnologijo, Groblje 3, SI-1230 Domžale, Slovenija; gorazd.avgustin@bfro.uni-lj.si

**Izvleček:** Mikroorganizmi so si kot taksonomska skupina dokaj pozno utrli pot do lastne veje na skupnem drevesu življenja. Dolgo so na tem drevesu prevladovali predstavniki velikih organizmov, torej živali in rastlin. Danes pa moderne metode omogočajo hitro in zanesljivo pridobivanje informacij o mikroorganizmih, ki bivajo na najrazličnejših koncih našega planeta, ne da bi jih morali zato osamiti in gojiti v laboratorijskih razmerah, celo videti nam jih ni več potrebno. Z metagenomskim sekvenciranjem izbranih delov mikrobnih genomov, največkrat so to geni za ribosomske molekule, so raziskovalci v zadnjem desetletju pokazali, da na našem planetu biva neprimerno večje število bakterijskih in arhejskih vrst kot pa vrst evkariontskih večceličarjev in da velja podobno tudi za najvišje taksonomske kategorije, torej debela ali kraljestva. Univerzalno drevo življenja je torej precej drugačno, kot smo si ga slikali doslej, in v njem popolnoma prevladujejo mikroskopski, v največjem delu še (razen taksonomske informacije) popolnoma neznani organizmi. Velika bitja predstavljamo na tem drevesu le nekaj drobnih, skoraj zanemarljivih vej.

**Abstract:** Microorganisms have managed to push their way onto the universal tree of life fairly late. For a long time the representatives of large organisms, i.e. animals and plants were dominating the trees of life. However, modern methods have made possible a fast and reliable retrieval of information concerning microorganisms, inhabiting various parts of our planet, without the need for isolation and cultivation of these organisms in *in vitro* conditions. Moreover, we don't even need to observe them anymore. Using the metagenomic sequencing of chosen parts of the microbial genomes, these are mostly the ribosomal genes, the researchers showed us within the last decade, that substantially more bacterial and archaeal species live on our planet as eucaryotic metazoans and similar is true at the highest taxonomic levels, i.e. phyla and kingdoms. Universal tree of life appears thus quite different from the trees that we have been seeing till now and is apparently completely dominated by microscopical, in the largest part completely unknown, apart from the pure taxonomical information, organisms. Large organisms represent only few and minor branches on such a tree.

### Kratek zgodovinski pregled razvoja taksonomije, sistematike in drevesa življenja

Univerzalno drevo življenja naj bi bilo neke vrste skupni imenovalac pogledov na nastanek in raznovrstnost (diverziteto) vseh bitij, ki naseljujejo Zemljo, s strani vseh vrst "biologov", tako zoologov, botanikov kot algologov, mikologov in ne navsezadnje tudi mikrobiologov. Kljub velikemu napredku sistematike in taksonomije v zadnjih letih, predvsem po zaslugi izjemnega razvoja in uporabe molekularno bioloških pristopov, je takšno univerzalno drevo življenja v nekaterih delih še vedno nedorečeno in zato do neke mere nesprejemljivo za predstavnike ene ali druge »veje« biologije. Razlogov je več in vsaj nekatere med njimi bom poskusil obravnavati v pričujočem prispevku. Po eni strani se bom osredotočil na razlike v pojmovanju višjih taksonomskih enot, tj. kraljestev in debel, po drugi pa celotnemu naboru vrst, predvsem v odnosu bakterije in

arheje proti večceličnim živim bitjem. Da bi lahko bralec sledil mojim razmišljanjem, nameravam najprej povzeti nekaj temeljnih izhodišč in zgodovinskih dejstev, ki so oblikovala sistematiko in taksonomijo kot vedi in skozi njiju tudi današnji pogled na drevo življenja.

Carl von Linné je prvo pomembnejše ime med znanstveniki, ki so se ukvarjali s klasifikacijo živih bitij na temelju načel moderne znanosti. V svojih zapisih je, zanimivo, omenjal tri kraljestva, poleg živali in rastlin še minerale. Kraljestva je delil na manjše taksonomske enote, od danes veljavnih osmih pomembnejših enot jih je Linné v svojih delih uporabljal štiri (razred, red, rod in vrsto), uporabljal pa je, verjetno zaradi svoje naklonjenosti botaniki tudi varieteto. Več kot 100 let po Linneju je John Hogg (1860) dodal četrto kraljestvo, protocista, t. i. kraljestvo primitivnih organizmov, nato pa je Ernst von Haeckel (1866) minerale izključil iz sistema in znova vzpostavil sistem s tremi kraljestvi. Nato je francoski biolog Edouard Chatton 1925



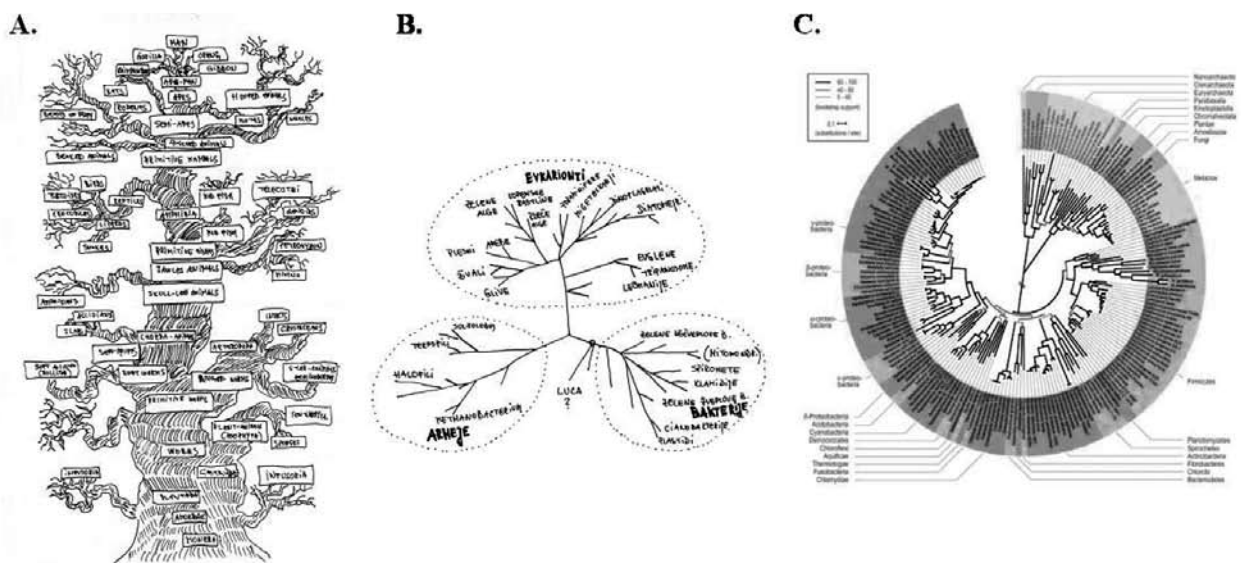
predlagal delitev vseh živih bitij na dva »imperija«, na evkarionte in prokarionte, predvsem na osnovi strukturnih in organizacijskih razlik v zgradbi celic. Vendar je bil njegov predlog širše sprejet šele v šestdesetih letih preteklega stoletja. Še pred tem je Herbert Copeland znova uvedel četrto kraljestvo, tokrat monera, ki je združevalo bakterije, dotlej vključene v kraljestvo rastlin. In sicer v dveh skupinah, tj. Schizophyta, ki so jih uvrščali med glive, in Cyanophyta, ki so jih (in jih marsikje še danes) obravnavali kot modrozeleno alge. Robert Whittaker je 1969 predlagal peto kraljestvo, glive, in tako ustvaril sistem, ki je še danes prisoten v mnogih učbenikih, predvsem v britanskih. Po zaslugi Carla Woesea, ki je v sedemdesetih letih opisal arhebakterije kot novo in samostojno vejo, je danes v ameriških učbenikih pogosto opisan sistem s šestimi kraljestvi (poleg prej omenjenih petih kraljestev vključuje še arheje kot šesto), čeprav je sam Woese predlagal popolnoma novo delitev živih bitij na tri domene, evkarionte, bakterije in arheje.

Tu so se poti biologov in mikrobiologov do neke mere razšle, saj prvi sicer še sprejemajo razdelitev živega sveta na tri domene, a nato znotraj domene evkarionti uvajajo kraljestva (živali, rastline, glive, praživali ...), slednji pa v domenah bakterij in arhej kraljestev ne opredeljujejo in preidejo takoj na taksonomski nivo debel (phylum). Nič posebnega, če ne izhajamo (tako kot mikrobiologi in tudi marsikateri zoolog in mikolog) predvsem iz molekularno bioloških podatkov, iz katerih pa sledi, da so t. i. evkariontska kraljestva enakovredne kategorije bakterijskim oz. arhejskim deblom (ki pa jih je doslej opisanih že več kot 50). Kar nas privede do prvega večjega nesoglasja med najpogo-

steje prikazanimi shemami oz. drevesi življenja. In sicer se število vej, ki ponazarjajo prvo »poddomensko« kategorijo (torej debla pri bakterijah in arhejah oz. kraljestva ali drugače imenovane enote (npr. superskupine pri evkariontih), močno poveča v korist bakterij in arhej, tako da iz približno enakomernega drevesa s tremi podobno razvejenimi glavnimi vejami nastane struktura, ki bolj spominja na shirano drevo z majhnim številom vej (evkarionti) in orjaškim dvodelnim koreninskim sistemom (bakterije in arheje), ki s številom korenin daleč prekašajo svoje nadzemlske dele (slika 1). To velja tako za razvejitev na nivoju poddomenskih kategorij (debla oz. kraljestva) kot tudi na nivoju vrst, kar predstavlja drugo nesoglasje in skupaj s prvim seveda v celoti spremeni pogled na univerzalno drevo življenja.

### Koncept vrste (*species*) in debla (*phylum*)v mikrobiologiji

Da bi lahko omenjeno nesorazmernost utemeljili, si moramo najprej podrobneje ogledati razlike v konceptih, ki opredeljujejo taksonomske enote. Konceptov, ki opredeljujejo osnovno taksonomsko enoto, torej vrsto, je v nasprotju z laičnim prepričanjem, ki praviloma pozna le enega, utemeljenega na reproduktivni sposobnosti potomcev pripadnikov iste vrste, veliko. Prej omenjeni je namreč uporabljen le za del živih bitij, za mnoge pa ne in med te sodijo praviloma vsi prokarionti. Mikrobiologi so zato v zadnjih letih sprejeli nov koncept vrste, t. i. filofenetski koncept vrste, ki kombinira evolucijsko teoretičen pristop z bolj praktičnim, temelječim predvsem na fenotipskih značilnostih in diskri-



**Slika 1:** Univerzalno drevo življenja v različnih zgodovinskih obdobjih. A: drevo življenja, kot ga je narisal von Haeckel leta 1866; B: drevo življenja, kot je narisano v večini modernih bioloških in mikrobioloških visokošolskih učbenikov; C: drevo življenja, kot ga prikazuje specializirano spletno orodje iTOL (<http://itol.embl.de/index.shtml>), ki vključuje tudi sekvence, pridobljene neposredno iz okoljskih vzorcev, torej brez osamitve in gojenja mikroorganizmov.

minativnih identifikacijskih lastnostih. Ta koncept temelji na filogenetski analizi molekularnih kronometrov, katere rezultate dopolnjuje z analizo fenotipskih značilnosti. Molekularni kronometri – ali tudi filogenetski »markerji« ipd. – so tisti deli genoma, ki vsebujejo neko evolucijsko taksonomsko informacijo, skupno pa jim je, da so ubikvitarni, evolucijsko ohranjeni deli genoma s pomembno funkcijo. Običajno sodijo v to skupino t. i. gospodinjski geni, med njimi najbolj pogosto preučevani ribosomski geni. Ključne meje, ki opredeljujejo vrsto v takšnem konceptu, so 97-% podobnost v sekvenci 16S ribosomskih molekul, 70-% homologija genomske DNA in 5-% razlika v vsebnosti gvani na in citozina v genomu, ki pa je t. i. izključujoč tip dejavnika. Doslej so s podrobnim pregledom vseh znanstvenih zapisov odkrili približno 7000 veljavno opisanih vrst, ki izpolnjujejo vse omenjene kriterije in so njihovi tipski sevi deponirani v javno dostopne mikrobiološke zbirke.

Ko gre za debela in kraljestva (v botaniki tudi divizije), je zadeva bolj zapletena in nedorečena. Vsaj v moderni mikrobiologiji za to taksonomsko enoto ni konkretnije definicije in omejitev, izhaja pa iz filogenetskega pristopa in upošteva izključno predniško-starševski koncept, utemeljen na osnovi analize sekvenc primernih delov preučevanih genomov. Prav na osnovi analize ribosomskih sekvenc, ki izpolnjujejo vse zahtevane pogoje za to, da bi jih lahko uporabljali kot informativne molekularne kronometre, je Carl Woese pred dobrimi 30 leti predlagal novo domeno Arheje in danes dojema večina mikrobiologov prav sekvence ribosomskih RNA-molekul kot najbolj primerne molekularne kronometre, ki imajo ob nekaterih slabostih (predvsem pogosto slabša resolucija na vrstnem in podvrstnem nivoju) največji razpon uporabnosti v smislu obsega taksonomskih nivojev.

Do nedavnega so kritiki rRNA-pristopa domnevali, da bodo omenjene pomanjkljivosti lahko presegle s hkratno analizo več gospodinjskih genov (t. i. MLST, kratko za ang. Multi-Locus Sequence Typing) ali pa, še bolje, kar s primerjalno analizo celotnih genomskih sekvenc preučevanih organizmov, kar je postalo zaradi izjemnega napredka modernih sekvencijskih tehnik in posledično tudi padca cene sekvenciranja dostopno in izvedljivo. V obeh primerih pa se je izkazalo, da tako pridobljene informacije ne omogočajo razlikovanja med organizmi na višjih taksonomskih nivojih; po eni strani zato, ker ne premorejo evolucijske ohranjenosti ribosomskih molekul (MLST), po drugi pa zaradi ogromne količine genomskega materiala, ki je bil pridobljen s horizontalnimi genskimi prenosi in zato ne vsebuje uporabne taksonomske informacije (primerjalna sekvencijska analiza celotnih genomov). Trenutno večina mikrobiologov konsenzualno pripisuje rRNA-molekulam vlogo t. i. zlatega standarda (posebna sekcija pod pokroviteljstvom Bergejevega Trusta na zadnjem kongresu evropske federacije mikrobioloških društev, FEMS 2009 v Göteborgu,

Švedska, z naslovom: *Defining Phyla Within Prokaryotes*) in jim kot takim tudi edinim pripisuje možnosti za opredelitev debel (vsaj med prokarioti) na osnovi analize njihovih sekvenc. Pri tem ne poskušamo podrobneje opredeliti mej, na podlagi katerih bi lahko organizme uvrščali v debela ali celo utemeljevali nastanek novih debel, pač pa to počnemo izključno na osnovi filogenetske uvrstitve oz. razvrstitve sekvenc. Če poskušamo vsaj približno oceniti stopnjo podobnosti tistega dela genomskih sekvenc, ki predstavljajo t. i. jedro genoma v taksonomskem smislu, torej vseh tistih delov genoma z lastnostmi molekularnih kronometrov, pa hitro postane jasno, da je stopnja fiksiiranih mutacij in posledično tudi razlik v sekvencah teh genomskih kosov pri prokariotskih debelih vsaj tako (če ne bolj) obsežna kot pri predstavnikih evkariontskih kraljestev.

## Molekularna biologija odpira vrata k neznanim mikrobnim vrstam

Glede na zgoraj zapisano je število vrst v domenah bakterij in arhej (ki jih je doslej opisanih približno 25-krat manj kot bakterijskih) bistveno manjše kot število doslej opisanih vrst v domeni evkariontov (tabela 1.) in na tem nivoju nikakor ne podpira v uvodu zapisanih trditev o bistveno večji pestrosti bakterij in arhej. Vendar pa so z direktnimi molekularnimi pristopi, ki temeljijo na t. i. polnem rRNA-ciklu, znanstveniki v preteklem desetletju uspeli iz okolja pridobiti še ogromno količino rRNA-sekvenc doslej neznanih mikroorganizmov, na podlagi katerih lahko tudi ocenimo mikrobnost v preučevanih ekosistemih (ali celotnem planetu). Nekateri od organizmov, ki jih sicer še nihče ni izoliral in gojil v *in vitro* razmerah, so mikrobiologi celo opisali kot t. i. kandidatne vrste (doslej nekaj več kot 100), predvsem takrat, ko so ob sekvencah uspeli predložiti še nekatere druge podatke, najpogosteje morfološke opise in ekološke podatke. Velikansko večino pa predstavljajo sekvence še negojenih mikroorganizmov, ki pa jih taksonomsko lahko opredelimo.

Veliko število t. i. kandidatnih bakterijskih in arhejskih debel in vrst je torej verjetno res dejanski odsev mikrobne pestrosti, ki na obravnavanih nivojih daleč prekaša evkariontsko pestrost. In jo bo z vedno bolj popularno uporabo modernih molekularno bioloških pristopov k neposrednemu odkrivanju mikrobnih sekvenc v okolju, brez ključnega omejevalnega koraka izolacije in gojenja le-teh, vedno bolj prekašala. Tako kažejo npr. najnovejše raziskave obsežnih ekosistemov, ki so bili doslej le težko dostopni ali celo nedostopni, npr. sedimentnih okolij globoko pod gladino morja. V teh so odkrili dokaze o živih mikrobnih celicah ne glede na globino teh sedimentov (pod gladino morja) in tudi v vseh globinah samih sedimentov, vse do same zemeljske oz. oceanske skorje ali temperaturne meje (ca. 100 °C), ki je očitno najpomembnejši okoljski dejavnik, ki

**Tabela 1:** Število znanih in opisanih vrst živih bitij in ocenjeno število vseh vrst živih bitij na našem planetu (povzeto po: Savage (1995) *BioScience*, 45(10): 673–679)

| Takson                   | Št. znanih vrst | Ocenjeno št. vseh vrst |
|--------------------------|-----------------|------------------------|
| Virusi                   | 5000            | morda 500.000          |
| Bakterije                | 3100            | 300.000–2,5 milijona   |
| Cianobakterije           | 1700            | 6000                   |
| Alge                     | 40.000          | 200.000–10 milijonov   |
| Glive                    | 70.000          | 1,0–1,5 milijona       |
| Praživali                | 40.000          | 100.000–200.000        |
| Lišaji                   | 17.000          | 34.000–56.000          |
| Mahovi                   | 17.000          | 35.000                 |
| Rastline                 | 250.000         | 300.000–500.000        |
| Živali (izbrane skupine) |                 |                        |
| Nematodi                 | 15.000          | 500.000–1 milijon      |
| Kolobarniki              | 12.000          | 50.000                 |
| Mehkužci                 | 70.000          | 200.000                |
| Iglokožci                | 6200            | 10.000                 |
| Raki                     | 40.000          | 200.000                |
| Pršice in pajki          | 75.000          | 750.000–1 milijon      |
| Žuželke                  | 950.000         | 8–10 milijonov         |
| Ribe                     | 20.000          | 40.000                 |
| Dvoživke                 | 4500            | 6000                   |
| Plazilci                 | 6400            | 7500                   |
| Ptice                    | 9100            | 9500                   |
| Sesalci                  | 4000            | 4100                   |

vpliva na obstoj življenja v teh ekosistemih. Drug tak ekosistem, ki je v zadnjih letih v središču pozornosti mnogih mikrobiologov, je prebavni trakt živali in predvsem človeka. Z uporabo najnovejših tehnologij sekvenciranja in s t. i. metagenomskim pristopom so ugotovili, da npr. debelo črevo posameznika naseljuje približno 1000 mikrobnih vrst (skupno število celic je ocenjeno na  $10^{11}$ – $10^{12}$  celic na gram vsebine), od katerih je le 66 vrst ubikvitarnih v smislu, da naseljujejo debelo črevo večine ljudi. Raziskave so pokazale, da je pestrost v prebavnih traktih drugih živali nič manjša, morda tudi večja, kar ne velja le za sesalce, ampak tudi za nekatere že preučene živali iz drugih taksonomskih skupin (npr. za termite). Če privzamemo najbolj zadržano držo in izhajamo iz podatka o 1000 vrstah v prebavnem traktu človeka (čeprav je to ocena za posameznika in ne celo človeško vrsto) in vemo, da živijo v prebavnem traktu tudi človeku sorodnih vrst druge mikrobne vrste (!), potem lahko na hitro ocenimo, da živi samo v prebavnem traktu sesalcev več kot 4 milijone mikrobnih vrst.

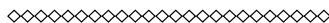
## Stanje danes in perspektiva

Tako kot z metagenomskim pristopom odkrivamo sekvence vedno novih mikrobnih vrst, se hitro povečuje tudi število poddomenskih taksonomskih kategorij, v mikrobiologiji jim pravimo debla. Teh je danes že bistveno več kot 50 in nič ne kaže, da bi lahko njihovo končno število v kratkem dosegli ali celo natančneje ocenili. Enostavno dejstvo pač je, da tako kot mikrobi presegajo vsa druga živa bitja na našem planetu po številu individualnih organizmov – celic, po mnenju nekaterih avtorjev pa tudi po skupni biomasi, tako je pestrost na različnih taksonomskih nivojih v domeni bakterij in arhej neprimerno večja kot v domeni evkariontov. Kar je popolnoma razumljivo, če seveda sprejemamo evolucijo kot glavno gibalno razvoja in speciacije in upoštevamo časovne dimenzije bivanja organizmov na našem planetu. In kaj sedaj? Verjetno iskanje in opisovanje predstavnikov čisto vseh mikrobnih vrst, ki bivajo na našem planetu, ni izvedljivo in najverjetneje tudi ne smiselno. Vendar nismo še niti približno tako daleč. Šele začeli

smo odkrivati neizmerno področje mikrobne pestrosti in prav je, da temu posvetimo dovolj naporov in vztrajnosti, ker nas lahko pridobljene izkušnje veliko naučijo. O osnovah biosfere našega planeta, o delovanju nas samih in o preživetju v daljših časovnih obdobjih in v času globalnih katastrof. Opirajo se nam tudi vrata do popolnoma uporabnih informacij (npr. za biotehnoške aplikacije) in ne nazadnje, tudi do malce bolj skromnega pogleda na našo vlogo na planetu, ki nas vse gosti.

## LITERATURA

- Amann R. I., Ludwig W., Schleifer K. H. (1995): Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation. *Microbiological Reviews* 59: 143–169.
- Jørgensen B. B., Boetius A. (2007): Feast and famine — microbial life in the deep-sea bed. *Nature Reviews Microbiology* 5: 770–781.
- Letunic I., Bork P. (2006): Interactive Tree Of Life (iTOL): an online tool for phylogenetic tree display and annotation. *Bioinformatics* 18: 127–128.
- Ley R. E., Hamady M., Lozupone C., Turnbaugh P. J., Ramey R. R., Bircher S., Schlegel M. L., Tucker T. A., Schrenzel M. D., Knight R., Gordon J. I. (2008): Evolution of Mammals and Their Gut Microbes. *Science* 320: 1647–1651.
- Rosselló-Mora R., Amann R. (2001): The species concept for prokaryotes. *FEMS Microbiological Reviews* 25(1): 39–67.
- Savage J. M. (1995): Systematics and the Biodiversity Crisis. *BioScience* 45(10): 673–679.
- Woese C. R. (1987): Bacterial evolution. *Microbiological Reviews* 51: 221–271.
- Yarza P., Richter M., Peplies J., Euzéby J., Amann R., Schleifer K. H., Ludwig W., Glöckner F. O., Rosselló-Móra R. (2008): The All-Species Living Tree project: a 16S rRNA-based phylogenetic tree of all sequenced type strains. *Syst Appl Microbiol.* 31(4): 241–50.
- Zoetendal E. G., Vaughan E. E., de Vos W. M. (2006): A microbial world within us. *Molecular microbiology* 59(6): 1639–1650



Gorazd Avguštin se je rodil leta 1961 v Ljubljani. Na Biotehniški fakulteti v Ljubljani je leta 1986 končal študij biologije in leta 1990 magistrski študij mikrobiologije. 1992 je po raziskovalnem delu na Rowett Research Institute v Aberdeenu na Škotskem na Univerzi v Ljubljani pridobil naziv doktorja znanosti. Od leta 1986 je zaposlen na Biotehniški fakulteti UL, najprej kot mladi raziskovalec, nato kot učitelj in danes kot predstojnik katedre in vodja programske skupine “Prehrana in ekologija prebavil”. Raziskovalno se je in se še vedno ukvarja predvsem z ekologijo, taksonomijo, evolucijo in genetiko striktno anaerobnih bakterij, v prvi vrsti iz prebavnega trakta živali in človeka.

*Gorazd Avguštin was born 1961 in Ljubljana. He graduated in Biology at the Biotechnical Faculty in Ljubljana in 1986 and received the master degree in Microbiology in 1990. After working on his PhD thesis at the Rowett Research Institute in Aberdeen, Scotland, he received his PhD degree at the University of Ljubljana in 1992. He is employed at the Biotechnical Faculty of the University in Ljubljana since, first as young researcher, than as a teacher and now as the head of the chair and of the programme group “Nutrition and ecology of the gut”. His research is focused primarily on ecology, taxonomy, evolution and genetics of strictly anaerobic bacteria from the animal and human gut.*

# Sistematski pogled na biodiverzitetu

## *A systematic perspective on biodiversity*

**Peter Trontelj**

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo (*University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology*), Večna pot 111, SI-1000 Ljubljana, Slovenija; peter.trontelj@bf.uni-lj.si

**Izvleček:** Prispevek obravnava biodiverzitetu kot zgodovinski pojav in produkt evolucije. Zavzema se za dosledno filogenetsko obravnavo pestrosti življenja na Zemlji. Opozarja, da marsikje še vedno prevladuje pojmovanje življenja v obliki premočrnega niza od primitivnih do bolj popolnih oblik, in da pravilnejša alternativa – evolucijska zgodovina kot razvejeno drevo – še ni dobila svojega mesta v biološkem izobraževanju. Podane so osnove filogenetske sistematike in argumenti v prid uporabi naravnih skupin pri pedagoški in znanstveni obravnavi biodiverzitetu.

**Abstract:** In this paper, biodiversity is considered as a historical phenomenon and the result of evolutionary processes. It is argued that as such the diversity of life on Earth should always be analyzed in a consistently phylogenetic perspective. Further, the problem of persistent ladder-thinking in several biodiversity-related fields including biological education, is discussed. In order to facilitate tree-thinking, fundamentals of phylogenetic systematics are laid out. Based on examples from well-known taxonomic groups, the advantages of monophyletic over artificial groupings in both educational and scientific aspects of biodiversity are discussed.

## Uvod

Pestrost živega sveta, znana tudi kot biodiverzitetu, biotska raznolikost, raznovrstnost in kar je še teh izrazov, izvira iz najbolj osnovnih prvin živlega: razmnoževanja, ob katerem razmnožujoč se organizem svojim potomcem predaja informacijo o samem sebi (dedovanje), in spreminjanju te informacije (mutacija). Posrečena angleška besedna zveza “descent with modification” jedrnatu zaobjema to razlago izvora življenja in njegove raznolikosti. Darwin jo je uporabljal raje kot danes bolj domač pojem evolucija, ki je obremenjen z vrednostnim dojemanjem. V slovenščini evolucijo pogosto enačimo z razvojem in tako utrjujemo vtis, da gre za usmerjen proces, napredovanje in stremljenje k določenemu cilju. Na zgrešenost takega pojmovanja evolucije se da gledati iz različnih zornih kotov. V tem prispevku se bomo na kratko soočili z razširjeno predstavo o usmerjenem, premočrtnem razvoju, ki je velika ovira pri razumevanju biodiverzitetu. Evolucijo, ki torej poraja biodiverzitetu, bomo obravnavali mnogo bolj lahkotno: kot spreminjanje lastnosti živih bitij ob nasledstvu generacij.

Pogosto definicije živlega na prva mesta postavljajo regulacijo in homeostazo v odnosu do okolice, pa metabolizem, organiziranost, rast in razvoj, odzivanje na dražljaje in še kaj. To so verjetno res bolj opazne in lažje zaznavne značilnosti živih bitij, vendar so na nek način drugotne. Znanost se jim je vselej predano posvečala, sodobna biologija pa dosega neslutene uspehe pri odkrivanju kompleksnih molekularnih povezav in matematičnem modeliranju bioloških

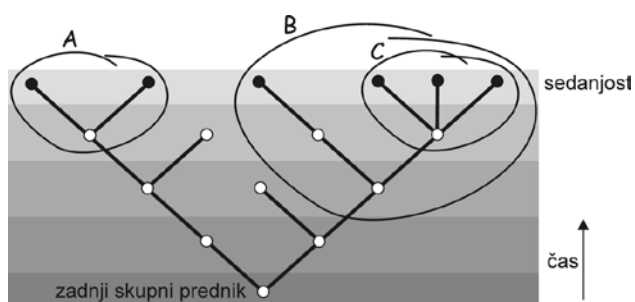
dogajanj. A vendar, brez upoštevanja evolucijskega ozadja je biologija zbirka dejstev, opis velikega niza struktur, funkcij in procesov. Šele v luči evolucije postanejo te informacije zares smiselne in med seboj povezane. V tej luči ne bomo obravnavali le bolj ali manj uspešnih adaptacij posameznih organizmov ali skupin organizmov, temveč tudi celoto vseh kdajkoli živčih organizmov, ali kar življenje samo. Osnovna razlaga bioloških dejstev je namreč zgodovinska. V biologiji skoraj ni vprašanja, začetega z “zakaj”, na katerega se ne bi dalo pravilno odgovoriti s “ker je do tega prišlo v evoluciji”. Seveda se bo le malokdo zadovoljil s takim odgovorom, ker bo iskal podrobnejšo razlago dogajanja in vzročnosti. A če se želimo izogniti teleološkosti, bi morala vsaka podrobnejša razlaga upoštevati evolucijsko zgodovino (filogenijo) ter evolucijske zakonitosti in procese. V tem prispevku se bomo ukvarjali s prvim vidikom. Spoznali bomo osnovne koncepte, filogenetsko teorijo in ogromno uporabno vrednost poznavanja filogenije za izgradnjo biološkega sistema.

## Sistematika

Z napredkom filogenetike se je precej spremenila vsebina temeljne biološke discipline imenovane sistematika ali sistematska biologija. Medtem ko je njena osnovna naloga – urediti znanje o pestrosti živlega sveta – ostala nespremenjena, je sodobni način sistematskega dela in razmišljanja drugačen od tistega izpred nekaj desetletij. Drugačen je tudi od še vedno prevladujočega pojmovanja v slovenskem

šolstvu. Tu se je ohranil faktografsko-statični pogled, ki sistematiko pojmuje kot hierarhično klasifikacijo v predpisane range na podlagi skupnih značilnosti in podobnosti. Tako stereotipno pojmovanje je anahronizem v sodobnem učnem procesu. Napaka pa je bila storjena pri njegovem odpravljanju s krčenjem zastarele vsebine namesto s kvalitativno prenovo.

Sodobna sistematika ni veda o razvrščanju, temveč veda o biodiverziteti (Simpson in Cracraft, 1995), ki razlaga pestrost živega sveta in ureja naše védenje o njej. Ker je življenje na zemlji zgodovinski pojav, je sistematika nujno zgodovinska. Njena osnova je evlucijska zgodovina (filogenija). Sistematika temelji na spoznanju, da je razmnoževanje nit, ki na edinstven način med seboj povezuje vsa kdajkoli na Zemlji živeča bitja. To spoznanje ni novo. Darwin je vizionarsko zapisal, da bo prišel čas, ki ga sam ne bo dočakal, ko bomo poznali rodoslovje vseh kraljestev narave; Ernst Haeckel pa je skoval ime filogenija. Toda miniti je moralo še skoraj celo stoletje, preden je biologom uspelo formulirati povsem jasno in nedvoumno povezavo med sorodnostjo, temelječo na filogeniji, in naravnim sistemom. Sredi 20. stoletja je nemški entomolog Willi Hennig postavil temelje filogenetske sistematike, ki je danes precej splošno sprejeta kot edina možna pot do naravnega sistema. Bistvo naravnega sistema je, da skupine v njem obstajajo kot naravne enote, nastale z evolucijo. Tak sistem odseva resničnost narave, medtem ko jo kakršen koli umeten sistem prikroji. Za sistematiko so pomembni naravni procesi in njihovi rezultati, ne pa nek izmišljen, dogovorjen in s tem subjektiven način razvrščanja. Sistematika se torej ukvarja z odkrivanjem naravnih skupin, medtem ko je klasifikacija le eden izmed mnogih uporabnih produktov sistematike. Več o pasteh klasifikacij po raznih kriterijih obravnava prispevek v lanskem zborniku srečanja Biološka znanost in družba (Justin, 2008).



**Slika 1:** Poenostavljen prikaz evolucijske zgodovine ali filogenije petih vrst. Razmnoževanje povezuje vsa živa bitja v hierarhičen, razvejen zgodovinski vzorec. Razvejitve so večinoma dihrotomne, redkeje politomne (hkratne cepitve na tri ali več potomcev), kot pri skupini C. Črne krogece si predstavljamo kot živeče vrste (ali druge taksoni), bele kot njihove izumrle prednike in izumrle vrste brez potomcev v geološki preteklosti. Monofiletske skupine, ki jih tvorijo skupni prednik in vsi njegovi potomci, so naravne enote v tej hierarhiji. Med sabo se lahko izključujejo (A in B, A in C) ali pa so vgnedene ena v drugi (C v B).

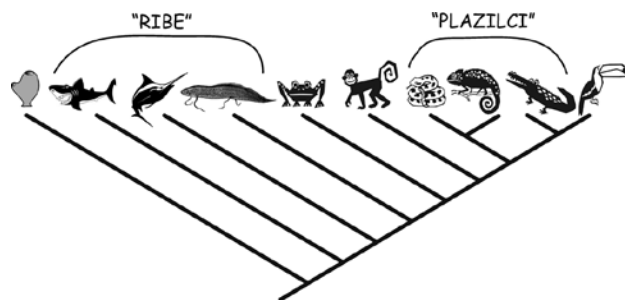
Zgodovinsko dejstvo razmnoževanja poraja preprost vzorec: prednik ima potomce, ti so predniki novim potomcem, ti so predniki novim potomcem ... Če sta potomca najmanj dva, postane vzorec hierarhično razvejen (slika 1). To hierarhijo se da ponazoriti z grafom, ki mu pravimo dendrogram ali drevo. Kot vse kaže, je večina vrst nastala na tak način – iz predniške vrste, ki se je cepila na dve hčerinski, redkeje več. Zaenkrat tudi vse kaže, da ima življenje na Zemlji enovit izvor, da je torej nastalo iz enotne skupine predniških praorganizmov. Osrednja naloga biološke sistematike je v osnovi na moč enostavna: poiskati ta vzorec skupnih prednikov in potomcev, ki povezuje vse kdajkoli živeče vrste. V praksi pa je naloga neizvedljiva. Število potencialnih dreves, ki jih je treba preveriti, da bi našli pravega, je preveliko. Že samo sesalci z nekaj več kot 5000 živečimi vrstami nas postavljajo v brezupen položaj, v katerem vsi računalniki sveta ne bi zadoščali, da bi izmed vseh možnih dreves izbrali pravega. Kljub temu imamo danes razmeroma dobro predstavo o sorodstvenih odnosih med sesalci. To nam omogočajo številni sodobni filogenetski pristopi, zmogljivi računalniki, matematični evlucijski modeli in velik porast biološke informacije, predvsem v obliki genetskih in genomskih podatkov.

## Evolucija biodiverzitet je razvejanje, ne vzpenjanje po lestvi

Od Aristotela dalje so številni filozofi, znanstveniki in drugi misleci obravnavali življenje kot linearno zaporedje oblik, ki si sledijo po svoji razvitosti in popolnosti. Ta vzpon po lestvi bivanja se navadno začneja pri neživi naravi, gre prek rastlin in živali do človeka, neredko pa še naprej, do božanskega. Osrednji pomen je *scala naturae*, lestev narave, dobila v srednjeveški krščanski tradiciji. Zahodna misel je postala tako prežeta s to podobo, da se je – morda podzavestno – vtihotapila v moderno, neodarviniistično biologijo, kjer je ostala do današnjega dne. Biološko poučevanje je prepredeno z idejo linearnega evlucijskega “napredovanja”. Knjige, učbeniki in celo učni program nosijo sugestivni naslov “od molekule do človeka”. Od srednjeveške lestve se tak pogled razlikuje le po svoji globlji razčlenjenosti. Živalski sistem, ki je še danes domač večini učiteljic in učiteljev biologije, svetovni unikum Jovana Hadžija, je eksplicitno linearen, in živali deli na debla, ki naj bi po lestvi prehajala eno v drugega: praživali (iz njih ločeno spužve)–nečlenarji–mногоčlenarji–maločlenarji–strunarji. Spet gre le za variacijo na temo *scala naturae*. Ta sistem je trdovratno vztrajal med slovenskimi biologi še dolgo potem, ko je bilo jasno, da je napačen. Linearno, razvojno pojmovanje evlucije ni slovenska posebnost. Tudi tuji biološki učbeniki, poljudna literatura in dokumentarne oddaje so nagnjeni k prikazovanju premočrtno usmerjene evlucije k najuspešnejši, zmagoviti obliki.

Šele v zadnjem času postaja jasno, kako težko je spremeniti zakoreninjene miselne vzorce in spremembe prenesti v izobraževalne programe (Baum in Offner, 2008; Catley in Novick, 2008; Mead, 2009). Kronski primer je vsakomur znana slika človeške "evolucije", na kateri si z leve proti desni sledijo opica, nekaj grbastih in kosmatih avstralopitekov ter drugih človeških "prednikov", grdo namrščen neandertalec, morda še kromanjonec s kopjem, čakajoči v vrsti, da bi se iz njih lahko razvil najbolj popoln izdelek evolucije in njen končni cilj – človek. Še za časa mojega šolanja in celo študija okrog 1990 k tej podobi ni bilo resnejših pripomb. Podobno popularna in nič manj napačna ni šolska podoba o premočrtni evoluciji konj, ki velja za klasičen primer evolucionističnih trendov. Z malo manipulacije se je dalo fosilne najdbe iz različnih obdobjev kenozoika interpretirati kot stopnje v evoluciji, začenši z majhnim prakonjičkom. Navidezni trendi – večanje telesa, zmanjševanje števila prstov, daljšanje obraznega dela lobanje, večanje ličnih zob – kot da bi stremeli h končnemu cilju evolucije, konju, kot ga poznamo danes. V resnici je ta prikaz nepopoln, ker zataji veliko število rodov in vrst najrazličnejših oblik, ki so živele še pred nekaj milijoni let. Kar je videti kot usmerjen evolucionistični trend, je napaka v sklepanju zaradi neupoštevanja evolucionistične zgodovine. Med prvimi in najglasnejšimi kritiki evolucionističnih "lestev" in trendov je bil Stephen J. Gould. Od njegovih številnih prispevkov s tega področja je esej "Grmi in lestve v človeški evoluciji" preveden v slovenščino (Gould, 1991).

Alternativa premočrtnemu pojmovanju evolucije je filogenetsko razmišljanje, podprto z drevesasto razvejeno shemo. Biodiverzitate – od osnovnih gradbenih načrtov, zaobjetih v deblih, do bolj in bolj razvejene krošnje nižjih taksonomskih skupin – z linearno, lestvičasto evolucijo niti ne moremo razložiti. Na to kaže že dejstvo, da skupine, kot so na primer dvoživke, plazilci in ptice, danes sobivajo. Kako naj bi torej dvoživke bile plazilski predniki in plazilci predniki ptic? Pogled na evolucionistično drevo (slika 2) nam pomaga najti odgovor. Nobena od dvoživk, kakor jih poznamo (žabe, pupki, močeradi), ni prednik plazilcev (kot so kuščarji in kače). Skupini imata skupnega prednika, in odkar sta njuni evolucionistični poti ločeni, je za obe preteklo enako časa. Obe sta imeli na voljo isto izhodiščno genetsko zasnovo in isti planet, na katerem sta se prilagajali, diverzificirali, umirali in – preživeli. Nobena ni prednik druge, zato tudi ne more biti ena bolj primitivna in druga njena naprednejša nadgradnja. Enako velja za vse živeče vrste in hierarhično višje skupine, vključno s človekom, ki je le sestrská vrsta šimpanzu, ne pa naprednejša razvojna stopnja. Slogan "od molekule do človeka" bi moral zamenjati z ustrežnejšim: "od molekule do milijonov najrazličnejših vrst, med njimi tudi človeka".



**Slika 2:** Sorodstveni odnosi glavnih vretenčarskih skupin. Ribe in plazilci, kot jih večinoma pojmujeemo, sta parafiletski skupini, ker ne vključujeta vseh potomcev svojega skupnega prednika. Posamezne skupine rib (hrustančnice, sodobne kostnice, pljučarice) so vsaka zase monofiletske. Bodimo pozorni na položaj sesalcev (opice) nekje sredi drevesa. Vrstni red taksonov z leve proti desni je nepomemben in ne pove ničesar o evolucionistiškem "napredku", veje v drevesu so poljubno vrtljive. Sestrská skupina vretenčarjev so plaščarji, ki jih na sliki predstavlja solitarni kozolnjak.

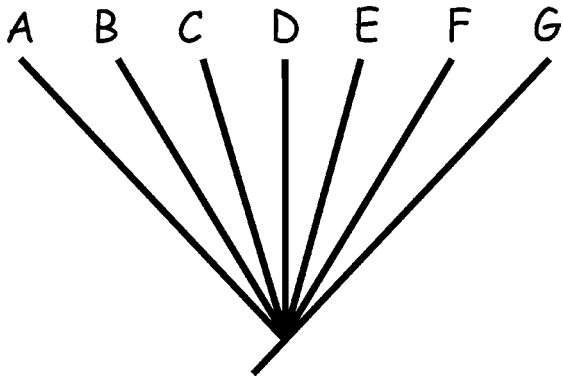
## Filogenetska drevesa

### Predpostavke

Naša temeljna predpostavka pri delu s filogenetskimi drevesi je, da so sorodstveni odnosi obravnavanih taksonomskih skupin hierarhični. V takem drevesu se veje samo cepijo, nikoli ponovno ne zraščajo. V primeru ponovnih združevanj govorimo o mrežnih odnosih, do kakršnih prihaja na primer pri križanju dveh vrst. Taki dogodki so v evoluciji veliko redkejši od nastajanja novih vrst s cepitvijo predniške vrste. Po drugi strani pa so odnosi skoraj vedno mrežni, kadar gre za populacije znotraj vrst ali celo za posamezne osebké. Spolno razmnoževanje je samo po sebi mrežen proces, pri katerem imajo potomci dva prednika. Zato se filogenetska drevesa navadno uporabljajo za prikaz odnosov med vrstami ali hierarhično višjimi skupinami. Tukaj bomo zaradi enostavnosti govorili o vrstah.

Druga predpostavka je, da so cepitve predniške vrste praviloma dihotomne. Tudi ta predpostavka je dobro utemeljena, saj je sočasen nastanek mnogih vrst malo verjeten dogodek. Če bi večje število hčerinskih vrst nastalo naenkrat, bi dobili politomno cepitev, odnosi med njimi bi bili nerazrešeni in drevo brez informacijske vrednosti (slika 3).

Tretja predpostavka je, da se določene lastnosti vrst, formalno jim bomo rekli taksonomski znaki (več v poglavju o homologiji), s časom spreminjajo. Le tako se lahko porajajo razlike, na podlagi katerih vrste in višje taksonomske skupine ločimo drugo od druge. Ti taksonomski znaki so katera koli dedna lastnost, od mutacije enega samega nukleotida prek genomskih mutacij, na primer podvojitve genov, do morfoloških, vedenjskih fizioloških in drugih fenotipskih značilnosti.



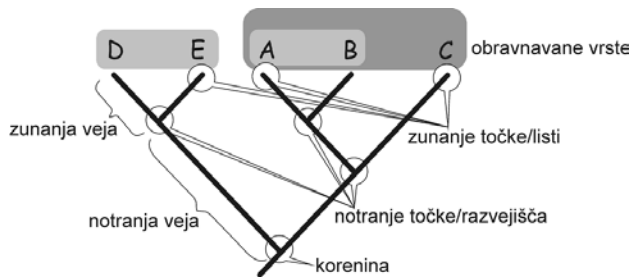
**Slika 3:** Politomen odnos med vrstami lahko pomeni dvoje. Prvič – možno, a malo verjetno je, da je večje število vrst resnično naenkrat nastalo iz skupnega prednika in torej med njimi ni sorodstvene hierarhije. Drugič – bolj pogosto se tak prikaz v filogenetskih drevesih uporablja, kadar so odnosi med vrstami nerazrešeni. Takrat s politomijo nakažemo, da je možnih več med sabo nezdružitljivih sestrskih odnosov, vendar ne vemo, kateri so pravi. Drevo na sliki ne nosi nobene filogenetske informacije. Niti o tem, da vrste A, B, C, D, E, F in G tvorijo monofiletsko skupino, saj za tako trditev manjka referenčna sestrška skupina. Zaporedje, v katerem so nanizane vrste, ne pove ničesar o njihovi medsebojni sorodnosti in je lahko poljubno.

### Poimenovanje

Filogenetsko drevo lahko opišemo podobno kot pravo drevo (slika 4). Korenina drevesa predstavlja zadnjega skupnega prednika vseh obravnavanih vrst. Čeprav obstajajo tudi drevesa brez korenine, ki niso orientirana v času, se bomo tukaj ukvarjali le s koreninjenimi drevesi. Vsaka nadaljnja točka v drevesu, na kateri pride do razvejitve, predstavlja hipotetičnega skupnega prednika hierarhično nižjim skupinam. Končne, zunanje točke drevesa, pravimo jim tudi listi, so vrste, katerih odnose analiziramo. Ponavadi gre za živeče vrste, z enako upravičenostjo pa lahko ugotavljamo tudi odnose med izumrlimi vrstami, ki jih poznamo le kot fosile. V molekularni filogenetiki nas neredko zanimajo odnosi med samimi molekulami. Veje lahko interpretiramo na različne načine. Lahko so le opora očesu, da lažje vidimo odnose med vrstami, lahko ponazarjajo obstoj neke vrste v času med dvema razvejitvama, lahko pa s svojo dolžino odsevajo število sprememb, ki so se zgodile v evoluciji med posameznimi točkami drevesa.

Filogenetsko drevo prikazuje več kot le odnose med vrstami. Bodimo pozorni na vzorec odnosov (slika 4). Po dve vrsti si delita skupnega prednika. Imenujemo ju sestrski. Nekatere vrste nimajo neposredne sestrške vrste, pač pa si delijo skupnega prednika s sestrskim parom. Spet gre za sestrski odnos, tokrat na višji hierarhični ravni: vrsta C je sestrška sestrskemu paru (A, B). Skupaj tvorijo sestrski par ((A, B), C); ta je sestrška sestrskemu paru (D, E), s katerim se povezuje v nov sestrski odnos (((A, B), C), (D, E)). V obliki takšnih vgnezenih, hierarhično razporejenih sestrskih odnosov lahko opišemo zelo veliko drevo, vse tja

do celotne žive narave. Če poznamo pravo hierarhijo sestrskih odnosov neke skupine vrst, poznamo najpomembnejši del njihove evolucijske zgodovine. Hierarhija sestrskih odnosov, najsi bo prikazana z drevesom ali z oklepaji, je v bistvu že filogenetski sistem. Če smo znanstveno previdni oziroma dvomljivi, bomo vselej govorili le o filogenetskih hipotezah. Gre pač za najbolj verjetno razlago znanih podatkov z metodami, ki so na voljo. Novi podatki ali novi analitski pristopi lahko pokažejo, da je hipoteza napačna.



**Slika 4:** Deli filogenetskega drevesa. Vsako filogenetsko drevo prikazuje sistem hierarhičnih sestrskih odnosov. V sestrskem odnosu sta lahko dve vrsti, skupina dveh sestrskih vrst s tretjo vrsto, ali pa višji skupini s po več vrstami.

Na takem “golem” sistemu ali ogrodju lahko gradimo tako rekoč vso ostalo biologijo, začenši z bolj klasično sistematiko in taksonomijo. Naloge slednje so klasifikacija, ki vključuje identifikacijo taksonomskih skupin in ugotavljanje njihovih diagnostičnih značilnosti, poimenovanje, rangiranje in druge. Ena od praktičnih prednosti filogenetske sistematike je, da filogenetska hipoteza sama po sebi že vsebuje taksonomske skupine. Te skupine niso nič drugega kot zgoraj omenjeni sestrski pari. To so naravne enote, nastale v evoluciji ob cepitvi predniške vrste na sestrski naslednici. Vsaka taka naravna enota vsebuje skupnega prednika in vse njegove potomce. Rečemo ji monofiletska skupina. Seveda bi lahko vrste A, B, C, D in E na sliki 4 združevali v skupine še drugače, a te skupine bi bile umetne. Če bi zaradi česar koli iz skupine ((A, B), C) izvzeli vrsto B, bi dobili nenaravno skupino, ker bi po svoje spremenili v evoluciji nastalo skupino potomcev skupnega prednika. Umetno tvorbo bi dobili tudi, če bi v skupino združili vrsti A in E, ker pač ne gre za sestrski par, ki bi si delil zadnjega skupnega prednika.

Postavljanje taksonomskih kategorij je v luči naravne hierarhije odveč. Filogenetska sistematika ne zanika koristnosti združevanja vrst v rodove, rodov v družine in tako naprej, čeprav je to kvečjemu posledica odkrivanja naravnih odnosov, ne namen. Pri tem je dobra novica za učitelje in učence, da sta sistematika in taksonomija možni tudi brez memoriranja taksonomskih kategorij. V duhu sodobnega, filogenetskega pogleda na biodiverziteti bi morali sprostiti togo in zastrašujoče podajanje sistematskega znanja v kategoriziranih predalčkih. Za učence stresno vprašanje, ali so



brezglavci deblo, poddeblo ali razred, je brez vsebinskega pomena za razumevanje pestrosti živalskega sveta.

## Homologija in taksonomski znaki

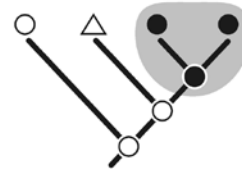
V biologiji navadno govorimo o homologiji kot o podobnosti ali istovetnosti zaradi skupnega evlucijskega izvora. Podobnost ni vedno homologna. Lahko je tudi posledica prilagoditev na podoben način življenja ali podobne okoljske razmere (gost "kožuh" ščiti pred izgubo toplote čmrlja in polarno lisico, a dlake so v obeh primerih nastale neodvisno, po čisto drugi poti), lahko pa je tudi naključna, kar se pogosto dogaja pri molekularnih znakih. Podobnost se lahko nanaša na zunanjo podobo ali zgradbo, pa tudi na genetski zapis, biokemijsko sestavo, fiziološke procese, razvojne procese in vedenje. Če te lastnosti ustrezno opišemo in poznamo njihovo variabilnost, lahko govorimo o taksonomskih znakih. Če je taksonomski znak na primer obarvanost določenega dela telesa, bi stanja tega znaka lahko bila rdeča, oranžna, zelena ... Molekularni znaki so še bolj enostavni – posamezno mesto v genu, njegova stanja pa predstavljajo štirje nukleotidi A, C, G in T. Znaki lahko opisujejo navzočnost nečesa, recimo hrbtno struno. Taki znaki imajo le dve stanji, 0 pri vrstah brez te stvari in 1 pri vrstah, ki jo imajo. Tem znakom rečemo binarni ali dvojiški. Stanja znakov morajo biti posledica dednih evlucijskih sprememb (mutacij v klični liniji).

Filogenetske hipoteze ne moremo postaviti brez ustreznih informacij. Računske filogenetske metode izkoriščajo tri tipe informacij: 1) evlucijske razdalje med vrstami (merjene recimo v številu mutacij); 2) verjetnostno ovrednotene evlucijske scenarije za spreminjanje stanj posameznih znakov; 3) homologna stanja znakov, ki so lastna samo potomcem skupnega prednika – sinapomorfije. Na tem zadnjem tipu filogenetske informacije temeljita Hennigova teorija in metoda filogenetske sistematike. Medtem ko metode temelječe na prvih dveh tipih informacij vodijo neposredno do filogenetske hipoteze oz. drevesa za vse obravnavane vrste, se Hennigova metoda eksplicitno posveča dokazom za posamezen sestrski odnos. V tem pregledu se bomo posvetili le odkrivanju monofiletskih skupin na podlagi sinapomorfij, ker druga dva pristopa zahtevata nekaj več matematike.

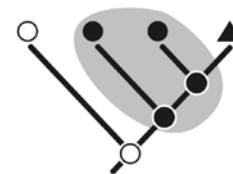
Osnovno vprašanje sistematike je, kako prepoznati skupine bolj sorodnih vrst in jih obenem ločiti od manj sorodnih vrst. Dolgo časa je veljalo, da je skupna podobnost najboljša mera sorodnosti, a Hennig je odkril napako v tem razmišljanju. Ugotovil je, da informacijo o sorodnosti nosijo izključno tisti znaki, ki so svoja stanja podedovali od zadnjega skupnega prednika in se hkrati razlikujejo od stanj pri vseh drugih vrstah. Take znake ali njihova stanja imenujemo sinapomorfije, ali skupne izpeljane znake (slika 5, zgoraj). Sinapomorfije so osnova za odkrivanje sestrskih

skupin. Primer: krokodili in ptice na poseben način skrbijo za mladiče, zanje gradijo gnezda in se z njimi sporazumevajo z oglašanjem. Drugi živeči kopenski vretenčarji ne kažejo takega vzorca skrbi za zarod. Ta vzorec je skupna izpeljana lastnost – sinapomorfija, ki je skupna krokodilom, pticam in njihovemu zadnjemu skupnemu predniku. Hkrati pa ga ne najdemo pri kuščarjih, varanih, prakuščarjih in drugih, krokodilom precej bolj podobnih živalih.

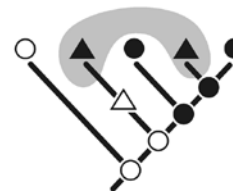
sinapomorfije → monofiletska skupina:



pleziomorfije → parafiletska skupina:



homoplazije → polifiletska skupina:



**Slika 5:** Skupni izpeljani znaki ali sinapomorfije so osnova za združevanje vrst v monofiletske skupine (črn krogec, zgoraj). Monofiletske skupine so naravne, ker vključujejo skupnega prednika in vse njegove potomce. Izvorni znaki, ali pleziomorfije (črn krogec, sredina), ki so se pri nekaterih potomcih skupnega prednika že spremenili, ne razkrivajo pravih odnosov med potomci. Združevanje na njihovi osnovi vodi do parafiletskih skupin, ki ne vključujejo vseh potomcev skupnega prednika. V evluciji neodvisno (na primer konvergentno) nastala stanja znakov imenujemo homoplazije (črn trikotnik, spodaj). Združevanje na njihovi osnovi vodi do polifiletskih skupin, ki ne vključujejo svojega zadnjega skupnega prednika.

Povsem na mestu je sedaj vprašanje, zakaj potem krokodile skupaj s kuščarji, varani, kačami itd. uvrščamo med plazilce, ptic pa ne? Odgovor ve vsak šolar: ker se plazilci plazijo pri tleh, njihovo telo pokrivajo luske, telesna temperatura pa je odvisna od okolja. Ptice so v teh pogledih čisto drugačne. Tukaj se skriva past, na katero je opozoril Hennig. Naštete tipično plazilske značilnosti so izvirne, stare lastnosti, podedovane od bolj oddaljenih prednikov, ki za razreševanje odnosov med posameznimi skupinami plazilcev in pticami nimajo nobene vrednosti. Takim lastnostim ali znakom pravimo pleziomorfije (slika 5, sredina). Ljudska pamet, pa tudi klasična zoološka taksonomija, ptice izvzema iz skupine, ki jo tvorijo skupaj s plazilci

in zadnjim skupnim prednikom (slika 2). Naravna, monofiletska skupina na ta način postane parafiletska. To pomeni, da vsebuje skupnega prednika in nekatere izmed njegovih potomcev, ne pa vseh. Katere potomce izvzamemo, je odvisno od naših predstav in želja, zato je taka skupina umetna. Ptice so zaradi svojega perja, leta in stalno visoke telesne temperature tako posebne, da hitro spregledamo podobnosti v lobanjski zgradbi, ki kažejo, da so v resnici del iste skupine kot plazilci. Primerov parafiletskih skupin je veliko. Skoraj vedno so osnovane na pleziomorfijah. Najbolj znan botanični primer so verjetno dvokaličnice, ki skupaj z enokaličnicami tvorijo kritosemenke. Filogenetska analiza je razkrila, da sta dva klična lista izvorno (pleziomorfno) stanje kritosemenk in s tem neustrezen znak za ugotavljanje odnosov med njimi. Magnolije in lokvanji na primer so manj sorodni večini drugih dvokaličnic, kot so te sorodne enokaličnicam. Zato so dvokaličnice umetna, parafiletska skupina, medtem ko so enokaličnice naravna (monofiletska) skupina, ki jo potrjujejo skupno izpeljano stanje z enim kličnim listom in še mnogi drugi znaki. Parafiletske skupine so ponavadi tako prikladne, da je marsikomu težko sprejeti drugačen, sistematsko pravilnejši pogled. Najtežje je nemara opustiti nenaravno dvojnost 'človek in opice' in jo nadomestiti z resnico 'človek je opica'.

Do napačnega združevanja nesorodnih vrst v taksonomske skupine lahko pride še zaradi podobnosti, ki sploh ni pododovana od skupnega prednika. Podobnosti lahko v evoluciji nastanejo neodvisno. Znakom z neodvisno pridobljenimi enakimi stanji rečemo homoplazije (slika 5, spodaj). Lahko gre za podobne prilagoditve ali za naključno podobnost. Ptice in sesalci ustvarjajo lastno toploto in vzdržujejo stalno visoko telesno temperaturo. Že večkrat so popolnoma resni znanstveniki predlagali, da bi jih naj zaradi te skupne značilnosti obravnavali kot sestrski skupini. In vendar so razlike med pticami in sesalci preveč očitne, da bi lahko verjeli v sestrski odnos med skupinama. Poglobljena filogenetska analiza drugih znakov namreč razkrije, da sta se evolijski poti njunih prednikov ločili že kmalu po tistem, ko so vretenčarji prešli na kopno, dolgo preden so se pojavili prvi sesalci in še bistveno dlje od prvih ptic (slika 2). Če bi vseeno obravnavali sesalce in ptice kot enotno skupino na podlagi endotermije, bi bila ta skupina umetna, ker bi ne vključevala njunega skupnega prednika, saj skupnega endotermnega prednika ni. Taki skupini, ki je napaberkovana z različnih vej drevesa, ne da bi vključevala njihovega skupnega prednika, rečemo polifiletska. Žal homoplazije navadno niso tako očitne kot v primeru ptic in sesalcev. Za mnoge uveljavljene taksonomske skupine se je šele po molekularni filogenetski analizi pokazalo, da so polifiletske. Znan primer so ptice ujede. Za jastrebe Novega sveta, vključujoč znamenitega kondorja, se je izkazalo, da niso ožje sorodni evrazijskim in afriškim jastrebom, najverjetneje pa niti drugim ujedam. Znaki, zaradi katerih jih imamo za jastrebe

(močan, kljukast kljun za trganje mrhovine, gola ali malo operjena glava in vrat, široka in dolga krila za jadranje in dvigovanje težkega telesa), so homoplazije – neodvisno pridobljene prilagoditve na mrhovinarski način prehrane. Zelo nazoren primer homoplazij in na njih temelječih polifiletskih skupin nudijo nekatere jamske živali. Jamska okolja so povsod po svetu zelo podobna, in zelo podobne so si tudi na podzemeljsko življenje prilagojene živali. Šele pred kratkim se je izkazalo, da jamske kozice Dinarskega krasa (torej tudi naše) niso v ožjem sorodu s francoskimi, čeprav so jih uvrščali v skupni rod *Troglocaris*. Kraške podzemne vode so osvojile neodvisno druge od drugih, kakor so neodvisno evolvirale tudi njihove prilagoditve na to okolje.

## Pomen monofiletskih skupin

Pri vsakdanjem komuniciranju, pa tudi v strokovni rabi, se srečujemo z monofiletskimi, torej naravnimi skupinami in s skupinami, ki niso monofiletske, ker so jih sestavili ljudje tako, da služijo njihovim predstavam in namenom. Seveda nima smisla kritizirati vsakdanje, pogovorne rabe imen različnih rastlin in živali, tako kot fiziki ne bodo prepričevali branjevk, da je en kilogram pravzaprav masa in ne teža krompirja. Ribe v ribarnici naj ostanejo ribe, ne glede na to, da gre za parafiletsko skupino in bi bilo pravilneje govoriti o kostnicah in hrustančnicah posebej. Vsaka izmed teh skupin zase namreč je monofiletska. V biologiji in na drugih področjih, kjer sta pomembna objektivno razumevanje ali kvantifikacija biodiverzitete, pa moramo biti pozorni na pasti ohlapne rabe nemonofiletskih skupin. Razlogov je mnogo, od filozofskih do čisto praktičnih. Tukaj bomo pogledali tri.

### 1. Resnicoljubnost in doslednost

Znanost si prizadeva odkriti resnico gradeč na obstoječem znanju. To znanje nam govori, da evolucija poraja hierarhičen, razvejen vzorec prednikov in potomcev. Edina objektivno prepoznavna višja enota v takem vzorcu je monofiletska skupina – prednik z vsemi svojimi potomci. Para- in polifiletske skupine v filogenetskem smislu niso resnične, pač pa so produkt človekove domišljije ali nevednosti. Če dopuščamo rabo nekaterih ustaljenih parafiletskih skupin (kot so plazilci ali praživali), pridemo do protislovij. Sistem ne more biti malo naraven in malo nenaraven. To je približno tako, kot če bi v splošnem sicer zagovarjali hipotezo, da planeti krožijo okrog sonca, a bi naredili izjemo pri Zemlji in našem Soncu, češ da je podoba vzhajajočega in zahajajočega sonca na mirujoči Zemlji vendar tako domača.

### 2. Samo monofiletske skupine imajo sorodstvene odnose

Koncept sorodnosti je osrednji koncept ne le v sistematiki, pač pa v vsej primerjalni biologiji. Za poljubne tri vzajem-

no monofiletske taksonomske skupine (ki ne vsebujejo druga druge delno ali v celoti) lahko vedno podamo relativno sorodnost na način "skupina A je bolj sorodna skupini B kot pa katerakoli izmed njiju skupini C". To pomeni, da imata A in B med sabo bližjega skupnega prednika, kot pa katerakoli izmed njiju s C. Povsem jasno je, da polifiletska skupina ne more biti nosilka sorodstvenih odnosov, ker ne vključuje lastnega skupnega prednika. Zaplete pa se tudi pri parafiletskih skupinah. V sorodstveni odnos jih lahko postavimo le s skupinami, ki niso potomci zadnjega prednika obravnavane parafiletske skupine. S skupinami, ki izhajajo iz istega skupnega prednika, nedvoumna opredelitev odnosov ni mogoča. Ribe na primer so parafiletske, in z imenovanjem njihovega najbližjega sorodnika so težave (slika 2). So to plaščarji, s katerimi si prve ribe delijo zadnjega skupnega prednika? Ali morda štirinožni vretenčarji, ki imajo zadnjega skupnega prednika z ribami pljučaricami (če izvezemo izumrle skupine)? Nemara pa bi na mestu prvega ribjega sorodnika najraje videli dvoživke, katerih značilnosti nas spominjajo tako na ribe kot tudi malo na kopenske štirinožce? Z razumevanjem tega problema je tesno povezana napačna razlaga evolucije kot vzpenjanja po lestvi (glej zgoraj): iz rib dvoživke, iz dvoživk plazilci, iz plazilcev sesalci ... Dvoživke niso nastale niti iz taksonomske skupine z imenom ribe niti iz "podskupine" z imenom pljučarice. Nastale so iz ene same vrste, pravzaprav ene same njene populacije, ki si deli skupnega prednika z zadnjo "ribjo" vejo v filogeniji vretenčarjev.

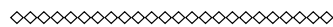
### 3. Objektivni pogled na biodiverzitetu

V razpravah o biodiverziteti pogosto uporabljamo kvantitativne primerjave. Na primer: nevretenčarji so mnogo bolj pestra skupina živali kot vretenčarji; ribe predstavljajo skoraj polovico vseh vretenčarjev; orhideje so največja družina rastlin; žuželke so največja živalska skupina. Vsaka izmed teh trditev na nek način drži, vsaka pa je tudi po svoje problematična. Kadar primerjamo družine, rodove ali druge formalne taksonomske enote med sabo, mešamo dvoje vplivov. Po eni strani je število vrst neke monofiletske skupine odsev njene evlucijske uspešnosti, ekološke plastičnosti, sposobnosti razširjanja in drugih naravnih,

evolucijskih in ekoloških dejavnikov, ki nas v resnici zanimajo. Po drugi strani pa je vsebnost formalne skupine določenega taksonomskega ranga subjektivna, odvisna od taksonomske prakse. Če bi se odločili sedanje poddružine orhidej povzdigniti na raven družin, bi se številčna razmerja zelo spremenila. Take primerjave so le pogojno smiselne, kadar govorimo o uspehu določenega tipa telesne zgradbe, določene evlucijske inovacije (na primer sposobnosti letenja, evolucije čeljusti, zaščite telesa z oklepom). Edina resnično objektivna primerjava je tista med dvema sestrskima skupinama, torej dvema naslednicama istega zadnjega skupnega prednika, ki imata enako izhodišče in enak čas na voljo za svojo diverzifikacijo. Če se ne omejimo vsaj s taksonomskim rangom, če že ne z monofilijo in sestrskim odnosom, so tovrstne primerjave popolnoma nesmiselne. Trditev, da so žuželke največja živalska skupina, ni le nesmiselna, je tudi napačna. Večje skupine so recimo členo-nožci in vse nadaljnje skupine v hierarhiji, ki jih vključuje. Še bolj je arbitrarnim odločitvam podvržena pestrost parafiletskih skupin neglede na rang. Parafiletske in polifiletske skupine niso realen, zaključen produkt evolucije, pač pa temeljijo na neznanju ali avtoriteti, zato bi se jih morali pri vrednotenju in analizi biodiverzitet izogibati. Ni še tako dolgo tega, ko so bobre po cerkveni zapovedi obravnavali kot ribe. Bobri živijo v vodi, odlično plavajo, rep pa daje vtis, kot da bi ga prekrivale ribje luske. Kot take jih je bilo dovoljeno uživati tudi v času posta.

### LITERATURA

- Baum D. A., Offner S. (2008): Phylogenies and tree thinking. *American Biology Teacher* 70, 222–229.
- Catley K. M., Novick L. (2008): Seeing the wood for the trees: An analysis of evolutionary diagrams in biology textbooks. *BioScience* 58, 969–87.
- Gould S. J. (1991): *Darwinova revolucija*. Knjižna zbirka Krt, Ljubljana.
- Justin J. (2008): Taksonomije in znanje. V: Strgulc Krajšek S., Vičar M. (ur.): *Ekosistemi – povezanost živih sistemov*. Mednarodni posvet Biološka znanost in družba, Ljubljana, 2.–3. oktober 2008, zbornik prispevkov. Zavod Republike Slovenije za šolstvo. Str. 170–182.
- Mead L. S. (2009): Transforming our thinking about transitional forms. *Evolution: Education and Outreach* 2: 310–314.
- Simpson B. B., Cracraft J. (1995): Systematics: The science of biodiversity. *BioScience* 45, 670–672.



Avtor predava evlucijske in zoološke predmete na Univerzi v Ljubljani. Raziskovalno se ukvarja s sistematiko in evolucijo jamskih in drugih živali.

*The author teaches Zoology and Evolution at the University of Ljubljana. His research interests include systematics and evolution of cave fauna and other animals.*

## Gen v kontekstu: od razvojne plastičnosti do plastičnega dedovanja *The gene in context: From developmental plasticity to plastic heredity*

Eva Jablonka

Tel-Aviv University, Ramat Aviv 69978, Tel Aviv, Izrael; jablonka@post.tau.ac.il

**Izveček:** Zadnjih petdeset let v biološkem razmišljanju prevladuje genocentričen pogled, po katerem so geni najpomembnejši dejavnik, ki vpliva na ontogenetski razvoj organizmov, edina osnova za biološko dedovanje in vodilo za razumevanje vseh vidikov evolucije. Ta pogled se v zadnjem času spreminja. V tem prispevku bom izpostavila nevarnosti “genetske astrologije”, ki napoveduje prihodnost in analizira osebnost na podlagi zaporedja DNA. Predstavila bom razvojni pogled na biologijo in evolucijo, ki poudarja pomen fenotipske plastičnosti in vključuje epigenetsko dedovanje. Tak pristop pokaže na mnogo vzrokov za ontogenetske in dedne raznolikosti, odgovori na nekatere uganke, ki jih genocentrični pogled ne reši, in obeta zadovoljivejše in plodnejše raziskovanje v prihodnosti biologije.

**Abstract:** The gene-centered view, according to which genes are the most important determinants of development, the sole stuff of biological heredity, and the guide for the understanding of all aspects of evolution, has dominated biological thinking for the last 50 years. This view is now changing. In this lecture I point to the perils of “genetic astrology” – predicting the future and analyzing personality on the basis of DNA sequencing. I present a developmental approach to biology and evolution which stresses the importance of phenotypic plasticity and which incorporates epigenetic inheritance. This approach points to the many sources of developmental and hereditary variations, answers some of the puzzles that the gene-centered approach failed to solve, and leads to a more satisfying and fertile biological outlook and research.

### Privlačnost in nevarnost genetske astrologije

Biološka miselnost na splošno, še posebno pa evolucijska biologija, je bila od štiridesetih let 20. stoletja pa do začetka 21. stoletja v veliki meri osredotočena na gen. Ontogenetski razvoj je bil obravnavan kot produkt delovanja genov, ekologija pa v povezavi z naravno selekcijo genov. Ta pogled je dobro opazen v učbenikih evolucijske biologije in poljudnoznanstvenih knjigah, kot je *Sebični gen*. Ta močna prevlada pojma gena in njegove materialne inkarnacije, DNA, je vodila do dojetja DNA kot posvetnega ekvivalenta duši (Nelkin in Lindee, 1995). Vendar pa lahko DNA za razliko od duše preberemo (ji določimo zaporedje) in to je bilo kmalu interpretirano kot napovedovanje prihodnosti. Leta 1989 je na primer James Watson oznanil: “Včasih smo mislili, da je naša usoda zapisana v zvezdah. Zdaj vemo, da je naša usoda v veliki meri zapisana v naših genih.”

In prav kmalu je prišel čas genetskih horoskopov.

Leta 2008 je podjetje GenePlanet vpeljalo analizo DNA na slovenskem tržišču z obljubami, da boste izvedeli več o svojih tveganjih za določene bolezni, občutljivosti na razna zdravila, svojih talentih in svojih prednikih. V oglasu za to strotiev se kar naprej ponavlja slogan: “Odkrij svoje gene, spoznaj samega sebe!”, sledijo vprašanja (“Kako težko mi

je prenehati s kajenjem?”, “Katera zdravila so primerna zame?”, “Se lahko zredim, če jem mastno hrano?”, “Kdo so moji predniki?”), ki jim sledi oznanilo: “Vse je v tvojih genih!” (<http://www.geneplanet.si/>).

Spoznavanje samega sebe zdaj ne zahteva več toliko razmišljanja o sebi, meditacije in introspekcije. Smo moderni ljudje, ki živimo v 21. stoletju, ne pa stari Grki v antičnih Atenah. Namesto filozofskih razprav in študija geometrije samo popraskamo nekaj celic iz notranjosti ust, jih zapakiramo v epruveto in pošljemo v laboratorij. Čez nekaj časa za skromnih 400 evrov (posebna ponudba) prejmemo naš genetski horoskop, v katerem je vse: naša zdravstvena tveganja, kateri so naši skriti in odkriti talenti, ali lahko postanemo šprinter ali maratonski tekač in mnogo drugih čudovitih stvari. Nato se modrejši in bolj realistični podamo nazaj v svoje vsakodnevno življenje, ki ga lahko zdaj živimo bolj odgovorno in izpolnjujoče. Možnosti za prihodnost so razkrite: “Vse je v tvojih genih!”

Kaj točno pa je v naših genih? Če vzamemo dve osebi z identičnimi geni (enojajčna dvojčka), ki živita v bolj ali manj enakem okolju, ali bosta imeli identično prihodnost? Če kloniramo človeka, ali bo klonirana oseba razvila enaka nagnjenja, kot jih ima oseba z izvorno DNA? In če ne, zakaj ne? Če ni vse v naših genih, od kod vse še izviramo? Če bi v resnici lahko prebrali naše možnosti za prihodnost

iz zaporedja DNA, bi bilo to res odlično, vendar je takšno napovedovanje lahko neodgovorno, če sloni na napačnih predpostavkah. Lahko dobite napačen nasvet.

Zelo jasno moram poudariti, da obstajajo primeri, ko je genetsko svetovanje na podlagi testiranja DNA zelo koristno. To so »monogenske bolezni« – bolezni, pri katerih je prisotnost ali odsotnost simptomov odvisna od prisotnosti alelov na enem točno določenem genu. Poznavanje alelov, ki jih nosimo, je lahko zelo informativno in lahko pomaga pri pomembnih osebnih odločitvah (recimo, ali splaviti fetus, ki se bo razvil v zelo bolnega, trpečega in na smrt obsojenega otroka). Tay-Sachsova bolezen je primer monogenske bolezni, ki je razmeroma pogosta med aškenazijskimi Judi, ki pa jo je na srečo lahko odkriti s preprostimi krvnimi testiranjem in svetovati nosečim materam. Vendar pa so takšne preproste monogenske bolezni (na srečo) redke: predstavljajo manj kot dva odstotka vseh bolezni, za katere vemo, da imajo tudi genetske vzroke. V preostalih 98 odstotkih "genetskih" bolezni so prisotnost ali odsotnost bolezni ter jakost bolezenskih znakov odvisne od mnogih genov in tudi razmer, v katerih se oseba razvija in živi. Vendar pa prav zaradi kompleksnih metabolnih bolezni in zanimivih kognitivnih značilnosti, ki so pod vplivom mnogih genov, podjetja za gensko testiranje obljublajo izdelavo horoskopov.

Lansko leto se je britanski novinar (Sunday Times, 8. september 2008) odločil, da preveri ujemanje odgovorov treh različnih podjetij za genetska testiranja (britansko podjetje *GeneticHealth*, islandska *deCODEme* in ameriška skupina *23andMe*) glede napovedi, povezanih z njegovim zdravjem, zapisanih v njegovi DNA. Rezultati so bili malo zmedeni.

To je del odgovorov, ki jih je dobil:

*Iz deCODEme so odgovorili, da je moje tveganje za razvoj ekfoliacijskega glavkoma, ki povzroči izgubo vida, 91 % pod povprečjem. Vendar pa je po navedbi 23andMe verjetnost, da ga dobim, 3,6-krat večja od povprečne.*

*Za starostno degeracijo kožnih madežev je deCODEme ocenil moje tveganje 20 % nižje od povprečnega, medtem ko 23andMe pravi, da je 62 % višje od povprečnega.*

*Po navedbi deCODEme je moje tveganje za razvoj Alzheimerjeve bolezni 74 % nad povprečjem, GeneHealth pa na podlagi mojih genov ocenjuje, da imam "štirikrat povečano tveganje za razvoj Alzheimerjeve bolezni do poznih osemdesetih let".*

*Po deCODEme je moje tveganje za srčni napad, angino pectoris ali nenadno srčno smrt 54,8-%, kar je 6 % nad povprečjem. 23andMe pa pravi, da je moje tveganje za srčni napad med 45. in 84. letom 17,5 % pod povprečjem. Dodatno oceno je prispeval Paul Jenkins, klinični direktor Gene-*

*ticHealth, ki pravi, da je moje tveganje za kardiovaskularna obolenja "nizko do zmerno" (<http://www.timesonline.co.uk/tol/news/uk/science/article4692891.ece>).*

Jasno je, da je tukaj nekaj narobe. Za odstopanja lahko najdemo več vzrokov (na primer, da različna podjetja uporabljajo različne podatkovne zbirke). Vendar je lahko težava že v samih predpostavkah.

Zato najprej razjasnimo predpostavke podjetij za genetske horoskope. Predpostavimo, da so genetske razlike med posamezniki, razlike v zaporedju baz v DNA, najpomembnejše za fenotipske, vidne razlike med njimi. Če imate alel A1, ste bolj dovzetni za bolezen X, in če imate alel B2, boste verjetno razvili sposobnost Y. Razlika v določenem genu, predpostavimo, povzroči razliko na ravni fenotipa. Seveda je lahko učinek nekega gena spremenjen zaradi okolja (prehrana, telesna vadba). Gen predstavlja program, ki ga okolje le sproži. Gen naj bi bil vklopljen ali izklopljen zaradi različnih pogojev (npr. vklopljen v okolju 1, izklopljen v okolju 2). Prilagoditev na nepričakovane novosti, ki niso že predvidene v programu, ni mogoča. Tudi plastičnost ontogenetskega razvoja ni prav obsežna, ker če bi bila, bi potrebovali dosti več kot le zaporedje DNA za napovedovanje prihodnosti.

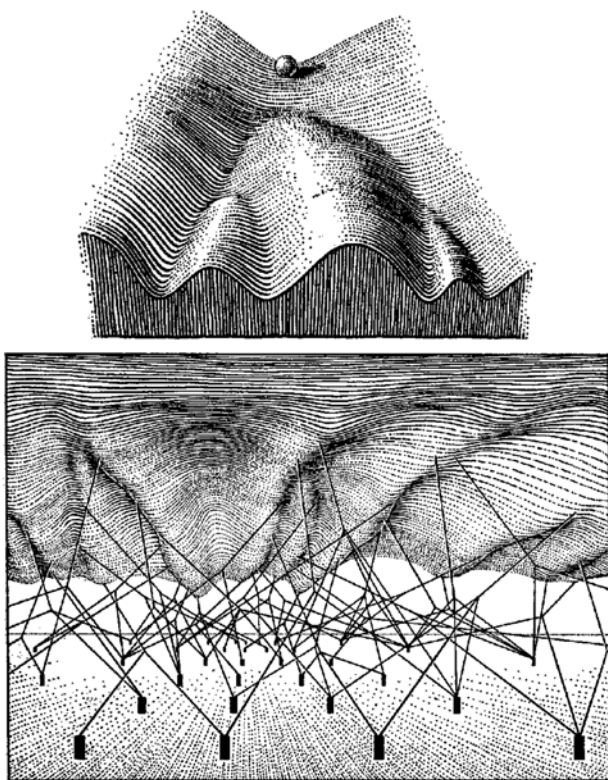
Kako obsežna je plastičnost? Ali razlika v enem samem genu navadno vodi do velike razlike v fenotipu? Ali pa do fenotipskih razlik pride zaradi razlik v mnogih genih? In če je temu tako, v koliko genih? In ali genetske razlike vodijo do enakih fenotipskih razlik v različnih pogojih? V kakšnih pogojih? Koliko različnih tipov pogojev obstaja? Čigavi so ti pogoji? Ali so to pogoji tvojega lastnega ontogenetskega razvoja? Tvojih staršev? Daljnih prednikov? To so ključna vprašanja, zato se jim posvetimo v nadaljevanju. Začnimo s tem, kar smo se naučili o kompleksnem razmerju med geni in fenotipskimi značilnostmi.

## Genetska omrežja

V zadnjih dveh desetletjih smo se veliko naučili o interakcijah genov in danes genetiki navadno ne govorijo več o posameznih genih in njihovih vplivih na fenotipske lastnosti, temveč o *genetskih omrežjih*. V ospredju je preučevanje nadzorne arhitekture genetskih omrežij in jasno je, da je organizacija omrežja osnova za razumevanje povezave med genetskim in fenotipskim nivojem. Identiteta posameznih komponent omrežja v večini primerov ni pomembna. Celotna odsotnost določene komponente omrežja lahko ne vodi do razlik na fenotipski ravni. Vemo, da je mnogo mutacij, ki onesposobijo določen gen, selektivno nevtralnih in nimajo vidnega učinka na fenotip.

Čeprav so uporabljene molekulske metode relativno mlade, ti uvidi niso ravno novi. V štiridesetih in petdesetih letih 20. stoletja je britanski embriolog in genetik Conrad

Waddington predstavi razvojne procese kot kompleksno pokrajino hribov in razvejenih dolin, ki se spušča z visoke planote (slika 1). V tej "epigenetski pokrajini" (kot jo je poimenoval), planota predstavlja začetno stanje oplojenega jajčeca, doline pa so razvojne poti, ki vodijo do določenega končnega stanja, kot je na primer delujoče srce. Majhen del epigenetske pokrajine je prikazan v zgornjem delu slike 1, spodnji del pa prikazuje nekakšen rentgenski pogled skozi pokrajino in ponazarja, kako jo oblikuje napetost vrvic, pripetih na spodnjo površino. Napenjalne vrvice predstavljajo produkte genov, geni pa so klini v tleh. Nastane omrežje, njegova zgradba pa določa, v kakšni meri lahko kljubuje zunanjim vplivom (spremembam v okolju) in notranjim spremembam (mutacijam) ter kako se lahko spreminja glede na notranje in zunanje dražljaje.



**Slika 1:** Waddingtonovi upodobitvi epigenetske pokrajine. Njegova razlaga zgornje slike se začne z: »Del epigenetske pokrajine. Pot kroglice, ko se kotali proti opazovalcu, predstavlja potek razvoja določenega dela jajčeca.« Spodnja slika je imela naslednji opis: »Pod epigenetsko pokrajino se skriva zapleten sistem medsebojnih vplivov. Klini v tleh predstavljajo gene, nanje pripete vrvice pa kemijske proizvode posameznih genov. Oblikovanje epigenetske pokrajine, ki se iznad opazovalčeve glave spušča proti obzorju, nadzorujejo napetosti teh številnih napenjalnih vrvic, ki so na koncu pripete na gene.« (Slika iz C. H. Waddington, *The Strategy of the Genes* (Strategija genov), London, Allen and Unwin, 1957, str. 29, 36; prevod po knjigi: *Štiri razsežnosti evolucije*, 2009, prevajalec: Nikolaj Pečenko)

V knjigi "Štiri razsežnosti evolucije" z Marion Lamb razpravlja o preučevanju genetsko kompleksne, vendar pogoste metabolne bolezni, koronarne bolezni srca, in vloge,

ki jo imajo nekateri aleli v lokusu APOE, pomembnem za to bolezen (Jablonka in Lamb, 2005, in reference v knjigi). Najina razprava je osnovana na analizi ameriške populacije, ki jo je izvedel Alan Templeton, znani populacijski genetik. Lokus APOE nosi zapis za beljakovino (apoprotein E ali apoE), ki pomaga prenašati maščobe po krvi. Ta lokus ima tri navadne alele: alel 2, alel 3 in alel 4. Ti trije aleli so povezani z razlikami v pogostosti pojavljanja koronarne srčne bolezni. Trije najpogostejši genotipi so 2/3, 3/3 in 4/3 in v preučevani populaciji imajo ljudje z genotipom 3/3 podpovprečne možnosti za razvoj bolezni, tisti z genotipom 2/3 povprečne, ljudje z genotipom 4/3 pa imajo dvakrat več možnosti za razvoj koronarne srčne bolezni kot povprečna oseba. Ker molekula apoE pomaga po krvi prenašati holesterol in je analiza populacije pokazala, da imajo ljudje z alelom 4 v povprečju visok holesterol, se zdi logičen sklep, da alel 4 vodi do visokega holesterola. Vendar pa kombinacija visokega holesterola in alela 4 ni najslabša možna kombinacija. Nosilci alela 2 z visokim holesterolom imajo najvišjo možnost za koronarno srčno bolezen, medtem ko genotip 3/3 in visok holesterol vodi do povprečnega tveganja za razvoj bolezni (enakega kot pri ljudeh z normalno koncentracijo holesterola)! Še več, APOE je le eden od stotine lokusov, ki vplivajo na razvoj te bolezni, prav tako pa vplivajo tudi pogoji okolja (npr. prehrana, telesna vadba). Zapleteno razmerje med geni in okoljem v tem primeru, kot tudi v drugih, pomeni, da ne moremo le preprosto sešteti povprečnih učinkov genov in na podlagi tega sklepati, kaj so posameznikove prednosti in slabosti.

Nedavna obsežna razprava v *New England Journal of Medicine* (april 2009, št. 360 (17)) je osredotočena na podoben problem: V kakšni meri lahko študije genetskih povezav napovedo določeno lastnost, kot je na primer telesna višina? Z drugimi besedami: Ali lahko na podlagi genov, za katere je znano, da so povezani s telesno višino (danes je znanih 20 genov), sklepamo, kako visok bo neki posameznik?

Izkaže se, da čeprav je dedovanje višine kar visoko (80 %), teh 20 genov (ali bolje polimorfizmov posameznega nukleotida) razloži le 3 % njenega dedovanja. Če ekstrapoliramo iz teh 3 %, lahko ocenimo, da je potrebnih približno 93.000 polimorfizmov posameznih nukleotidov, da razložimo 80 % variacije telesne višine v populaciji. Do podobnih rezultatov so prišli tudi za sladkorno bolezen tipa II in mnoge druge značilnosti. David Goldstein, direktor Centra za preučevanje variabilnosti človeškega genoma (*Center for Human Genome Variation, Institute for Genome Sciences and Policy, Duke University*), je sklenil: "Če so učinki [genov] tako majhni, da zahtevajo velike odseke genoma, da razložijo genetsko komponento bolezni, potem nam ne dajo nobenih smernic: s tem da kažejo na vse, genetika ne razloži ničesar." (Goldstein, 2009)

Torej, ali je vsota vsega dedovanja zapisana v natančni konfiguraciji celotnega genoma posameznika? Če je tako, bi morda lahko odkrili *različne tipe* (ne prevelikega števila) *arhitekture omrežja*, namesto da se osredotočamo na same gradnike omrežja. Morda se potem, ko število identičnih genov preseže določen prag, vzpostavi določena organizacija omrežja, kar potem oblikuje ustrezno epigenetsko pokrajino. Če je tako, nas zanima genetska arhitektura različnih pokrajin, ne pa posamezni vpleteni geni. In nemara oblikovanje določenih epigenetskih pokrajin in njihovo dedovanje ni povezano le z variacijami v zaporedju DNA, ampak tudi z drugim tipom dedne raznolikosti, z *dednimi epigenetskimi variacijami*, ki so lahko posledica plastičnega, dinamičnega odgovora na kritične razmere v okolju pri prednikih. Če je to mogoč del odgovora, je treba spregovoriti še nekaj besed o tej možnosti, možnosti dedovanja okoljsko izzvanih (plastičnih) odgovorov.

## Plastičnost in epigenetsko dedovanje

Plastičnost je opredeljena kot sposobnost enega genotipa za oblikovanje različnih fenotipov glede na signale iz okolja, ki delujejo kot vhodni podatki za razvoj organizma (West-Eberhard, 2003). Genetsko enake živali imajo lahko različen videz (morfotip), odvisno od okolja, ki so mu izpostavljene one same ali pa njihovi predniki. Enojajčna dvojčka sta lahko na primer precej različna in imata različni usodi; bolezni, za katerimi zbolita (npr. sladkorna bolezen, shizofrenija), so lahko različne. Zakaj je tako, ni vedno jasno. Včasih je tako zaradi različnega otroštva ali pa odraslega življenja, včasih pa zaradi nečesa, kar naj bi se zgodilo v maternici, v večini primerov pa vzroka/-ov ne moremo določiti. Vendar pa začnemo spoznavati mehanizme, vključene v nekatere pogoste plastične odgovore (Jablonka in Lamb, 2005; Gilbert in Epel, 2009). Imenujejo se epigenetski mehanizmi in v nekaterih primerih lahko vodijo do epigenetskega dedovanja.

O epigenetskem dedovanju govorimo takrat, ko se variacije, ki se sprožijo z dejavniki okolja ali so pogojene z ontogenetskim razvojem, ali pa variacije, ki so posledica šuma v ontogenetskem razvoju, prenesejo na naslednjo generacijo celic ali organizmov (Jablonka in Lamb, 2005). Pojem "epigenetsko dedovanje" se uporablja na dva načina, v širšem in v ožjem smislu. *Epigenetsko dedovanje v širšem smislu* je dedovanje katere koli variacije v ontogenetskem razvoju, ki ne izvira iz razlik v zaporedju DNA ali stalno prisotnih signalov v okolju. Vključuje celično dedovanje po kličnih linijah in tudi prenos informacij iz celice v celico iz druge klične linije: na primer prenos informacij iz celic matere v celice otroka prek razvojnih interakcij ali pa socialno učenje na podlagi opazovanja. *Epigenetsko dedovanje v ožjem smislu* pa je celično epigenetsko dedovanje, pri katerem je enota prenosa celica, variacije, ki niso posledice

razlik v DNA, pa se prenašajo iz materinske v hčerinsko celico. Do celičnega epigenetskega dedovanja prihaja med delitvijo celic prokariotov, mitotsko delitvijo celic v telesu evkariotov, včasih pa tudi med mejotsko delitvijo v klični liniji, ki vodi do nastanka spermijev ali jajčec. V zadnjem primeru potomci podedujejo epigenetske variacije prek klične linije.

Z Marion Lamb razlikujemo med štirimi tipi celičnih epigenetskih mehanizmov dedovanja:

1. *Povratna zanka, ki se samovzdržuje*. Produkti genov delujejo kot regulatorji, ki neposredno ali posredno vzdržujejo aktivnost lastne transkripcije. Takšna pozitivna povratna informacija lahko vodi do prenašanja teh produktov med delitvijo celice in omogoči rekonstrukcijo enake aktivnosti genov tudi v hčerinskih celicah. Na ta način se lahko oblikujejo dedni alternativni fenotipi, kar lahko opazimo pri glivah, bakterijah in drugih mikroorganizmih (Smits s sod., 2006).
2. *Strukturno dedovanje*. Strukture v celici delujejo kot predloge za oblikovanje podobnih struktur v hčerinskih celicah, ki potem postanejo komponente hčerinskih celic. Tak tip dedovanja po predlogah opazimo pri dedovanju na osnovi prionov pri glivah (Wickner s sod., 2004), dedovanju kortikalnih struktur pri migetalkarjih (Grimes in Aufderheide, 1991) in rekonstrukciji "genetskih membran", kot jih imenuje Cavalier-Smith (2004).
3. *Označevanje kromatina*. Oznake na kromatinu so proteini in majhne kemijske skupine, ki so vezane na DNA in vplivajo na aktivnost genov. Ostanke teh oznak se po podvojevanju prenesejo skupaj s posamezno verigo DNA in tvorijo osnovo za obnovo podobnih oznak v hčerinskih celicah (Henikoff in Smith, 2007). Oznake na kromatinu vključujejo histone, ki se lahko modificirajo, nehistske proteine, ki so nekovalentno vezani na DNA, kovalentno vezane metilne skupine in vzorce vezanih nehistskih proteinov. Vzorec metilacije je različen v različnih tipih celic in različen v vtisnjenih genih. Enojajčna dvojčka se rodita s podobnim vzorcem metilacije, s staranjem pa postajata vedno bolj različna (Fraga s sod., 2005). Vzorec metilacije in druge oznake na kromatinu se lahko dedujejo med generacijami. Dedovanje bolezni testisov pri podganjih samcih (do zdaj skozi 6 generacij), ki je sledilo eni sami injekciji vinklozolina v njihovo davno prababico, je osnovano na dedovanju kromatinskih (metilacijskih) oznak. Dedovanje učinkov podhranjenosti ali prevelike hrane mater med nosečnostjo prav tako vključuje prenašanje kromatinskih (metilacijskih) oznak med generacijami (Anway s sod., 2005, 2006, Crews osebna komunikacija).

4. *Dedovanje prek RNA*. Interakcija kratkih prenosljivih molekul RNA, ki se pariyo z mRNA ali z odseki DNA/kromatina, inducira in vzdržuje določena stanja transkripcije. Te interakcije se lahko prenašajo med generacijami celic in organizmov prek sistema za podvojevanje RNA. Interakcija kratkih molekul RNA s kromatinom vodi do dednih sprememb oznak na kromatinu (Bernstein in Allis, 2005). Primer je dedovanje srčne bolezni, ki jo sproži vnos kratkih molekul RNA, ki se nato prenašajo skozi najmanj dve generaciji (Wagner s sod., 2008).

Medgeneracijsko epigenetsko dedovanje ni redkost. V nedavni študiji sta Jablonka in Raz (2009) našla več kot 100 primerov epigenetskih mehanizmov dedovanja (EMD) v 42 vrstah:

- Dvanajst primerov epigenetskega dedovanja pri bakterijah. Večinoma v obliki povratnih samovzdrževalnih zank, odkrili pa so tudi primere označevanja kromatina in strukturnega dedovanja.
- Devet primerov pri protistih. Večinoma pri migetalkarijih, kjer je pogosto strukturno dedovanje (prenašanje morfologije površine celice), vsi lokusi pa so lahko modificirani s kratkimi RNA. Prisotna sta tudi ostala dva tipa EMD.
- Devetnajst primerov pri glivah, za mnoge fenotipe in lokuse. Odkrili so primere vseh štirih tipov EMD.
- Osemindeset primerov pri rastlinah, na mnogih lokusih za mnoge lastnosti. Med 36 primeri so bili štirje rastlinski hibridi; v vseh so bili dedno spremenjeni mnogi lokusi. Genomski stres, kot sta hibridizacija in poliploidizacija, še posebno alopoliploidizacija, naj bi inducirali epigenetske spremembe v celotnem genomu in nekatere se prenesejo na naslednje generacije prek oznak na kromatinu in EMD na osnovi RNA. Pri dedovanju med generacijami prek spolnih celic niso našli dokazov za pozitivne povratne zanke in strukturno dedovanje.
- Sedemindvajset primerov pri živalih, od katerih jih nekaj vključuje mnogo lokusov. Tako kot pri rastlinah naj bi stres induciral mnoge epigenetske spremembe. Epigenetske variacije se prenašajo prek oznak na kromatinu in EMD na osnovi RNA; ni pa dokazov za dedovanje med organizmi prek spolnih celic na osnovi povratnih zank in strukturnega dedovanja.

In to je le začetek. Od te študije naprej so odkrili še dodatne primere, še posebno pri rastlinah. Raziskave dedovanja z metilacijo pri vrsti *Arabidopsis thaliana* kažejo, da se precejšen del metilacijskega vzorca genoma lahko deduje skozi mnogo generacij, medtem ko so nekatera območja

kratkorочно metilacijsko in epigenomsko nestabilna (Reinders s sod., 2009; Teixeira s sod., 2009).

Poleg epigenetskega dedovanja po celičnih linijah obstaja tudi poti prenosa s some na somo, ki ne sledijo ključni liniji. Prenos med telesi vključuje prenos snovi, ki vplivajo na razvoj, prek zaužitja fecesa, prek placente in mleka sesalcev in prek prenosa določenih kemičnih snovi v jajčne celice jajcerodnih živali in rastlin (Avital in Jablonka, 2000). Morfologija matere, kot je npr. velikost, lahko ovira razvoj potomcev in vodi do dednih in samovzdržujočih učinkov na ontogenetski razvoj (Gilbert in Epel, 2009). Pri vretenčarjih je socialno priučeno vedenje, ki ne zahteva prenosa snovi, pomemben izvor prenosljivih variacij (Avital in Jablonka, 2000). Interakcije v ontogenetskem razvoju med organizmi, ki tvorijo koherentne in stalne simbiozne skupnosti (Zilber-Rosenberg in Rosenberg, 2008), prav tako prispevajo k dedovanju s some na somo.

Dokazi kažejo, da se lahko organizmi odzivajo na spremembe v okolju tako, da spremenijo svoj ontogenetski razvoj in fenotip, včasih pa se lahko takšni plastični odzivi stabilizirajo in dedujejo. Še več, zdi se, da ti odzivi niso togo vnaprej "programirani" in se lahko organizem odzove na nove razmere tako, da sproži raziskovalen proces znotraj sebe (na primer na znotrajcelični ravni); ko najde odgovor, ki olajša stres zaradi spremenjenega okolja, se ta odgovor stabilizira in se lahko celo deduje. To so pokazali Braun in sodelavci (Stern s sod., 2007), ki so soočili spremenjene celice kvasovk, ki so imele spremenjen regulacijski sistem, z resnim in nepoznanim izzivom in opazovali, kako so se mu populacije prilagodile. Pomemben gen *HIS3* iz biosinteze poti histidina so postavili pod izključno regulacijo sistema za izrabo galaktoze. V gojišču, ki vsebuje le glukozo, so GAL-genii zavrti, prav tako pa tudi esencialni gen *HIS3*. Spremenjene celice so bile hudo prizadete, ko so rastle v gojišču brez histidina. Celice še nikoli niso regulirale ekspresije gena *HIS3* na podlagi dostopnosti vira ogljika, zato so za preživetje v mediju brez histidina potrebovale znaten prilagoditveni odgovor. Vendar jim je uspelo! Več kot 50 % populacije je premagalo izziv v le nekaj generacijah, prilagojeno stanje pa se je stabilno prenašalo naprej skozi stotine generacij. Zdi se, da se je v teh stresnih okoliščinah sprožil biokemični raziskovalni proces in med mnogimi regulacijskimi omrežji, ki so nastala, so se stabilizirala tista, ki so olajšala stres. Raziskovalni odgovor na stres, ki mu sledi stabilizacija, ko je rešitev najdena, je podoben nevronskega učenja s poskusom in napako. Tak tip odgovora je zelo verjetno splošna strategija na mnogih ravneh biološke organizacije. Takšen popolnoma nov plastičen odgovor ni "programiran" v genih in ga je nemogoče predvideti, razen v zelo širokem funkcionalnem smislu.



## Nazaj v prihodnost

Če se vrnemo na uganko o manjkajoči dednosti, je morda del odgovora nanjo to, da dednost ne biva v genotipu, ampak v epigenotipu, v celičnih omrežjih, ki so temelj genetskega in epigenetskega spomina ter dednosti. In če so ustrezna raven za preučevanje dedovanja kompleksnih bolezni in znakov epigenomska razvojna omrežja, potem ni presenetljivo, da podjetja za genetska testiranja ne morejo dobiti zelo doslednih rezultatov. Za zanesljivo oceno je treba testirati veliko število posameznikov, in ko je to končano, se lahko izkaže, da čeprav so res našli statistično značilno povezavo, je prispevek polimorfizmov enega nukleotida ali preučevanega gena k samemu dedovanju fenotipske značilnosti bolj skromen. To pa ne pomeni, da ne moremo raziskovati poti ontogenetskega razvoja, vključnih v pogoste kompleksne bolezni, kar nam bo pomagalo pri razvoju novih zdravil. Preučujemo jih lahko tako, da, kot je predlagal Goldstein (2009), iščemo zelo redke genetske variacije, ki imajo velik učinek in spremenijo arhitekturo pokrajine, ali da iščemo učinke hudih stresov iz okolja, ki spremenijo epigenetsko pokrajino. Glede na zadnjo strategijo bodo v ospredje raziskav prišli profili ekspresije genov v stresnih pogojih, ciljno pa bomo iskali epigenetske dejavnike, ki prispevajo k ohranjanju razvojnih poti med ontogenezo ali pa med generacijami.

Zelo očitno je, da ni vse v naših genih. Je tudi v naših izkušnjah (z začetkom v maternici), v izkušnjah in življenjskem stilu naših staršev ter v genetski in epigenetski zgodovini naših prednikov.

## LITERATURA

- Anway M. D., Cupp A. S., Uzumcu M., Skinner M. K. (2005): Epigenetic transgenerational actions of endocrine disruptors and male fertility. *Science* 308: 1466–1469.
- Anway M. D., Leathers C., Skinner M. K. (2006): Endocrine disruptor vinclozolin induced epigenetic transgenerational adult-onset disease. *Endocrinology* 147: 5515–5523.
- Avital E., Jablonka E. (2000): *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bernstein E., Allis C. D. (2005): RNA meets chromatin. *Genes Devel.* 19: 1635–1655.
- Cavalier-Smith T. (2004): The membranome and membrane heredity in development and evolution. V: Hirt R. P., Horner D. S. (ur.): *Organelles, Genomes and Eukaryote Phylogeny: An Evolutionary Synthesis in the Age of Genomics*. Boca Raton: CRC Press. 335–351.
- Fraga M. F. s sod. (2005): Epigenetic differences arise during the lifetime of monozygotic twins. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 102: 10604–10609.
- Gilbert S., Epel D. (2009): *Ecological Developmental Biology and Epigenesis: An Integrated Approach to Embryology, Evolution, and Medicine*. Sinauer.
- Goldstein B. D. (2009): Common genetic variation and human traits. *New England Journal of Medicine*, 360: 1696–1698.
- Grimes G., Aufderheide K. (1991): Cellular aspects of pattern formation: the problem of assembly. *Monographs in Developmental Biology* 22: 1–94.
- Henikoff S., Smith M. (2007): Histone variants and epigenetics. V: Allis D. C., Jenuwein T., Reinberg D., Caparros M.-L. (ur.): *Epigene-*

*tics*. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory Press. str.: 249–264.

- Jablonka E., Lamb M. J. (2005): *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. Cambridge, MA: MIT Press / slovenski prevod knjige: *Štiri razsežnosti evolucije* (2009), Zavod RS za šolstvo, Ljubljana, prevajalec: Nikolaj Pečenko.
- Jablonka E., Raz G. (2009): Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *Q Rev Biol.* 82(4).
- Nelkin D., Lindee M. S. (1996): *The DNA Mystique: The Gene as a Cultural Icon*. WH Freeman, New York.
- Reinders J., Wulff B.B., Mirouze M., Mari-Ordóñez A., Dapp M., Rozhon W., Bucher E., Theiler G., Paszkowski J. (2009): Compromised stability of DNA methylation and transposon immobilization in mosaic Arabidopsis epigenomes. *Genes and Development* 23: 939–950.
- Smits W. K., Kuipers O. P., Veening J. W. (2006): Phenotypic variation in bacteria: the role of feedback regulation. *Nature Reviews Microbiology* 4: 259–271.
- Stern S., Dror T., Stolovicki E., Brenner N., Braun E. (2007): Transcriptional plasticity underlies cellular adaptation to novel challenge. *Molecular Systems Biology* 3, članek št.: 106 doi:10.1038/msb4100147.
- Teixeira F. K., Heredia F., Sarazin A., Roudier F., Boccara M., Ciaudo C., Cruaud C., Poulain J., Berdasco M., Fraga M. F., s sod. (2009): A role for RNAi in the selective correction of DNA methylation defects. *Science* 323: 1600–1604.
- Waddington C. H. (1957): *The Strategy of the Genes: A Discussion of Some Aspects of Theoretical Biology*. London: Allen & Unwin.
- Wagner K. D., Wagner N., Ghanbarian H., Grandjean V., Gounon P., Czinn F., Rassoulzadegan M. (2008): RNA induction and inheritance of epigenetic cardiac hypertrophy in the mouse. *Developmental Cell* 14(6): 962–969.
- West-Eberhard M. J. (2003): *Developmental Plasticity and Evolution*. New York: Oxford University Press.
- Wickner R. B., Edskes H. K., Ross E. D., Pierce M. M., Baxa U., Brachmann A., Shewmaker F. (2004): Prion genetics: New rules for a new kind of gene. *Annual Review of Genetics* 38: 681–707.
- Zilber-Rosenberg I., Rosenberg E. (2008): Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: the hologenome theory of evolution. *FEMS Microbiol Rev* 32: 723–735.



## The charms and perils of genetic astrology

The view that has dominated biological thought in general and evolutionary biology in particular from the 1940's and until the beginning of the 21<sup>st</sup> century has been focused on the gene. Development was seen as the product of genes' action, and ecology as the context for the natural selection of genes. This is well reflected in textbooks of evolutionary biology and in popular books like the *Selfish Gene*. The domination of the gene and its material incarnation, the DNA, has led, as Nelkin and Lindee (1995) have noted, to DNA being perceived as the secular equivalent of the soul. But since, unlike the soul, DNA can be sequenced, this view has been soon translated into future-telling. In 1989, for example, James Watson declared: 'We used to think our fate was in the stars. Now we know in large measure, our fate is in our genes.'

And soon enough, the time of genetic horoscopes has arrived.

Last year (2008) the company GenePlanet launched DNA analysis on the Slovenian market. It promises to tell you about your specific disease risks, about your sensitivity to various medications, about your talents and about your ancestry. Again and again the following slogan appears: **Discover your genes, know yourself!** And then after a question (How hard is it for me to quit smoking? Which medications work for me? Will I gain weight if I eat fatty foods? Who are my ancestors?) a large announcement is seen: **“It’s all in your genes!”** (<http://www.geneplanet.com/>)

Knowing oneself does not require too much meditation and introspection any more. We are modern people living in the 21<sup>st</sup> century, not Greeks in ancient Athens. Instead of discussing philosophy and studying geometry, you scratch some cells from the inside of your cheek, deposit them into a test-tube and send it to the company. After a while, for a modest sum of 400 Euros (special offer), you get your genetic horoscope: its all there – what your health risks are, what your hidden and apparent talents are, whether you can become a sprinter or a marathon runner, and many other wonderful things. Wiser and more realistic you return to you daily life, to live them in more responsible and fulfilling way. Future possibilities are unraveled: “It’s all in your genes !”

What exactly is in your genes? If we take two people with identical genes (e.g. identical twins) who live in more or less the same environment, will they have identical futures? If we clone a human being will the cloned person develop identical propensities as those of the originator of its DNA? And if not, why not? If it’s not all in your genes, where else does “it” (you) come from? If, indeed, it is possible to read your future prospects by reading your DNA sequence this would be a great thing, but it may be irresponsible if some of the underlying assumptions are wrong. You may get the wrong advice.

I must start by stating very clearly that there are cases where genetic counseling on the basis of DNA testing is enormously useful. There are “monogenic” diseases – diseases for which the presence or absence of symptoms depends on which alleles of one particular gene are present. Knowing which allele one has can be then very informative and lead to important existential decisions (such as whether or not to abort a fetus that will develop into a terribly sick and long-suffering baby, doomed to die). Tay-Sachs disease, which is relatively common among Askenazi Jews, is such a monogenic disease, and thankfully, simple blood tests help in giving important counselling to pregnant mothers. However, such simple monogenic diseases are, thankfully, not very common: they make up less than 2 percent of all

the diseases that are known to have a genetic component. For the remaining 98 percent of “genetic” disorders, the presence or absence of the disease and its severity are influenced by many genes and by the conditions in which a person develops and lives. And it is about the complex metabolic diseases, as well as the interesting cognitive traits that are influenced by many genes, that the genetic testing companies promise to provide their horoscopes.

Last year, a British journalist (Sunday Times 8<sup>th</sup> September 2008) decided to see how compatible are the answers of three different genetic testing companies (GeneticHealth, a British firm, deCODEme, based in Iceland and American group 23andMe) about the health prospects written in his DNA. The results were a little baffling.

This is part of what he was told:

*deCODEme said my risk of developing exfoliation glaucoma, which causes loss of vision, was 91 % below average. Yet according to 23andMe, I was 3.6 times more likely to get it than average.*

*For age-related macular degeneration, deCODEme put my risk at 20 % lower than average, while 23andMe said it was 62 % higher.*

*According to deCODEme, my risk of developing Alzheimer’s was 74 % above average, while GeneticHealth said my genes were associated with “a fourfold increased risk of developing Alzheimer’s disease by your late 80s”.*

*According to deCODEme, my risk of a heart attack, angina or sudden cardiac death is 54.8 %, which is 6 % above average. By contrast, 23andMe said my risk of a heart attack between the ages of 45 and 84 was 17.5 %, below average. Yet another assessment came from Paul Jenkins, the clinical director of GeneticHealth, who said my risk of cardiovascular disease was “low to moderate”. (<http://www.timesonline.co.uk/tol/news/uk/science/article4692891.ece>)*

Clearly the situation is not very good. There may be many reasons for that (for example, different data bases used by the different companies). But there may be something about the assumptions made that is inherently problematic.

So let us make the assumptions of the genetic horoscope companies clearer. The assumption is that genetic differences between individuals, differences between the base sequence of their DNA, are the most important reasons for the phenotypic, visible, differences between them. If you have allele A1 you will be prone to disease X, and if you have allele B2 you are likely to develop skill Y. A difference in a given gene, it is assumed, makes a difference at the level of the phenotype. Of course the gene’s effects can be somewhat modified by the environment (diet, exercise).

However the gene represents a program which the environment only *triggers*. The gene is assumed to be switched on or off by different conditions (e.g. “on” in environment 1, “off” in environment 2). Adaptation to unanticipated novelty which is not already embedded in the program is not possible. Nor is developmental plasticity very extensive, for if it is, a lot more than the DNA sequence would be necessary to anticipate the future.

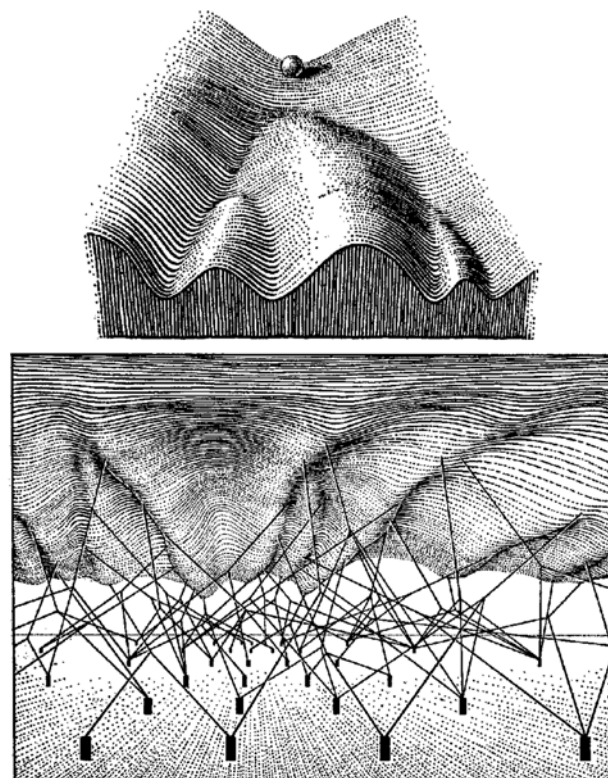
How extensive is plasticity? Does a difference in a single gene usually make a large phenotypic difference? Or is it differences in many genes that make a phenotypic difference? And if so, how many? And are genetic differences making the same phenotypic difference in different conditions? What conditions? How many types of conditions? Whose conditions? Are the conditions your own developmental conditions? Your parents'? Your more remote ancestors'? These are crucial questions, so let us look at them. Let us first start with what we have learnt about the complex relations between genes and traits.

## Genetic networks

We have learnt quite a lot about gene interactions during the last two decades, and it is common for geneticists these days to talk not about single genes and their effect on traits, but about *gene networks*. The regulatory architecture of gene networks is a focus of study, and it is clear that the organization of the network is essential for understanding the relation between the genetic and phenotypic level. The identity of a single network component may be unimportant in many cases. Even the absence of a network component may not make a difference at the phenotypic level. We know that many knockout mutations are selectively neutral, having no visible effect on the phenotype.

Although the molecular techniques used are relatively recent, these insights are not really new. In the 1940's and 1950's the British embryologist and geneticist Conrad Waddington depicted developmental processes as a complex landscape of hills and branching valleys, descending from a high plateau (Figure 1). In this “epigenetic landscape” (as he called it), the plateau represents the initial state of the fertilized egg, and the valleys are developmental pathways leading to particular end states, such as a functioning heart. A small part of an epigenetic landscape is shown in the upper part of the figure below, and the bottom part shows a kind of X-ray view through the landscape, which shows how it is shaped by the tensions on a network of guy ropes attached to its undersurface. The guy ropes represent the products of genes, and the genes are the pegs in the ground. A gene network is formed, and its structure determines how well it will withstand external impacts (changes in the environment) and internal changes (muta-

tions), and whether it can change as a result of internal and external inputs.



**Figure 1:** Waddington's pictures of epigenetic landscapes. His legend for the upper picture began “Part of an epigenetic landscape. The path followed by the ball, as it rolls down towards the spectator, corresponds to the developmental history of a particular part of the egg.” The lower picture had the legend “The complex system of interactions underlying the epigenetic landscape. The pegs in the ground represent genes; the strings leading from them the chemical tendencies which the genes produce. The modeling of the epigenetic landscape, which slopes down from above one's head towards the distance, is controlled by the pull of these numerous guy ropes which are ultimately anchored to the genes.” (Figure from C.W. Waddington, *The Strategy of the Genes*, London, Allen and Unwin, 1957, pp. 29, 36.)

In “Evolution in Four Dimensions” Marion Lamb and I discussed a study of a genetically complex common metabolic disease, coronary artery disease, and the role played by some alleles at an important relevant locus, APOE (Jablonska and Lamb 2005 and references therein). Our discussion was based on the analysis of an American population made by Alan Tempelton, a well-known population geneticist. The APOE locus codes for a protein (apoprotein E, or apoE) that helps to carry fats around in the blood. This locus has three common alleles: allele 2, allele 3, and allele 4. The three alleles are associated with differences in the incidence of coronary artery disease. The three most common genotypes are 2/3, 3/3, and 4/3 and in this population people with genotype 3/3 have a below-average chance of developing the disease, those with genotype 2/3 are average, and people with genotype 3/4 are twice as li-

kely as the average person is to suffer from coronary heart disease. Since the apoE molecule helps to transport cholesterol around in the blood, and the population surveys have shown that people with allele 4 do have, on average, high cholesterol, the conclusion that allele 4 leads to high cholesterol seemed logical. However, the combination of high cholesterol and allele 4 is not the worst possible combination. Having allele 2 and high cholesterol leads to the highest probably of coronary artery disease, while having high cholesterol and a 3/3 genotype leads to average disease risk (like that of people with normal level of cholesterol)! Moreover, APOE is just one locus out of more than a hundred that affect the development of this disease, and environmental conditions (e.g. diet, exercise) also have an effect. The complex interrelationships among genes and environment in this case, as in others, means that we cannot just add the average effects of genes together and from this predict what a person's strengths and weaknesses will be.

A recent and extensive discussion in the *New England Journal of Medicine* (April 2009, volume 360 (17)), was centered around a related issue: how well do genetic association studies predict a given measure of a trait, such as height? In other words, can we infer, on the basis of the genes that we have found to be associated with height (there are 20 genes known at present) how tall an individual is likely to be?

It turns out that although the heritability of height is quite high (80 %), the 20 genes (or rather SNPs, single nucleotide polymorphisms) explain only 3 % of its heritability. If we extrapolate from this 3 %, it was estimated that approximately 93,000 SNPs are required to explain 80 % of the population variation in height. A similar result is found for Diabetes type II and many other traits. David Goldstein, the director of the Center for Human Genome Variation, Institute for Genome Sciences and Policy in Duke University, concludes: "If effect sizes were so small as to require a large chunk of the genome to explain the genetic component of a disorder, then no guidance would be provided: in pointing at everything, genetics would point at nothing." (Goldstein, 2009)

So is the sum total of the heritability residing in the specific detailed configuration of the whole genome of the individual? If so, maybe one should try to discover *different types* (not too many types) of *network architectures*, rather than focus on the component units. Maybe when the number of identical genes is beyond a certain threshold, a particular network organization is generated, and this affects the formation of a corresponding epigenetic landscape. If so, it is the genetic architectures underlying distinct landscapes that are of interest, rather than the individual genes involved. And perhaps the formation of particular epigenetic landscapes and their heritability is not just due

to DNA sequence variation, but to another type of heritable variation as well, to *heritable epigenetic variation*, which may be the result of plastic, dynamic responses to critical environmental conditions in ancestors. If this may be part of the answer, a few words about this possibility, the possibility of inheriting environmentally induced (plastic) responses, are necessary.

## Plasticity and epigenetic inheritance

Plasticity is defined as the ability of one genotype to generate different phenotypes depending on environmental cues that act as inputs into the organism's development (West-Eberhard 2003). Genetically identical animals can have different appearances (morphs) depending on the environment to which they or their ancestors were exposed. For example, identical twins can be rather different and have different fates; for example they can be discordant for various diseases (e.g. diabetes, schizophrenia). Why this is so is not always clear. Sometimes it is different childhood or adult life experiences, sometimes it is something that presumably happened in the womb, and often we cannot pin point the reason/s. But we are beginning to learn about the mechanisms involved in generating some of the persistent plastic responses (Jablonka and Lamb 2005, Gilbert and Epel 2009). They are called epigenetic mechanisms, and they can sometimes lead to epigenetic inheritance.

Epigenetic inheritance occurs when environmentally-induced and developmentally-regulated variations, or variations that are the result of developmental noise, are transmitted to subsequent generations of cells or organisms (Jablonka and Lamb, 2005). The term "epigenetic inheritance" is used in two ways, a broad way and a narrow way. *Epigenetic inheritance in the broad sense*, is the inheritance of any developmental variations that do not stem from differences in DNA sequence or persistent inducing signals in the present environment. This includes cellular inheritance through the germline, and soma-to-soma information-transfer that by-passes the germline: for example, soma-to-soma transmission through developmental interactions between mother and embryo, or through observation-based social learning. *Epigenetic inheritance in the narrow sense* is cellular epigenetic inheritance, where the cell is the unit of transmission, and variations that are not the result of DNA differences are transmitted from mother cell to daughter cell. Cellular epigenetic inheritance occurs during cell division in prokaryotes, mitotic cell division in the soma of eukaryotes, and sometimes during the meiotic divisions in the germline that give rise to sperm or eggs. In this latter case offspring inherit epigenetic variations through the germline.

Marion Lamb and I distinguish between four types of cellular epigenetic mechanisms:

- (i) *Self-sustaining feedback loops.* Gene products act as regulators that directly or indirectly maintain their own transcriptional activity. Such positive feedback can lead to the transmission of these products during cell division, resulting in the same states of gene activity being reconstructed in daughter cells. Alternative and heritable cell phenotypes can be generated, and this is indeed seen in fungi, bacteria and other microorganisms (Smits *et al.*, 2006).
- (ii) *Structural inheritance.* Cellular structures act as templates for the production of similar structures in daughter cells, which then become components of daughter cells. This type of templating is seen in prion-based inheritance in fungi (Wickner *et al.*, 2004), the inheritance of cortical structures in ciliates (Grimes and Aufderheide, 1991), and the reconstruction of what Cavalier-Smith (2004) calls “genetic membranes”.
- (iii) *Chromatin marking.* Chromatin marks are proteins and small chemical groups that are attached to DNA and influence gene activity. Relicts of these marks segregate with the DNA strands after replication, and nucleate the reconstruction of similar marks in daughter cells (Henikoff and Smith, 2007). Chromatin marks include modifiable histone and non-histone proteins that are non-covalently bound to DNA, methyl groups that are covalently bound to the DNA, and patterns of bound non-histone proteins. Methylation patterns are different in different cell types, and are different in imprinted genes. Identical twins are born having similar patterns of methylation, but as the twins age they grow more and more different (Fraga *et al.*, 2005). Methylation patterns and other chromatin marks can be also inherited between generations. The inheritance of a testis disease in male rats (for 6 generations so far) following a single injection of their ancestral great-grandmother with vinclozolin, is based on the inheritance of chromatin (methylation) marks. The heritable effects of maternal under or over nutrition during pregnancy also involve the transmission of chromatin (methylation) marks between generations (Anway *et al.*, 2005, 2006, Crews personal information).
- (iv) *RNA-mediated inheritance.* Transcriptional states are induced and are actively maintained through interactions between small, transmissible, RNA molecules and the mRNAs or the DNA/chromatin regions with which they pair. Such interactions can be transmitted between cell and organism generations through an RNA-replication system, via the interaction of the small RNAs with chromatin, which leads to heritable modifications of chromatin marks and (Bernstein and Allis, 2005). An example is the inheritance of a heart disease induced by the injection of small RNAs, which

are then transmitted for at least 2 generations (Wagner *et al.*, 2008).

Between-generations epigenetic inheritance is not rare. In a recent survey Jablonka and Raz (2009) found over 100 cases of epigenetic inheritance in 42 species:

- Twelve cases of epigenetic inheritance in bacteria. Most were of self-sustaining loops, but examples of chromatin marking and structural inheritance were also found.
- Nine cases in protists. Most were in ciliates, where structural inheritance (the transmission of cortical morphologies) is common, and all loci may be modified through the RNA-mediated EISs. The other two types of EISs were also found in protists.
- Nineteen cases in fungi, involving many phenotypes and loci. Examples of all four types of EISs were found.
- Thirty-eight cases in plants, involving many loci and many traits. Among the 36 cases, four were in plant hybrids, and in all of these many loci were heritably modified. Genomic stresses such as hybridization and polyploidization, especially allopolyploidization, seem to induce genome-wide epigenetic changes, some of which are transmitted between generations through the chromatin-marking and the RNA-mediated EISs. No evidence was found for gametic between-generation inheritance based on self-sustaining loops and structural templating.
- Twenty-seven cases in animals, some of which involved many loci. As with plants, stress seems to induce multiple epigenetic changes. Epigenetic variations were transmitted through the chromatin marking and the RNA-mediated EISs; and there was no evidence for between-organism gametic inheritance based on self-sustaining loops and structural templating.

And this is just the beginning. Since we conducted this survey there are additional cases, especially in plants. Studies of methylation inheritance in *Arabidopsis thaliana* show that a considerable part of the genome’s methylation patterns can be inherited for many generations, while other regions show short term methylation and epigenomic instability (Reinders *et al.*, 2009; Teixeira *et al.*, 2009).

In addition to epigenetic inheritance in cell lineages there are also soma-to-soma routes of transmission that by-pass the germline. Soma-to-soma transmission includes transmitting substances that affect development through feces ingestion, through the placenta and milk of mammals, and through the soma-dependent deposition of specific chemicals in the eggs of oviparous animals and plants (Avital and Jablonka, 2000). Maternal morphological features, such as

size, can constrain offspring development and lead to heritable and self-perpetuating developmental effects (Gilbert and Epel, 2009). For vertebrates, socially-learned behaviors that do not require the transfer of materials are an important source of transmissible variations (Avital and Jablonka, 2000). Developmental interactions among organisms that form coherent and persistent symbiotic communities (Zilber-Rosenberg and Rosenberg, 2008), also contribute to soma-to-soma inheritance.

The evidence suggests that organisms can respond to changing environments by changing their development and their phenotypes, and sometimes these plastic responses can be stabilized and inherited. Moreover, it seems that the responses are not “programmed” in any rigid way, and that the organism can respond to new conditions by launching an exploration processes at the intra-organismal level (for example at the intracellular level); when a response which relieves the stress of the changed environment is found, this response is stabilized and may even be inherited. This was shown by Braun and his colleagues (Stern *et al.*, 2007), who confronted yeast cells with a rewired regulatory circuit with a severe and unforeseen challenge, and studied how the population adapted to it. They placed the essential *HIS3* gene from the histidine biosynthesis pathway under the exclusive regulation of the galactose utilization system. In a glucose containing medium the *GAL* genes are repressed and so is (in these rewired cells) the essential *HIS3* gene. The rewired cells were severely challenged when they lived in a medium lacking histidine. The cells never had the *HIS3* gene regulated by carbon sources availability, so a substantial adaptive response was required for them to survive in a histidine-lacking medium. However, the cells did manage! Over 50 % of the population overcame the challenge within only a few generations, and the adapted state was propagated stably for hundreds of generations. It seems that a biochemical exploration process was initiated under these stressful conditions, and among the many regulatory networks that emerged, those that relieved the stress were stabilized. This exploratory response to a new stress followed by stabilization when a solution is found, is similar to neural learning by trial and error. It is likely that this type of response is a general strategy which is applied at many levels of biological organization. This type of entirely novel plastic response is not “programmed” in a gene, and is impossible to predict expect in a very broad functional sense.

## Back to the future

If we return to the puzzle of the missing heritability, then maybe part of the answer to this puzzle is that it resides not in the genotype, but rather in the epigenotype, in the cellular networks that underlie genetic and epigenetic memory

and heredity. And if indeed the epigenomic developmental networks are the relevant level of analysis for studying the heritability of complex diseases and traits, then it is not surprising that the genetic testing companies cannot produce very consistent results. For a reliable estimate, a very large number of tested individuals is necessary, and once this is done it is likely to transpire that although a statistically reliable association is indeed found, the contribution of the SNP or even the actual gene to the trait’s heritability is rather modest. This does not mean that we cannot study the developmental pathways involved in common complex diseases which will help us design new medications. We can study them either by looking, as Goldstein (2009) has suggested, at very rare genetic variants which *do* have large effect and change the architecture of the landscape, or by looking at the effects of severe environmental stressors that alter the epigenetic landscape. According to this latter strategy gene expression profiles in the stressful conditions will be the focus of study, and the epigenetic factors that contribute to the persistence of the developmental trajectories during ontogeny, or between generations, would be specifically targeted.

Very obviously it is not all in our genes. It is also in our experiences (beginning in the womb), in the experiences and life style of our parents, and in the genetic and epigenetic history of our ancestors.

## REFERENCES

- Anway M. D., Cupp A. S., Uzumcu M., Skinner M. K. (2005): Epigenetic transgenerational actions of endocrine disruptors and male fertility. *Science* 308:1466-1469.
- Anway M. D., Leathers C., Skinner M. K. (2006): Endocrine disruptor vinclozolin induced epigenetic transgenerational adult-onset disease. *Endocrinology* 147: 5515-5523.
- Avital E, Jablonka, E (2000): *Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bernstein E., Allis C. D. (2005): RNA meets chromatin. *Genes Devel.* 19: 1635-1655.
- Cavalier-Smith T. (2004): The membranome and membrane heredity in development and evolution. In: Hirt R. P., Horner D. S. (eds.): *Organelles, Genomes and Eukaryote Phylogeny: An Evolutionary Synthesis in the Age of Genomics*. Boca Raton: CRC Press. 335–351.
- Fraga M. F. et. Al (2005): Epigenetic differences arise during the lifetime of monozygotic twins. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 102: 10604–10609.
- Gilbert S., Epel D. (2009): *Ecological Developmental Biology and Epigenesis: An Integrated Approach to Embryology, Evolution, and Medicine*. Sinauer
- Goldstein B. D. (2009): Common genetic variation and human traits. *New England Journal of Medicine*, 360: 1696-1698.
- Grimes G., Aufderheide K. (1991): Cellular aspects of pattern formation: the problem of assembly. *Monographs in Developmental Biology* 22:1-94.
- Henikoff S., Smith M. (2007): Histone variants and epigenetics. In: Allis D. C., Jenuwein T., Reinberg D., Caparros M.-L. (eds.): *Epigenetics*. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory Press. pp: 249-264.
- Jablonka E., Lamb M. J. (2005): *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. Cambridge, MA: MIT Press.



## Sodelovanje - uspešni princip v živem svetu *Cooperation – a successful principle in the living world*

**Volker Storch**

University of Heidelberg, Department of Zoology, Im Neuenheimer Feld 230, D-69120 Heidelberg, Nemčija;  
volker.storch@zoo.uni-heidelberg.de

Leta 1859 je izšlo pomembno delo Charlesa Darwina z naslovom O izvoru vrst, ki je bilo takoj razprodano. Delo je bilo plod desetletnega natančnega znanstvenega raziskovanja, ki je temeljilo predvsem na materialu, ki je bil zbran na potovanju okoli sveta z ladjo Beagle. Delno obravnava tudi zgodovino avtohtonih britanskih organizmov. V svojem delu je Charles Darwin že nakazal, da bodo njegove misli imele daljnosežne posledice za človeštvo. Leta 1871 je izšlo njegovo delo z naslovom Izvor človeka.

Darwinovo delo je pozitivno sprejela večina naravoslovnih znanstvenikov in iz današnje perspektive lahko rečemo, da – poleg Kopernika – noben znanstvenik ni imel takega vpliva na sodobni znanstveni pristop, kot ga je imel Charles Darwin.

Katere so bile njegove središčne ideje?

Bogastvo današnjih vrst izvira iz prednikov, ki so ohranjeni v obliki fosilov.

Vsi danes živeči organizmi – in enako lahko predvidevamo za njihove prednike – se veliko preveč razmnožujejo, kot bi bilo potrebno za obstoj populacije. Če vsi potomci preživijo, je tako lahko v kratkem času uničena naravna osnova obstoja živalske populacije. Par rib lahko naredi več milijonov potomcev v enem drstenju. Mnoge živali ustvarijo več kot eno generacijo letno in tako lahko npr. žuželke v kratki rastni sezoni požrejo vso svojo hrano.

Proizvodnja velikega števila potomcev je temeljno načelo živega sveta (sistema), a vzdrževanje statusa quo je prav tako eno od načel. Tukaj je Darwin odkril načelo naravne selekcije. Selekcija pomeni, da bo le nekaj potomcev preživelo, ne pa vsi. Biologi danes razložajo, kako malo potomcev bo preživelo. Organizmi, ki so podvrženi r-selekciji, proizvajajo veliko količino potomcev, vendar jih velika večina umre, preden dosežejo spolno zrelost. To npr. velja za listne uši in vodne bolhe. Listne uši lahko naselijo določene rastline v zelo kratkem času, vodne bolhe pa ribnike. Tako žuželke kot raki, pa so v poletnih mesecih zastopani samo s samicami, ki se zelo hitro razmnožujejo. Jeseni, ko se pojavijo tudi samci, pa samice odložijo oplojena jajčeca.

Nasprotno pa se pri k-selekciji pojavlja zelo malo potomcev, v katere njihove matere vlagajo zelo veliko. Večina od njih se bo sposobna razmnoževati. V tem drugem primeru potomec dlje časa preživi v maternici, saj je nosečnost daljša. Traja lahko celo več kot eno leto. Nova nosečnost tako nastopi šele po daljšem času. To npr. velja za velike vosate kite.

Kje in kako je določeno, kateri posameznik bo preživel selekcijo in čigavi geni se bodo prenesli naprej? Darwinovo načelo je »preživetje najsposobnejših«. V tem primeru se genski sklad – kot temu danes rečemo – spreminja iz generacije v generacijo. Za nazaj lahko zasledimo, da je vzdrževanje statusa quo tipično za kratka časovna obdobja, medtem ko se na daljša obdobja flora in fauna precej spremenita.

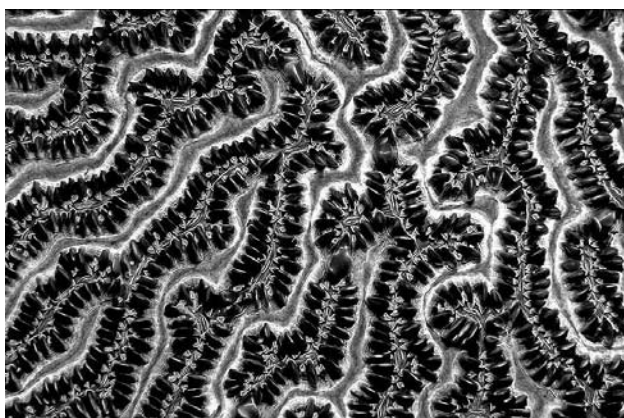
Preživetje najsposobnejših ali boj za obstanek sta bila vedno predstavljena kot spopad. Spopad obstaja, predvsem pri živalih s spolnim dimorfizmom. Tak primer so ljudje, govedo in sesalci z rogovjem. Samci so po navadi večji in močnejši kot samice, tako da se dvoboj lahko konča smrtno ali je obreden. Razširjen je tudi popolnoma drugačen način: majhen premik v pogostosti gena iz ene generacije v naslednjo, ki nastane zaradi zunanjih ali notranjih dejavnikov. Notranji dejavniki so mutacije in nove kombinacije genov, zunanji dejavniki pa so lahko pritiski predatorjev, temperatura, slanost, precipitacija, pH itd. in so lahko biotski ali abiotski. Vzroka za selekcijo sta dva: tako imenovana naravna selekcija in spolna selekcija. Spolna selekcija je npr., da samice veliko vlagajo v naslednje generacije (nosečnost, proizvodnja jajc bogatih z rumenjacom) in tudi same izberejo partnerja.

V naslednjih predstavitev so omenjeni primeri, pri katerih je sodelovanje med različnimi vrstami pripeljalo do posebnega uspeha. Sodelovanja in altruističnih tendenc znotraj vrst pa ta prispevek ne obravnava (za to glej Dugatkin, 1997).

Iz današnjega zornega kota lahko rečemo, da nobena žival ne preživi brez posebnih sodelujočih partnerjev. V nekaterih primerih so taka sodelovanja celo spremenila Zemljo in prinesla nove pokrajine. Torej niso bile vpletene samo



populacije in vrste, temveč veliko večji sistemi, biocenoze, ekosistemi in pokrajine, vključno z obsežnimi območji oceanskega dna. Če gledamo naselitev arealov kot kazalnik za uspeh organizmov, potem nedvomno lahko rečemo, da koralni grebeni igrajo pomembno vlogo. V današnjem času grebeni v tropskih morjih obsegajo približno 600.000 km<sup>2</sup>. Pomembni gradniki so trde korale (Scleractinia, slika 1), ki živijo v simbiozi z enoceličnimi algami. Živali v tem sodelovanju skrbijo za oskrbo z amoniakom, rastlina pa priskrbi ogljikove hidrate ali druge organske snovi. Kalcijev karbonat, ki tvori osnovo grebenov in lahko doseže velikost nekaj kilometrov, pa nastane kot stranski produkt. Osnova grebena je bila ponekod zgrajena kot gora, kot npr v Alpah. Veliko prebivalcev grebena ravno tako živi skupaj z enoceličnimi algami in proizvaja kalcijev karbonat, denimo orjaška zeva (Tridacna). Luknjičarke (foraminifere) in mreževci (radiolaria) so najpomembnejši gradniki morskih sedimentov širom sveta. Obe skupini pogosto živita skupaj z enoceličnimi algami. Luknjičarke proizvajajo kalcijev karbonat in so odgovorne za gradnjo skoraj polovice morskih sedimentov krednih tal. Mreževci proizvajajo kremen in gradijo sedimente v globokih morjih in blizu polov v mrzlih vodah (Hempel s sod., 2006).



**Slika 1:** Meander koralna – Kamniti koralnjaki (Scleractinia) so glavni gradniki današnjih koralnih grebenov.

V mnogih primerih medvrstno sodelovanje pomaga živalim ohranjati njihovo integriteto. Živali na površini nimajo parazitov. Prokarioti proizvajajo sekundarne metabolite, ki se selektivno absorbirajo v osrednjo zdrizasto plast (mezogleja) dolgoživečih seslnih spužev. Tudi dolgo živeči ožigalkarji se branijo s strupi, ki jih izdelujejo sami v ožigalki (nematocisti). Iglokožci, ribe in druge mehkokožnate v vodi živeče živali vsega tega niso sposobni in se morajo sami očistiti. Poznamo več sto povezav (asociacij), kjer živali čistijo druge živali, npr. ribe in dekapodni raki. V tropskih morjih so neke vrste »brivski saloni«, kjer se različne ribe postavijo v vrsto za čiščenje.



**Slika 2:** Riba triggerfish dovoli dvema vrstama čistilnih rib iz skupine Labroides, da ji očistita škрге



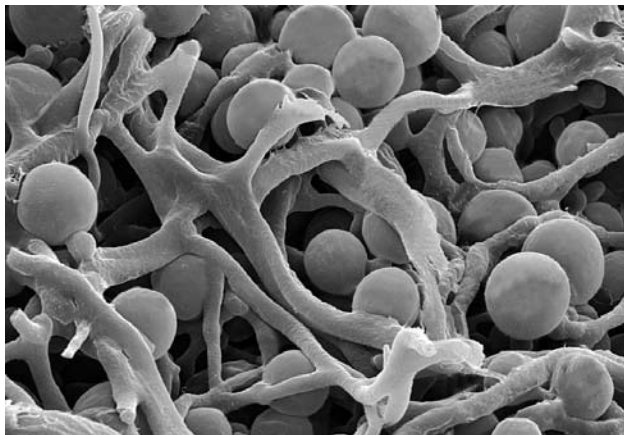
**Slika 3:** Termiti svoje bivališče zgradijo v sodelovanju z bičkarji in bakterijami.

Nadalje, sodelovanje omogoča tudi prebavo. To sodelovanje je posebno izrazito pri termitih (slika 3), ki jih naseljujejo enocelični bičkarji, ki se nahajajo v posebnem delu črevesja. Ti bičkarji v sodelovanju z bakterijami omogočajo razgradnjo lignina. Če umrejo bičkarji, tudi termiti ne preživijo. Podobno prežvekovalci razgrajujejo celulozo v hrani. Migetalkarji, ki živijo v njihovih želodcih, omogočajo – s pomočjo bakterij – prebavljivost hrane. Danes je splošno znano, da v prehranjevalnem traktu človeka živi več prokariotov, kot je vseh celic v telesu. Lahko bi našli še veliko podobnih primerov. Sklenemo lahko, da vse živali za prebavljajne potrebujejo prisotnost in sodelovanje drugih organizmov v njihovih prebavilih.

V mnogih primerih sodelovanje vodi v čisto nov razvoj. Najbolj prepričljiv primer so lišaji, ki so sestavljeni iz gliv in enoceličnih alg ali cianobakterij. Lišaji živijo skoraj v vseh kopenskih ekosistemih, vključno z Antarktiko, uspevajo na morski obali, lahko so tudi vodni.

Raznolikost današnjih cvetnic ne bi bila mogoča brez oprasitve, posebno z žuželkami kot tudi s ptiči in sesalci. Cvet in oprasivalec sta šla skozi dolgo skupno evolucijo. Veliko cvetov potrebuje zelo posebne oprasovalce. Če teh oprasovalcev

valcev ni, lahko rastline izumrejo (Buchmann in Nabhan, 1996).



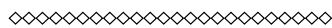
**Slika 4:** Vrstična elektronska mikroskopija notranjosti lišajev, ki kaže globularne alge in občutljivo glivno mrežo cevč.

Prenos (transport) je še en primer za obsežno sodelovanje. Mrtva telesa in iztrebki se morajo razkrojiti, do končnega produkta, ki so minerali, tako da ekosistemi ostanejo nepoškodovani. Mrtva telesa in iztrebki privlačijo mnogo žuželk, ki imajo druge pomembne organizme, ki so nujno potrebni za razkroj, obenem pa jih pripeljejo do naslednjega izvora hrane. Hrošči prenašajo gliste in pršice kot tudi bakterije in tako omogočajo zaprtje biokemijskega kroga (Storch and Welsch, 2004, 2007).

Na koncu pa še podmena: Nobena žival, vključno z današnjim človekom, ni sposobna preživeti brez medvrstnega sodelovanja. Če je le-to v kritičnem stanju, se vsi lahko soočimo z globalnimi okoljskimi problemi (Gore, 1993).

## LITERATURA

- Buchmann S. L., Nabhan G. P. (1996): *The Forgotten Pollinators*. Island Press, Washington DC.
- Dugatkin L. A. (1997): *Cooperation Among Animals. An Evolutionary Perspective*. Oxford University Press.
- Gore A. (1993): *Earth in the Balance*. Plume, New York.
- Hempel G., Hempel L., Schiel C. (eds.) (2006): *Faszination Meeresforschung*. Hauschild, Bremen.
- Storch V., Welsch U., Wink M. (2007): *Evolutionsbiologie*. Springer, Heidelberg.
- Storch V., Welsch U. (2004): *Systematische Zoologie*. Spektrum, Heidelberg.



In 1859 Charles Darwin's magnum opus "On the Origin of Species" was released and was already out of print on the day of appearance. This work was preceded by decades of precise scientific research, which concerned mainly the material which was collected on the journey round the world with the ship "Beagle". Partly it concerned the natural history of native (British) organisms. In his works of 1859 Charles Darwin was already indicating that his thoughts would have far reac-

hing consequences for mankind. In 1871 his works about this topic was published: "The Descent of Man".

Darwin's works were positively received by most of the natural scientists and from today's perspective we can say that besides Copernicus no one else has influenced our modern scientific world view as much as the autodidact Charles Darwin did.

What were his central ideas?

The richness of today's living organisms has its predecessors in the history of the Earth which are preserved as fossils.

All organisms that live today – and the same we can assume for their predecessors – reproduce much more than it would be necessary for keeping the population. Indeed the natural basis of existence of an animal population would be destroyed in a short time if all progenies survived. A pair of fish can produce millions of progenies in a spawn period. Many animals pass through more than one generation in a year, so that in the few months of a vegetation period the food basis of herbivorous insects can be destroyed in a short time.

Producing too many progenies is a principle of the living world, but the keeping of the status quo is such a principle, too. In this point, Darwin discovered the principle of natural selection. Selection means that only a few of the progenies will survive, not all of them. Biologists differentiate today, somehow schematically, how few of them survive. Organisms which underlie r-selection, produce a big amount of progenies, but most of them die before they reach sexual maturity. This is true for aphids and water fleas, for example. Aphids may conquer certain plants in a very short time, water fleas do the same with ponds. Both the insects and the crustaceans are represented in the summer months only by females which propagate at a high speed. In fall, males come into existence and females lay fertilized eggs.

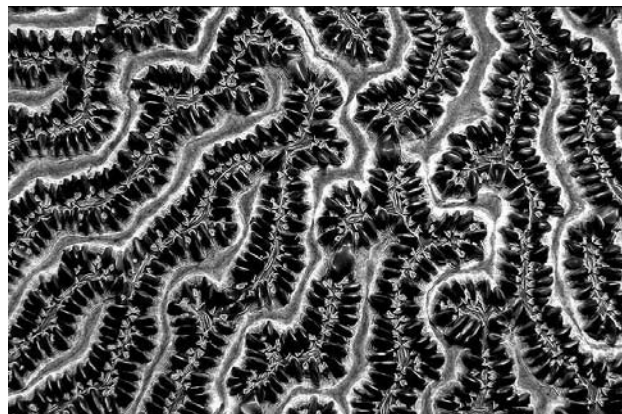
In contrast, k-selection means: very few progenies in which the mother invests very much. Most of them will be able to reproduce. In this second case, the progenies are carried in a long gravidity in the womb. This can last longer than one year, a new gravidity then can only happen after a long period of time. This is true for the big baleen whales, for example.

Where and how is decided which individuals will survive within selection and will pass on their genes? Darwin states the "survival of the fittest". In this way, the gene pool – as we call it nowadays – is changed from one generation to the next. In short periods of time, the keeping of the status quo seems to be typical, over longer periods flora and fauna change a lot, as it can be traced back.

The survival of the fittest or the struggle of life has often been presented in a somehow biased way as a fight. This fight does exist, especially in animals with sexual dimorphisms. Human beings, cattle and mammals with antlers are examples for that. The male sex is mainly bigger and stronger than the female, such fights can end fatal or are ritualized. But a totally different modus is widely spread: a small shift of the gene frequency from one generation to the next which may be caused by several internal and external factors. Internal factors are mutations and new gene combinations, external factors may be pressure by predators, temperature, salinity, precipitation, pH, etc. They are biotic or abiotic. The selection arises from two aspects: the so-called natural selection – as demonstrated – and the sexual selection. Sexual selection means that when the female sex invests a lot more into the next generation (gravidity, production of yolk-rich eggs), then it is her who chooses the male partner.

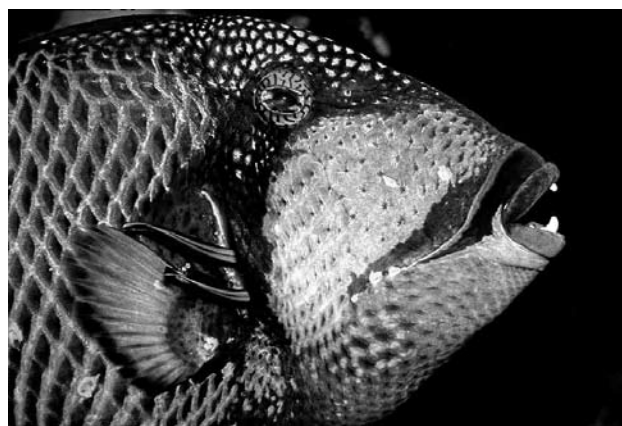
In the following demonstration, examples are mentioned, for which the cooperation of different species has led to a special success. Cooperation and altruistic tendencies within species will not be dealt with in this contribution (see Dugatkin, 1997).

From today's perspective, it can be said that no animal can survive without special cooperating partners in it or on it. In some cases, such cooperations even have transfigured the earth and have brought up new landscapes. So not only populations and species have evolved, but far greater systems, biocoenoses, ecosystems and landscapes including vast areas of the ocean floor. If we see the colonization of areals as an indicator for the success of organisms, then, without any doubt, the coral reefs play a very important role. Today, modern reefs comprise approximately 600 000 km<sup>2</sup> in tropical seas. Important builders are hard corals (Scleractinia, Fig. 1) which live in symbiosis with unicellular algae. The animal partner of cooperation supplies ammonia, the plant supplies carbohydrates or other organic compounds. Calcium carbonate is produced as a by-product, which forms the base of the reef, which can reach a mightiness of some kilometres. The base of the reef was built up as mountains in some regions, for examples in the Alps. Many inhabitants of the reef also live together with the unicellular algae and produce calcium carbonate, for example the giant clam (*Tridacna*). The foraminiferans and the radiolarians are the most important builders of sediments of our seas world wide. Both groups often live together with unicellular algae. Foraminiferans produce calcium carbonate and are responsible for the building of almost half of the marine sediments of chalky soil. Radiolarians produce silica. They build sediments in the deep seas and near the poles in cold waters (Hempel *et al.*, 2006).



**Figure 1:** Meander coral – Scleractinia are the main constituents of modern coral reefs.

In many cases, an interspecific cooperation helps animals to keep their integument. It is not a matter of course that animals stay free of parasites on their surface. Long-living, sessile sponges are helped in that, for example by the secondary metabolites which are produced by prokaryotes that are selectively absorbed into the mesogloea. Also long-living cnidarians defend themselves with poisons which they produce by themselves in cnides (nematocysts). Echinoderms, fish and other soft skinned water dwelling animals are not able to do all that, they have themselves cleaned. Hundreds of associations are known in which animals let other animals clean them, for example fish and decapod crustacean can do this (Fig. 2). In the tropical seas, there are kinds of “barber salons”, where different fish stand in line at such a “cleaning station”.



**Figure 2:** A trigger fish allows two specimens of *Labroides* to clean its gills

Furthermore, cooperation makes digestion possible. This cooperation is especially clear in termites (Fig. 3), which are inhabited by unicellular flagellates in a special region of the intestines. These flagellates make the breaking down of lignine possible, in cooperation with bacteria. If one kills the flagellates, the termites also die. Similar to that, ruminants break down their cellulose containing food. Cilia-

tes live in their stomach, which enable – also with bacteria – the digestibility of the food. Nowadays it is commonly known that in the alimentary tract of the human, more prokaryotes live than we have cells in our whole body. One could continue with these examples. As a result it can be said that all animals need cooperation in their intestines for their digestion.



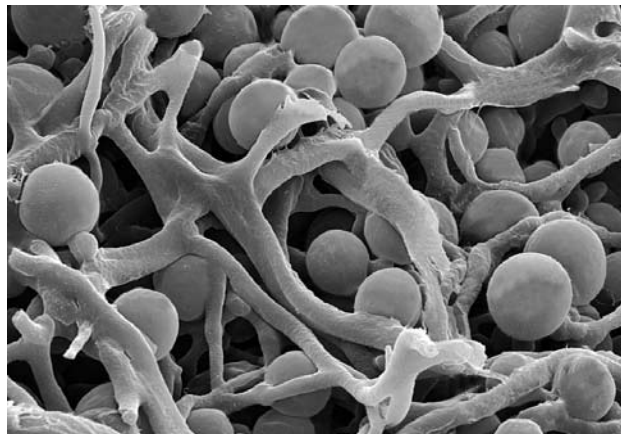
**Figure 3:** Termite hills built in intraspecific cooperation with the aid of flagellates and bacteria.

In many cases, something completely new develops by cooperation. The most impressing example are the lichen, which consist of a fungus and unicellular algae or cyanobacteria. Lichens live in nearly all terrestrial ecosystems, including Antarctica, thrive on sea shores and may be aquatic.

The variety of the modern flowering plants is not possible without pollination, especially by insects, but also by birds and mammals. Flower and pollinator have gone through a long coevolution together. Many flowers need a very special pollinator. In case of their absence, they may die out (Buchmann and Nabhan, 1996).

Another example and a wide field for cooperation is transport. Dead bodies have to be decomposed as well as excrements. At last they have to be transferred to minerals so that the ecosystems stay intact. Dead bodies and excre-

ments attract many insects which possess other important organisms that are vital for the decomposition. They also transport it to the next food source. Beetles bear nematodes and mites as well as bacteria and in that way, make the closing of the biochemical circles possible (Storch and Welsch, 2004, 2007).

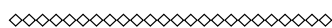


**Figure 4:** Scanning electron microscopic view of the interior of a lichen exhibiting the globular algae and the delicate trabecular network of the fungus.

Eventually, an educated guess: No animal including modern man is able to survive without intertaxonic cooperation. If this balance is in risk, we all might face global environmental problems (Gore, 1993).

## REFERENCES

- Buchmann S. L., Nabhan G. P. (1996): *The Forgotten Pollinators*. Island Press, Washington DC.
- Dugatkin L. A. (1997): *Cooperation Among Animals. An Evolutionary Perspective*. Oxford University Press.
- Gore A. (1993): *Earth in the Balance*. Plume, New York.
- Hempel G., Hempel I., Schiel C. (eds.) (2006): *Faszination Meeresforschung*. Hauschild, Bremen.
- Storch V., Welsch U., Wink M. (2007): *Evolutionsbiologie*. Springer, Heidelberg.
- Storch V., Welsch U. (2004): *Systematische Zoologie*. Spektrum, Heidelberg.



Prof. ddr. Volker Storch se je rodil leta 1943. V letih 1963–1968 je študiral biologijo in kemijo na Univerzi v Kielu. Kot profesor je ostal na tej univerzi do leta 1979, nato pa se je preselil v Heidelberg. Objavil je 300 znanstvenih člankov in številne knjige, ki so prevedene v sedem jezikov. Njegovo glavno zanimanje v zadnjih letih je evolucijska biologija.

*Professor Dr. Dr. h. c. Volker Storch was born in 1943. In the years 1963–1968 he studied Biology and Chemistry at the University of Kiel. As a Professor he stayed at this university until 1979, then he moved to Heidelberg. He published 300 scientific papers and several books, which were translated into seven languages. His main interest in recent years is in evolutionary biology.*

## Evolucija imunskega prepoznavanja tujkov *Evolution of immune recognition*

Alojz Ihan

Univerza v Ljubljani, Medicinska fakulteta (*University of Ljubljana, Faculty of Medicine*), Inštitut za mikrobiologijo in imunologijo, Zaloška 4, SI-1000 Ljubljana, Slovenija; alojz.ihan@mf.uni-lj.si

**Izveček:** Imunski sistem se je razvil kot odziv večceličnih organizmov proti mikrobom. Značilnost mikrobov je, da se zelo hitro prilagajajo in s prilagoditvami nevtralizirajo sleherno proti njim usmerjeno aktivnost. Zato mora biti imunski odgovor vsakega posameznika unikaten, tako da se mikrobom ne splača prilagajati na katerega koli posameznika, kajti prilagoditev jim ne bi koristila pri selitvi na drugega posameznika.

**Abstract:** Immune system was developed as a response of multicellular organisms to microbial pathogens. Microbial organisms are evolutionary extremely flexible. They are able to quickly adapt and to neutralise noxious actions of the host organisms. In a response, the immune actions of each individual must be unique enough to make useless any microbial adaptation to the host because such an adaptation would not be functional in any other host.

Za mnogocelične organizme je značilno, da se proti okolju zamejijo s selektivno prepustnimi pregradami. Znotraj teh lahko organizem vzdržuje "ugodnejše", drugačne fizikalne in biokemijske razmere kot vladajo v njegovi okolici. Tako "notranje okolje organizma" je v primerjavi z "zunanjim" praviloma bogatejše s hranivi, po drugi strani pa je tudi mnogo bolj stabilno glede na fizikalne in kemijske razmere. Čim bolj je večcelični organizem kompleksen, tem stabilnejše so take razmere (osmolarnost, pH in koncentracije drugih ionov, glukoze, aminokislin, temperatura ...). Stabilno in s hranivi dobro oskrbljeno notranje okolje organizma je zlasti pogoj za razvoj in dobro delovanje ozko specializiranih celic in tkiv (npr. živčevja).

S hranivi bogato notranje okolje večceličnega organizma je hkrati tudi izvrstno gojišče za mikrobe. Zato sleherni mnogoceličar potrebuje mehanizme, ki preprečujejo mikrobno kolonizacijo njegovih tkiv. Najpomembnejšega od teh mehanizmov omogoča zgradba in funkcija pregrad, ki ločijo organizem od okolja. Človeška koža, lupina mehkužca ali drevesna skorja so primeri pregrad, ki s svojo trdno mehansko zgradbo preprečujejo vdiranje mikrobov v notranjost. Vendar organizem ne more biti "neprodušno" ovit v take pregrade, kajti za svoje življenje mora z okolico neprestano izmenjevati številne snovi. Zato mora imeti organizem poleg samo varovalnih tudi izmenjevalne pregrade, ki omogočajo učinkovito izmenjavo snovi (kisika, hraniv, izločkov). Take pregrade pa so zaradi funkcionalnih zahtev razmeroma krhke; pogosto ena sama plast celic loči z mikrobi bogato zunanost (npr. črevesno vsebino) od krvnih žil organizma. Razumljivo je, da take pregrade ne morejo preprečevati vdora mikrobov samo s svojo mehansko zgradbo, ampak morajo obstajati še številni obram-

bni mehanizmi, ki dopolnjujejo pomanjkljivo mehansko protimikrobno zaščito izmenjevalnih pregrad. Kljub temu pa številnim mikrobom uspe prodreti skozi pregrade v notranjost organizma. Tam naletijo na različne obrambne mehanizme, ki skušajo uničiti in odstraniti mikrobe iz telesa. Med temi mehanizmi je treba v prvi vrsti omeniti vnetno reakcijo kot evolucijsko najstarejšo, splošno obrambno reakcijo, ki se zgodi po sleherni poškodbi tkiva. Kasneje v evoluciji so večcelični organizmi razvili tudi specializirane obrambne celice, ki bolj usmerjeno napadajo mikrobe v organizmu in jih tudi bolj učinkovito uničujejo.

### Vnetje

Vnetje je splošen odgovor tkiva na poškodbo ne glede na njen vzrok (mehanična, kemična, fizikalna, mikrobna poškodba). Ker je vdor mikrobov pogost in pomemben vzrok tkivnih poškodb, je razumljivo, da ima vnetna reakcija poleg dejavnosti, ki omogočajo obnovev tkiva, tudi protimikrobne učinke. Najsplošneje lahko protimikrobne učinke vnetne reakcije opišemo kot spremembo fizikalnih in kemijskih razmer v tkivu, katerih namen je tako spremeniti tkivo, da bo manj ugodno bivališče za mikrobe. Mikrobom, ki so uspeli kolonizirati tkivo, nedvomno ustrezajo "normalne" razmere v tkivu; s tem, ko vnetna reakcija spremeni fizikalne in kemijske razmere v tkivu (pH, oksigenacijo, temperaturo), se mikrobi znajdejo v spremenjenem okolju, v katerem niso več nujno tako uspešni kot v "normalnem" tkivu, ki so ga sprva kolonizirali.

Splošno rečeno, nastane vnetna reakcija zaradi sproščanja biološko aktivnih molekul iz poškodovanih in uničenih ce-

lic ne glede na vzrok uničenja. Sproščene molekule delujejo kot sporočila na nepoškodovane celice v tkivu, da le-te preklopijo svojo presnovo iz normalnega v izredno stanje. Izredno stanje v tkivu (vnetje) omogoča hitro obnovo tkiva in večjo odpornost proti mikrobom.

Vnetno reakcijo, ki po vdoru mikrobov spremeni razmere v tkivu, lahko opazujemo pri večini mnogoceličnih organizmov. Znano je, da npr. poškodovana rastlinska tkiva začnejo izločati obrambne molekule – fitoaleksine, ki po eni strani bistveno spreminjajo kemijske razmere v rastlinskem tkivu, po drugi strani pa se tudi neposredno vežejo na nekatere mikrobe in jim povzročajo škodo. Poškodovana živalska tkiva sproščajo aleksinom analogne molekule – interferone, ki spreminjajo metabolizem lastnih celic v taki meri, da je onemogočeno širjenje virusnih infekcij. Po drugi strani interferoni in številne snovi, ki se tvorijo hkrati z njimi ob vnetni reakciji, mobilizirajo in aktivirajo specializirane obrambne celice, ki so zmožne bolj usmerjeno in učinkovito uničevati mikrobo.

## Fagocitne celice – sprva fizikalno razlikovanje med lastnim in tujim

Evolucijsko najpreprostejše specializirane obrambne celice so fagocitne celice. Pravzaprav pri fagocitnih celicah ne moremo govoriti o specializiranih celicah v običajnem pomenu besede, kajti proces požiranja pri njih je v osnovi enak, kot ga imajo številni enostavni enoceličarji, ki se s fagocitozo prehranjujejo. Ko fagocitna celica pride v stik z ustreznim delcem, začne okoli delca izvihovati citoplazemske podaljške. Ko z njimi v celoti obda delec, postane ta “ujet” v membranskem mehurčku (fagosomu) znotraj celice. V naslednji stopnji se v fagosom zlivajo z encimi bogati mehurčki. Nastane prebavni mehurček, v katerem encimi razgrajujejo delec na osnovne gradnike (sladkorje, aminokislino, maščobne kisline), ki jih fagocitna celica lahko uporabi za svojo presnovo. “Obrambne” fagocitne celice se od evolucijsko starejših enoceličarjev ne razlikujejo toliko glede funkcionalnih lastnosti kot glede “namena” fagocitne aktivnosti: požiranje tujih delcev jim ne služi predvsem v prehranjevalski nameni, ampak je bolj pomembno zaradi uničevanja požrtih delcev, predvsem bakterij, ki bi lahko sicer škodovali organizmu.

Kljub temu da so fagocitne celice, evolucijsko gledano, najpreprostejše obrambne celice, pa morajo opravljati obe bistveni funkciji sleherne specializirane obrambne celice: razločevanje tujkov od lastnih tkiv in uničevanje tujkov.

Načeloma lahko obrambna celica razloči tujke od lastnih celic bodisi tako, da prepozna lastne celice, vse neprepoznane celice pa šteje za tujke. Po drugi strani lahko prepozna tujke, vse neprepoznane celice pa šteje za lastne. Prvi način prepoznavanja izvaja v vsakdanjem življenju npr.

policija s pomočjo osebnih izkaznic. Vsak legitimiranec, ki se izkaže z veljavno osebno izkaznico, lahko nadaljuje nočni potep, v nasprotnem primeru, brez izkaznice, pa je sumljiv. Seveda je pogoj za uspešen sistem osebnih izkaznic primerna tehnologija izdelave osebnih dokumentov, ki se jih ne da prelahko ponarejati. Poleg tega je slaba stran tudi to, da mora sleherni prebivalec nositi osebno izkaznico stalno pri sebi – tak način prepoznavanja torej zahteva aktivno sodelovanje vsakega posameznika in v seštevku pomeni veliko trošenje energije. Drugi način prepoznavanja – prepoznavanje tujkov – pa uporablja npr. policija v primerih, ko s pomočjo tiralic (fotografij, fotorobotov, osebnih opisov in drugih podatkov) išče posamezne kriminalce. Sistem tiralic je udobnejši za državljanke, ker ne zahteva njihovega sodelovanja; vendar je delo za policijo mnogo bolj zahtevno, obstaja tudi določena verjetnost napak – npr. policija pomotoma aretira tudi poštene državljanke, ki imajo to smolo, da so podobni kriminalcu, za katerim je razpisana tiralica.

Razločevanje tujkov – mikrobov od lastnih celic je zato najbolj zapletena naloga imunskih celic. Razločevanje mora biti tako zanesljivo, da zazna sleherno izmed mnogoštevilnih mikrobnih vrst, ki vdrejo v tkivo, obenem pa se ne sme zgoditi, da imunska celica napade katero od lastnih celic. Če se povrnemo na oba možna načina razločevanja med lastnim in tujim, je prepoznavanje lastnega (sistem osebnih izkaznic) za imunske celice načeloma preprostejše, manj raznoliko, nevarnost pri takem sistemu predstavljajo le mikrobi, ki bi ponarejali osebne izkaznice in se z njimi predstavljali kot normalne telesne celice. Posledica je, da obrambne celice ne ukrepajo proti mikrobom, ki so vdrl v organizem. Drug način razločevanja, ki temelji na prepoznavanju tujega (sistem tiralic), pa je zaradi številnih mikrobnih vrst razmeroma zapleten, kajti posamezna tiralica mora vsebovati dovolj natančne podatke za razpoznavo točno določenega mikroba. Če podatki niso dovolj natančni, se lahko zgodi pomota in obrambne celice ne prepoznajo mikrobov in jih ne napadajo, zato se mikrobi neovirano razpasejo po organizmu. Še slabše pa je, če na osnovi površne tiralice obrambne celice začnejo identificirati normalne telesne celice kot tujke. Tako se zgodi, da obrambne celice začnejo uničevati normalne telesne celice, posledica pa je seveda bolezen.

Pomembno je še razjasniti, kaj obrambne celice “vidijo” na drugih celicah, da razlikujejo med lastnimi in tujimi celicami. Obrambne celice se lahko gibajo skozi različna tkiva in tam s svojo površino “otipavajo” površine delcev, ki jim pridejo na pot. Edina informacija, ki jo obrambne celice lahko dobijo o kakršnem koli delcu, je informacija o fizikalnih in kemijskih lastnostih površine delca. Evolucijsko najpreprostejše obrambne celice – fagocitne celice razpoznavajo predvsem fizikalne lastnosti površin delcev, ki jih srečajo: velikost delcev, njihov električni naboj, moč-

ljivost njihovih površin. Če so našete lastnosti podobne kot pri normalnih telesnih celicah, fagocitna celica ne bo napadla delca. Če se omenjene lastnosti razlikujejo od lastnosti normalnih telesnih celic, fagocitna celica napade delec. Tipične bakterije so v primerjavi z normalnimi telesnimi celicami 10-kat manjše, zaradi posebne sestave bakterijske stene se električni naboj in močljivost njihovih površin zelo razlikujeta od površin normalnih živalskih celic. Zato fagocitne celice, zlasti nevtrofilci, razmeroma dobro čistijo bakterije iz telesa na ta način, da jih požrejo in nato prebavijo. Seveda pa ne v vseh primerih, kajti nekatere bakterije so razvile protiukrepe, ki preprečujejo, da bi fagocitne celice učinkovito opravljale svojo nalogo. Eden od takih ukrepov je prilagoditev na parazitiranje znotraj telesnih celic gostitelja. Bakterija, ki vdre v celice gostitelja, je zaščitena pred fagocitnimi celicami, kajti te zaznavajo normalne površine lastnih, čeprav okuženih celic. Po drugi strani lahko bakterija tako prilagodi fizikalne lastnosti svojih površin (močljivost, električni naboj), da fagocitne celice ne morejo zaznati prepričljive razlike med njihovo površino in površino normalnih telesnih celic, zato takih bakterij ne požirajo.

## Limfociti – biokemijsko razlikovanje med lastnim in tujim

Razvojni korak naprej od fagocitnih celic predstavljajo imunske celice, ki so zmožne prepoznavati tujke s pomočjo natančnih kemijskih vezi. Taka imunska celica ima na površini posebne molekule – receptorje, ki se lahko natančno povežejo z eno samo vrsto drugih molekul. Receptor-ska molekula je nekakšen ključ, ki ustreza eni sami možni obliki ključavnice. Če se ključ obrne v ključavnici, govori-mo, da se je zgodila prepoznavna.

Rekli smo že, da je najpreprostejši sistem razločevanja tu-jega od lastnega sistem osebnih izkaznic, ki prepoznavna lastno, vse neprepoznano pa šteje za tuje. Če imamo natan-čen ključ, lahko v stanovanjskem bloku prepoznamo lastna vrata tako, da skušamo vtakniti ključ v sleherni vrata in tista, ki odprejo, so, logično, naša lastna vrata. Če ima torej sleherni obrambna celica na površini ključ, morajo vse naše lastne telesne celice imeti na površini ustrezne ključavnice. Obrambna celica skuša na slehernem delcu, ki ga sreča, poiskati ustrezno ključavnico za svoj ključ. Če ključavnico najde, šteje celico za lastno, tj. normalno, se od nje odlepi in išče naprej. Če pa ključavnice ne najde, šteje tako celico za tujek in jo napade.

Rekli smo že, da je poglobljena težava sistema osebnih iz-kaznic v tem, da lahko mikrobi osebne izkaznice tudi po-narejajo. Če mikrob na svoji površini razvije molekulo, ki je enaka kot ključavnica na normalnih telesnih celicah, se lahko s tako ključavnico legitimira obrambnim celicam in ga slednje prepoznajo kot lastno, normalno celico. Da bi

bila zadrega še večja, imajo mikrobi izjemno sposobnost iz-delovanja novih molekul. Ta sposobnost je pri mikrobih ne-primerljivo večja kot pri večceličarjih zato, ker se mikrobi naglo razmnožujejo. Generacije novih in novih mikrobov si sledijo v nekajdesetminutnih razmakih, zato mikrobi v nekaj tednih ali mesecih lahko opravijo toliko evolucijskih sprememb kot sesalci v milijonih let. Zato je razumljivo, da lahko mikrob v kratkem času posnema sleherni molekulo, ki bi bila ugodna za njegov obstoj v gostitelju.

Sistem osebnih izkaznic zato resno ogroža evolucijska gibč-nost mikrobov, ki lahko v kratkem času ponaredijo sleherni osebno izkaznico. Rešitev problema so večceličarji našli v individualni raznolikosti osebnih izkaznic. Če bi imel vsak človek unikatno, edinstveno molekularno osebno izkazni-co, bi se lahko mikrob teoretično izognil imunskemu odgo-voru le na ta način, da bi se prilagodil molekulam vsakega gostitelja posebej, z vsakokratnim prehodom na drugega človeka bi stara prilagoditev postala brez pomena in bi bila potrebna nova prilagoditev. Kljub svoji evolucijski gibčno-sti mikrobi niso zmožni, da bi za vsakega novega gostitelja razvijali posebne, nove molekule, zato je individualizacija imunske prepoznavne najučinkovitejši odgovor večceličar-jev proti prilagajanju mikrobov na imunski sistem.

## Individualizacija imunske prepoznavne: molekule MHC in celice NK

Bistvo individualizacije imunske prepoznavne je v tem, da vsak osebek določene vrste razvije svoje lastne, unikatne osebne izkaznice, ki jih prepoznavajo imunske celice. Vse telesne celice določenega človeka morajo na svojih površi-nah nositi enotne molekularne ključavnice, imunske celice pa imajo ustrezne molekularne ključe, s katerimi preizku-šajo, ali gre za lastne ali tuje celice. Če so ključavnice pri vsakem človeku drugačne, se mikrobom “ne splača” pri-lagajati na slehernega posameznika in graditi ponarejene ključavnice, kajti s prehodom na novega gostitelja bi postal ponaredek brez vrednosti in zato nesmiselen in obre-menjujoč.

Seveda se takoj postavi povsem tehnično vprašanje: Kako naj organizem zgradi svojo povsem unikatno molekularno ključavnico? Vemo namreč, da lahko organizem izdeluje samo molekule, katerih sestava je zapisana v genih. Gene pa podedujemo od svojih staršev. Torej lahko sleherni po-sameznik izdeluje le molekule, ki so bile zapisane v genih njegovih staršev – s tem pa le “ponavlja” molekule svojih staršev in o unikatnosti ne moremo govoriti.

Kompromis med zakoni dednosti, ki ne prenesajo unikat-nosti, in potrebo po individualni molekularni ključavnici omogoča pojav, ki ga imenujemo genetski polimorfizem. Na splošno velja, da za sestavljanje posamezne molekule vsak organizem dobi dve navodili: eno izhaja iz gena mate-

re, drugo iz gena očeta. Navadno sta to dve identični navodili za izdelavo iste molekule – večino genov imamo tako v duplikatu. To je dobro, ker v primerih, ko podedujemo nenormalen gen enega roditelja, obstaja kopija gena drugega roditelja, ki omogoča organizmu, da izdeluje potrebne molekule. Le v redkih primerih, ko je tako očetov kot materin podedovani gen nenormalen, se razvije genetska bolezen.

Ni pa seveda nujno, da gen očeta in gen matere vsebuje navodilo za graditev popolnoma identične molekule. Lahko se navodili nekoliko razlikujeta in tudi molekula, ki bo nastala po navodilu enega roditelja, bo različna od molekule, ki bo nastala po navodilu drugega roditelja. Ne gre seveda za ogromne razlike, v osnovi sta si obe vrsti nastalih molekul podobni, kot je jabolko podobno jabolku, vendar vsi vemo, da je med jabolki lahko velika razlika v okusu, velikosti, obliki ... Polimorfizem genov pomeni, da za graditev določene molekule obstaja veliko število možnih navodil. Vsak posameznik seveda premore največ dve različici takih navodil in lahko torej zgradi le dve različici določene molekule. Če pa bi pogledali, koliko možnih različic določene molekule obstaja med Slovenci, bi jih npr. odkrili dvajset ali trideset. To pa je že bližje individualizmu, ki ga potrebuje imunska prepoznavna za zaščito pred mikrobnimi prilagoditvami. Če vsak posameznik podeduje eno od tridesetih možnih molekularnih ključavnic, bi morali mikrobi sestaviti imitacije za vseh trideset, da bi uspešno prevarali imunski sistem vseh Slovencev. Če pa bi posnemali le eno, bi bil na infekcijo občutljiv le eden od petnajstih ali dvajsetih Slovencev, to pa je premalo za uspešno širjenje infekcije. Vseeno pa bi mikrobi verjetno lahko posnemali tudi nekaj deset molekul, zato je imunski sistem prepoznavo naredil kompleksnejšo na ta način, da ima vsak organizem več različnih sistemov ključev in ključavnic. Namesto enega gena, ki omogoča sestavljanje ene vrste ključavnice v trideset možnih različicah (imenujmo jo ključavnica A), ima lahko organizem npr. tri gene, od katerih vsak omogoča sestavljanje povsem druge vrste ključavnice. Na ta način ima organizem tri povsem drugačne vrste molekul, ki služijo kot ključavnice – imenujmo jih molekule A, B in C. Za vsako od treh vrst molekul obstajajo v populaciji številne različice. Molekula A nastane po navodilih gena A. Vsak posameznik ima dvojice navodil izmed 24 možnih. Povsem drugačna molekula B pa nastane po navodilih gena B. Tudi za gradnjo molekule B dobi vsak posameznik dvojice navodil izmed petdesetih možnih različic. Obstaja še molekula C, za katero je 11 možnih različic.

V opisanem sistemu ključavnic ima vsaka telesna celica največ po dve različici molekule A, B in C. Največ zato, ker lahko podedovani očetov in podedovani materin gen vsebujeta tudi navodilo za enako različico ključavnice. To pomeni, da ima vsaka celica v telesu 3 do 6 različnih molekul, ki služijo kot ključavnice, imunske celice pa premorejo 3 do 6 ustreznih ključev, s katerimi prepoznajo "lastne"

telesne celice. Ker na ta način na celicah obstajajo tri vrste ključavnic, vsaka s številnimi možnimi različicami, ima vsak človek zelo individualno kombinacijo ključavnic na svojih celicah. To pa preprečuje mikrobom, da bi se jim "splačalo" prilagajati se na katerega koli posameznika, zelo malo upanja bi namreč imeli, da bi jim prilagoditev koristila tudi pri kakem drugem posamezniku.

Opisani način prepoznavanja lastnih celic s pomočjo molekularnih ključavnic uporablja posebna vrsta imunskih celic – celice NK (Natural Killer Cells, celice naravne ubijalke). Ključavnice so molekule MHC (major histocompatibility complex, glavni histokompatibilnostni kompleks) razreda 1, ki jih izražajo vse telesne celice. Celice NK nastajajo v kostnem mozgu in med svojim razvojem razvijejo receptorje – ključke za tiste različice molekul MHC, ki jih izražajo telesne celice. Na ta način nosijo vse telesne celice na svoji površini molekularno kodo za identifikacijo, celice NK pa imajo receptorje, ki opisano kodo prepoznavajo. Celica NK preverja površine posameznih telesnih celic in se v primeru, da prepozna "domačo" molekulo MHC 1, odlepi od površine take celice in začne preiskovati naslednjo. Če pa celica NK ne najde ustrezne molekule MHC 1 (bodisi da gre za drugačne molekule MHC 1 drugega človeka (transplantacija) ali pa molekul MHC 1 sploh ni (mikrobi)), sproži proces ubijanja "sumljive" celice.

Celice NK so za ubijanje v stanju nenehne pripravljenosti, zato ker v citoplazmi kopičijo citotoksična zrna – mešičke. Ob prepoznavi sumljive celice začnejo celice NK v neposredno bližino take celice izločati vsebino citotoksičnih mešičkov – citotoksične proteine, med katerimi je najbolj raziskano delovanje proteina perforina. Perforin s polimerizacijo na membranah tarčnih celic naredi transmembranske kanale, ki so vzrok osmotski lizi tarčnih celic. Razen perforina so v lizo vpleteni še drugi mehanizmi, npr. takšni, ki v tarčni celici vzbudijo fragmentacijo DNA (apoptoza), kar prav tako povzroči smrt tarčne celice.

## Prepoznavanje tujkov – limfociti T in B

Celice NK razločujejo med lastnim in tujim tako, da prepoznavajo lastne molekule MHC 1, vse celice brez ustreznih molekul MHC 1 pa štejejo za tujke in jih skušajo uničiti. Tehnološko zahtevnejše, vendar bolj učinkovito pa je natančno prepoznavanje tujkov. Če je prepoznavanje zanesljivo, lahko sledi zelo močna imunska reakcija. Imunske celice, ki so zmožne natančno, z biokemijskimi vezmi prepoznavati tujke, so se v evoluciji razvile najpozneje. To so limfociti. Za njih je značilno, da imajo za prepoznavanje tujih molekul posebne receptorje, tj. receptorje za antigen (z izrazom antigen označimo vsako molekulo, ki jo imunski sistem prepozna kot tujek). Vsak limfocit poseduje za antigen samo eno vrsto receptorjev, ki navadno prepoznajo samo eno vrsto molekul. Ker je v naravi veliko različnih

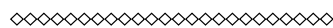


vrst molekul, mora biti v telesu veliko različnih vrst limfocitov, od katerih vsak reagira le na "svojo" vrsto molekul. Ocenjujejo, da ima človek nekaj deset milijonov medsebojno različnih limfocitov. Zaradi take raznolikosti je na katero koli tujo molekulo, ki pride v organizem, zmožno reagirati vsaj nekaj vrst limfocitov.

Prednost obstoja tako ogromnega števila vrst različnih limfocitov je v tem, da vsaka posamezna vrsta limfocitov reagira zelo natančno, specializirano samo na točno določeno vrsto tujih molekul. Pravimo, da je reakcija zelo specifična. Ker je pri tako specifični prepoznavi tujka verjetnost pomote majhna, lahko prepoznavi sledi zelo močan in agresiven imunski odziv, ki uniči tujek in ga odstrani z telesa. Če bi bila prepoznavna tujka bolj približna, bi limfociti manj zanesljivo razločevali med organizmu lastnimi molekulami in med tujki; zato imunski odziv ne bi smel biti tako učinkovit,

kajti pomote (reakcije proti lastnim celicam) bi bile pogoste in ne bi smele prehudo škodovati organizmu.

Slabost obstoja ogromnega števila vrst različnih limfocitov pa je v tem, da na posamezni tujek, ki pride v telo, reagira zelo malo imunskih celic. V telo lahko npr. vdre nekaj milijonov bakterij, v telesu pa je le nekaj deset ali sto imunskih celic, ki lahko reagirajo na tovrstne bakterije. Ker nekaj deset imunskih celic ne more uničiti nekaj sto milijonov bakterij, se tiste vrste limfocitov, ki prepoznajo bakterije, začnejo v prvi stopnji imunskega odziva naglo razmnoževati. Iz nekaj deset ali sto limfocitov v nekaj tednih nastanejo milijoni istovrstnih limfocitov, ki so nato zmožni obraniti telo pred mikrobi. Zaradi varčnosti s količino imunskih celic zato učinkovita imunska reakcija potrebuje nekaj časa (nekaj dni do nekaj tednov), v katerem se limfociti namnožijo do ustrezne količine. Šele nato lahko imunski sistem učinkovito opravi s povzročiteljem nalezljive bolezni.



Alojz Ihan je bil rojen 23. julija 1961 v Ljubljani. Po izobrazbi je zdravnik, specialist klinične mikrobiologije in imunologije. Doktoriral je iz tumorske imunologije, zaposlen je kot redni profesor medicinske mikrobiologije in imunologije na Medicinski fakulteti v Ljubljani. Je tudi vodja Oddelka za imunologijo na Inštitutu za mikrobiologijo in imunologijo Medicinske fakultete v Ljubljani. Raziskovalnih projektih in člankih pretežno obravnava analize antigen predstavljajočih celic in limfocitov T v procesih prepoznavanja antigenov in aktivacije limfocitov T v kronično okuženih in vnetih sluznicah prebavil. Je soavtor več patentov za imunomodulatorne snovi N-acilpeptide, ki po strukturi temeljijo na muramil peptidih bakterijske stene. Je tudi avtor poljudnih medicinskih knjig *Imunski sistem in odpornost* (Ljubljana, Mladinska knjiga, 2000) in *Do odpornosti z glavo* (Mladinska knjiga, 2003).

*Alojz Ihan was born on July 23th 1961 in Ljubljana, Slovenia. Graduated from the Ljubljana Faculty of Medicine, Ph.D. degree in Immunological Sciences, Specialist in Clinical microbiology and immunology. Currently employed as a Professor of Medical microbiology and immunology at the Medical faculty, Ljubljana. He is also a director of Immunology department that is concerning with diagnostics of immunodeficiencies, limfomas and autoimmune diseases. His research projects and articles mostly comprise analysis of antigen presenting cells and T lymphocytes in the processes of antigen recognition and T cell activation in cronicaly infected and inflamed tissues in gastrointestinal mucosa (cronical periapical parodontitis, Helicobacter pylori gastritis, Crohn's disease). He is a co-author of several patents for immunomodulatory substances N-acyldipeptides, based on muramyl peptide components of bacterial wall. He is also an author of popular medical books about immune system and immunity: *Imunski sistem in odpornost* (Immune system and immunity, Ljubljana, Mladinska knjiga, 2000; *Do odpornosti z glavo* (Immune resistance in the head, Ljubljana. Mladinska knjiga 2003).*

## Vloga vrst v ekosistemskih procesih *Function of species in ecosystem function*

Ivan Kos

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo (*University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology*), Večna pot 111, SI-1000, Ljubljana, Slovenija; ivan.kos@bf.uni-lj.si

**Izveček:** Raziskave delovanja ekosistemov potekajo predvsem iz dveh izhodišč – holističnega in redukcionističnega. Bistvo izhodišča holističnega pristopa je v združevanju žive komponente v trofične nivoje ter s tem zanemarjanju vloge posamezne vrste. Z iskanjem funkcije biodiverzitet pa prihaja v ospredje redukcionistični pristop, saj je zaradi informacijskih razlik med posameznimi vrstami oziroma populacijami jasno, da je funkcija v ekosistemu vrstno specifična. Prav zaradi bogate informacijske komponente v dobro razvitih ekosistemih je jasno, da ekosistemi niso preprosti fizikalno-kemijski sistemi ampak imajo številne lastnosti in zakonitosti, ki izhajajo iz življenja. Vlogo vrst oziroma populacij tako lahko prepoznamo v nekaj osnovnih funkcijskih tipih: so nosilci procesov kroženja snovi in pretoka energije, vzdržujejo eksergijo, sodelujejo pri oblikovanju življenjskega prostora in pogojev v njemu, oblikujejo medvrstna in znotrajvrstna razmerja. Med- in znotrajvrstna razmerja so kompleksna in imajo tako kratkoročen vpliv na stanje ekosistema kakor tudi dolgoročen vpliv tako na razvoj populacij (strukturno, količinsko in tudi genetsko) kot tudi na različne ekosistemske procese. Seveda posredno tako vplivajo tudi na stanje in značilnosti celotne biosfere oz. Zemlje kot biogenega planeta. Prav koevolutijski mehanizmi in razvoj populacij v odvisnosti od abiogene komponente življenjskega prostora vodijo v razvoj kompleksnih biodiverzitetno bogatih združb, ki zagotavljajo stabilnost in optimalno delovanje ekosistemov.

**Abstract:** Researches of ecosystem functioning have generally two approaches – holistic and reductionistic. The principle of holistic approach is association of live components in trophic levels and ignoring the role of single species. With searching for biodiversity function, the reductionistic approach is becoming more and more important, since because of information differences among individual species or populations, it is clear that their function in ecosystem is species specific. Because of rich information component in well developed ecosystems it is obvious that ecosystems are not simple physically-chemical systems, but have numerous characteristics and principles originating from life. The role of species or populations can be recognised in some basic functional types: they are the carriers of substance circulation and energy flow processes, they maintain exergy, they take part in formatting the living space and conditions in it, and they form interspecies and intraspecies relations. Inter- and intraspecies relations are complex and have short-term influence on ecosystem state as well as long-term influence on population development (structurally, quantitatively and genetically) and different ecosystem processes. Of course they also indirectly influence the state and characteristics of the whole biosphere or Earth as a biogenic planet. Just co-evolution mechanisms and population development in dependence of abiogenic component of living space lead to development of complex communities that enable stability and optimal functioning of ecosystems.

### Uvod

Razumevanje in preučevanje ekosistema temelji na dveh različnih izhodiščih, holističnem in redukcionističnem. Ekosistemsko ekologijo dvajsetega stoletja lahko prepoznamo v dveh različnih šolah: Ameriški in Evropski. Značilnost ameriške šole je bolj fizikalno-kemijsko obarvan pristop, ki ga je pomembno začrtal Alfred Lotka (*Elements of Physical Biology*, 1925). V nadaljevanju sta ta pristopa bistveno utrdila Raymond Lindeman (*Trophic-dynamic Aspect of Ecology*, 1942) in predvsem Eugen Odum (*Trophic structure and productivity of Silver Springs*, 1957). Tu je v ospredje prišlo trofično obravnavanje ekosistema, vrsta (populacija) kot biološka enota (informacijska komponenta)

pa je ostala bolj ali manj prezrta. Šele z iskanjem funkcije biodiverzitet prihaja tudi v tej ekološki šoli do nekaterih pogledov, ki postavljajo v ospredje informacijsko komponento, ki jo predstavlja DNA, oz. genski sklad. Evropska šola – pa je izšla iz tradicije osemnajstega in devetnajstega stoletja, ko sta bili floristika in favnistika propulzivni. Iz sistematskega, taksonomskega in kasneje filogenetskega izhodišča je bila izpostavljena vrsta kot osnovna biološka enota, ki sestavlja kompleksnejšo integracijo in sicer življenjsko združbo kot ključno komponento ekosistema. Seveda je zaradi velikega števila vrst, ki praviloma sestavljajo življenjske združbe, pristop, ki temelji na obravnavi posamezne vrste že sam po sebi redukcionističen. Tak pri-

stop k poznavanju ekosistema je na videz prekompleksen in ga je težko uporabiti za celovite ekosistemske analize. Še posebej pri obravnavi posameznih ekosistemskih procesov je zelo »neroden«, saj se zgublamo v množici vrst, ki pa imajo poleg razlik v delovanju, zapisanih v genomu in modificiranih zaradi okolja, še kompleksne notranje populacijske značilnosti. Spreminjanje številčnosti, starostne strukture in socialne organiziranosti tako le še dodatno zaplete razumevanje delovanja ekosistemov.

Če prepoznamo združbo kot višjo stopnjo organiziranosti življenja, se nam vedno znova pojavlja vprašane, kaj jo sestavlja. Vrste. Seveda vrste, ampak težavaje v tem, da smo še vedno v dilemi kaj je vrsta? Iz izhodišča, da je v ekosistemu bistven vidik interakcija, lahko izhajamo pri opredeljevanju vrste iz vidika informacijske komponente. Bistven del informacij, ki jih življenje vnaša v ekosisteme, je primarno zapisan v genomu. Tako lahko zaradi genskega sklada prepoznamo populacijo kot ključno enoto v ekosistemu. Seveda tako populacijo mnogokrat lahko opredelimo kot evolucijska vrsta (Wiley, 1981).

## Ekosistemski procesi – vodeni od živih bitij

Ena izmed bistvenih lastnosti ekosistema je njegova dinamičnost. Dinamiko v ekosistemu omogoča pretok energije, ki vstopa preko primarne produkcije (foto- in kemosinteze), in omogoča vračanje elementov v začetne nestabilne molekulske povezave, ki potem v procesu katabolizma prehajajo v stabilnejše oblike. Za zagotavljanje dinamičnosti ekosistema pa niso dovolj samo začetni procesi vezave energije, ampak je nujno potrebna tudi primerna snov. Prav zato prepoznamo kot ključna ekosistemska procesa **pretok energije in kroženje snovi**. Tu lahko opredelimo vlogo živih bitij kot ključne nosilce teh dveh procesov. Pri energetskem pretoku prihaja tudi do bistvenega **zadrževanja energije v obliki eksergije**, kar je bistvena značilnost živih sistemov. Taka energija se skladišči v biomasi in se lahko v drugem času in tudi v drugem prostoru uporabi za opravljanje dela. Iz biološkega vidika je najpomembnejše, da ta energija omogoča skladiščenje, prenos in razvoj informacije in iz nje izhajajoče vloge v ekosistemu.

Med živimi organizmi ter njimi in njihovim abiotskim okoljem prihaja do stalne vzajemnosti delovanja v obliki koakcije. Z akcijo enega subjekta prihaja pri interakciji s strani drugega subjekta do reakcije, kar se skupaj izraža kot koakcija. Eden izmed bistvenih rezultatov te koakcije je spreminjanje življenjskega prostora. Prav sprememba prostora kot rezultat delovanja organizmov pa ustvarja dano okolje na Zemlji, ki jo zaradi tega imenujemo biogeni planet. To funkcijo organizmov (življenja) lahko imenujemo **formativno oblikovanje življenjskega prostora in pogojev v njem**. Seveda je najbolj znan vpliv življenja na sestavo atmosfere, tako zaradi pojava kisika v preteklosti, kakor tudi zaradi znanega vpliva

sestave atmosfere na toplotno bilanco Zemlje oz. neposredni vpliv na klimo in druge abiotske dejavnike. Medsebojni koakcijski vpliv med biogeno komponento bolj poznamo pod imenom **medvrstne in znotrajvrstne interakcije**. Te lahko zaradi časovnega vpliva ločimo na interakcije, ki imajo za posledico neposreden vpliv na populacijske parametre posameznih vrst (*medvrstne in znotrajvrstne interakcije v ožjem pomenu*: kompeticija, plenilstvo, parazitizem, simbioza, amenzalizem) ter *medvrstne in znotrajvrstne interakcije, ki imajo za posledico spremembo genetskega sklada* posamezne populacije ter s tem neposredno vplivajo na njihovo evolucijo oz. koevolucijo. Pri medsebojnih interakcijah med osebkami pa moramo tudi izpostaviti *vpliv na razvoj osebka*, saj drugi osebki bistveno vplivajo na izražanje genetsko določene lastnosti, bodisi na biokemijskem, fiziološkem, morfološkem ali vedenjskem nivoju.

## Razvoj združbe – povečevanje biodiverzitete ter razvoj višjega systemskega nivoja življenja

Razvoj združbe (število populacij v medsebojni interakciji) je bistven proces, ki je neposredno odvisen od časa. S časom prihaja do večje funkcionalne informacijske dimenzije v združbi, ki ima za posledico bolj funkcionalen, kompleksnejši in stabilnejši sistem. Razvoj združbe lahko prepoznamo v dveh oblikah, in sicer kot speciacijo, kar ima za posledico nastanek novih vrst, ali pa kot specializacijo in prilagajanje na funkcionalnost sistema. Ena ali druga faza pa ima za posledico povečanje funkcionalne biodiverzitete bodisi na vrstnem bodisi na genetskem nivoju.

Če razumemo celovitost združbe kot evolucijsko pogojene bistvene komponente v delovanju ekosistema oz. širše delovanje biosfere kot take, potem si lažje predstavljamo problem invazivnih vrst. Človek je zaradi velike mobilnosti in degradacije razvitih združb ustvaril razmere, da se funkcionalnost oz. trajnost ekosistemov ruši. Vnos tuje populacije (tuj informacijski subjekt) ima tako vse pogostejše za posledico pojav njene invazivnosti. Lažje nam je razumeti, če primerjamo tako populacijo kot maligni tujek v telesu. Proces v ekosistemu so namreč presenetljivo podobni. Ali jo druge populacije izločijo, osamijo in iztrebijo, ali pa prihaja do nenadzorovane rasti populacije ter tujega vpliva v sam sistem. Sistem se zato začne spreminjati, kar vsekakor pomeni neprimerno življenjsko okolje za večino obstoječih vrst. Primaren ekosistem tako »umre«. Kaj pomeni izginotje posameznega ekosistema na nivoju celotne biosfere pa na žalost še ne vemo.

## Ali evolucija življenja deluje pod okriljem osebka ali kompleksnega sistema

Pri razumevanju evolucije življenja na Zemlji se nam lahko poraja vprašanje, kaj je bolj bistveno: uspešen po-



## Evolutija z vidika mikrobov *Evolution and how microbes see it*

**Jan Kuever**

Bremen Institute for Materials Testing, Department of Microbiology, Paul-Feller-Str. 1, D-28199 Bremen, Nemčija;  
 kuever@mpa-bremen.de

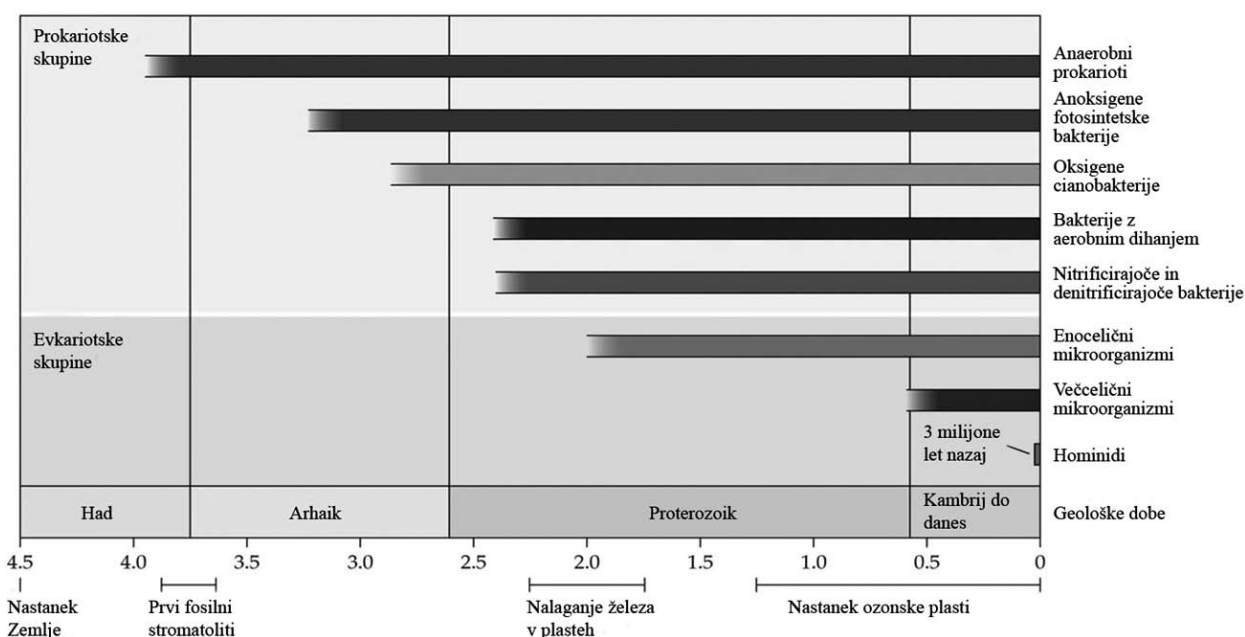
**Izvleček:** Z začetkom življenja, v pogojih na zgodnji Zemlji, so mikroorganizmi razvili metabolne poti za pridobivanje energije in asimilacijo ogljika. S postopnimi izboljšavami so razvijali nove lastnosti, čemur so sledili razmah mikrobnih oblik življenja, kot ga poznamo danes, bolj ali manj stabilni geokemični cikli in močno spremenjen svet. Za zdravje človeštva je nevaren le zelo majhen del današnjih mikroorganizmov. Večina jih je pomembnih gradnikov svtovnega ekosistema in so neposredno ali posredno izjemno pomembni za človeka. Ne nazadnje, naselili so nekatera nova prebivališča, ki smo jih razvili mi, in tam lahko povzročajo resne težave.

**Abstract:** With the beginning of life under early Earth condition the microorganisms developed metabolic pathways for energy regeneration and carbon assimilation. Due to stepwise improvements new developments were introduced resulting finally in microbial life forms of today, more or less stable geochemical cycles and a remarkable changed world. For humankind a very minor fraction of today's microorganisms can cause medical problems. Most of them are essential members of the ecosystem World and for human beings directly or indirectly of great importance. Nevertheless, there are several new habitats introduced by us which are invaded by them and where they cause major problems.

### Zgodnja Zemlja in evolucija mikrobnih metabolnih poti

Razmere na Zemlji ob začetku življenja pred 3 do 4 milijardami let so bile popolnoma drugačne od današnjih. V tistem času v atmosferi ni bilo kisika, prevladovala so re-

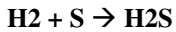
ducirane snovi v kombinaciji z visokimi temperaturami in UV-sevanjem. Zaradi pomanjkanja organskih snovi so morale biti prve primitivne celice kemoavtotrofni mikrobi. To pomeni, da so za pridobivanje energije namesto fotosinteze uporabljali kemosintezo in so razvili prvo pot fiksacije ogljikovega dioksida za pridelavo biomase.



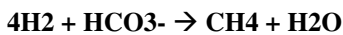
Slika 1: Microbial Life, Slika 1.18 (c), 2002 Sinauer Associates, Inc.

Možnosti za pridobivanje energije z oksidacijo reduciranih snovi in redukcijo drugih (donor elektronov – akceptor elektronov) so bile brez dvoma omejene. Edini primerni akceptorji elektronov v tistem času so bili ogljikov dioksid, žveplo in druge delno oksidirane žveplove spojine. Možni bolj ali manj preprosti mehanizmi za pridobivanje energije naj bi bili naslednji:

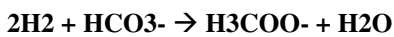
- oksidacija vodika, sklopljena z redukcijo žvepla (ali sulfita, sproščenega z aktivnostjo vulkanov ali UV-oksidacijo)
- redukcija žvepla; redukcija sulfita:



- tvorba metana (metanogeneza):



- tvorba acetata (homoacetogeneza):



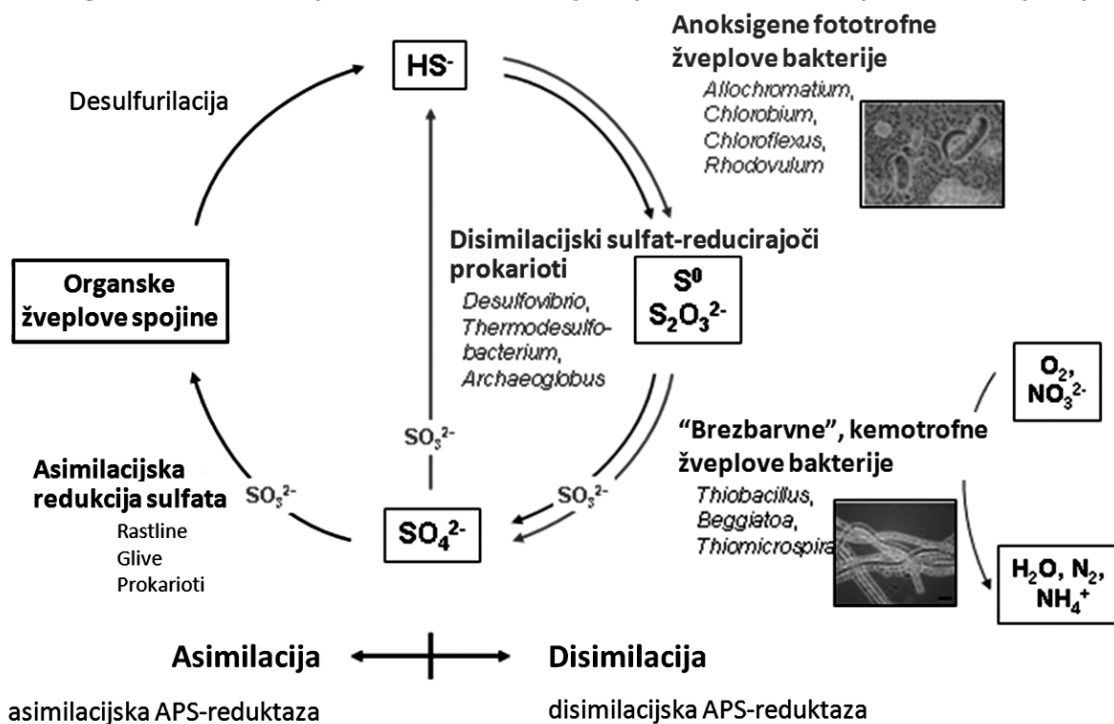
Za fiksacijo ogljika so morda uporabljali obraten cikel citronske kisline ali pot acetyl-CoA (glej homoacetogenezo). Danes splošno razširjen cikel Calvin-Benson-Bassham (krajše Calvinov cikel) takrat ni prišel v poštev, ker potrebuje več energije in reduciranih koencimov kot zgoraj omenjena pot. Proizvodnja biomase s temi mehanizmi je omogočila tudi rast prvih fermentacijskih organizmov, ki

so kot substrat uporabljali organske snovi. Še več, razvili so se lahko zelo preprosti cikli in tesne interakcije med različnimi mikrobnimi potmi.

Naslednji pomemben korak v evoluciji mikrobov je bila uporaba svetlobe kot vira energije. Razvoj anoksigene fotosinteze (procesa, ki ni proizvajal kisika) je vodil do silnega povečanja biomase, ker je bila presežena omejitvev dostopnosti energije. Anoksigene fototrofne bakterije so oksidirale reducirane žveplove spojine (predvsem sulfid) do sulfata, Fe(II) do Fe(III) (nalaganje železa v plasteh bi lahko bilo posledica te reakcije (Widdel s sod., 1993)) in oksidirale organske snovi do ogljikovega dioksida. Razvoj kroženja elementov je postal očiten z aktivnostjo mikrobov, ki so se specializirali za oksidativni del, in drugih, ki so se specializirali za reduktivni del cikla (glej cikel žvepla) (Shen s sod., 2001).

Cikel žvepla je dober primer za možen postopen razvoj. Prvi primitivni cikel je bila oksidacija sulfida do žvepla pri fototrofnih (še danes široko razširjena – zelene žveplove bakterije) in redukcija žvepla do sulfida pri žveplo reducirajočih mikrobih. Drugi je bila nadaljnja oksidacija do sulfita in redukcija sulfita do sulfida, sledili sta ji popolna oksidacija sulfida do sulfata in redukcija sulfata do sulfida pri sulfat reducirajočih mikrobih. Za te poti so mikroorganizmi razvili določene encimske sisteme, ki so ključni encimi

**Mikroorganizmi cikla žvepla: sulfat-reducirajoči prokarioti in žveplo-oksidirajoči prokarioti**



© Pearson Education International

Slika 2

za te biokemijske poti. Danes so ti ključni encimi uporabni v molekularnem pristopu raziskovanja evolucije teh poti in tudi za odkrivanje določenih fizioloških skupin (funkcionalna genska analiza) (npr. Meyer in Kuever, 2007a, 2007b, 2007c, 2008). Pomembno je omeniti tudi, da imajo encimi, odgovorni za pridobivanje energije (disimilacijo), drugačne evolucijske izvore kot encimi, uporabni za asimilacijo (glej cikel žvepla).

Najpomembnejši korak za življenje na Zemlji je bila iznajdba oksigene fotosinteze pri cianobakterijah. S tem procesom je začel nastajati kisik, kar je popolnoma spremenilo kemijo na Zemlji. Razvila se je ozonska plast, ki je omogočila zaščito pred UV-svetlobo. S kisikom je postal dostopen najučinkovitejši akceptor elektronov, kar je omogočilo razcvet mikrobnega življenja na Zemlji. Ogromna proizvodnja biomase je zahtevala tudi recikliranje s pomočjo heterotrofnih mikrobov. Geokemični cikli so dosegli končno stopnjo.

Prisotnost kisika in iznajdba oksigene fotosinteze je vodila do razvoja evkariotov in večceličnih oblik življenja, ker je bila odpravljena omejitev dostopnosti energije. Tako se je mikrobno življenje približalo današnjemu stanju. Mikrobi so zasedli raznovrstne ekološke niše in razvili izjemno pestro biodiverzitetu na osnovi njihovih fizioloških poti.

## Zakaj so mikroorganizmi tako uspešni?

V primerjavi z drugimi oblikami življenja so z evolucijskega vidika mikroorganizmi zelo uspešni, ker:

- imajo veliko raznolikost fizioloških poti,
- se lahko prilagodijo na nove okoliščine, nove vire hrane, nove kemične snovi,
- se lahko podvojujejo v zelo kratkih časovnih intervalih,
- lahko privzamejo DNA (gene) od drugih celic (lateralni prenos genov) ali iz okolja.

Brez mikroorganizmov geokemični cikli na Zemlji ne bi delovali in življenje se ne bi razcvetelo. Ljudje uporabljamo mikroorganizme na več načinov (pridelava hrane, biotehnologija) in smo odvisni od njihove aktivnosti v prebavnem sistemu. Ne nazadnje pa imamo z mikroorganizmi tudi težave. Poleg bolezni in drugih zdravstvenih težav, ki jih povzročajo, opažamo nov razvoj mikroorganizmov, ki vstopajo v nove habitate, ki smo jih razvili mi. To pomeni, da evolucija mikrobov še vedno teče naprej. V naslednjih primerih so opisana področja, kjer se prepletajo naša življenja in svet mikrobov:

### Primer 1:

Ruska vesoljska postaja MIR je imela več težav z razgradnjo plastičnih materialov (izolacija žic) in korozijo zaradi

visoke vlažnosti. Življenje je vedno odvisno od vode. V tem primeru se je voda kondenzirala na površinah in tudi v zraku, kjer je tvorila večje agregate zaradi odsotnosti gravitacije. Poleg tega je sproščanje hlapnih organskih snovi iz samih astronautov povzročilo obširno rast mikroorganizmov na površinah.

### Primer 2:

Korozija zaradi mikrobov, ki jo sproži posredni napad prek tvorbe sulfida ali neposredna interakcija sulfat reducirajočih bakterij z železnimi kovinskimi površinami (Hang s sod., 2004), je povzročila ogromne težave v naftni industriji (naftovodi, vrtnalne ploščadi v morjih), pristaniščih (jekleni piloti), ladjah (balastni tanki z vodo, naftni tankerji). Te anaerobne bakterije proizvajajo velike količine korozivnega sulfida.

### Primer 3:

Anodizirajoče in čistilne kopeli z močno kislim pH (v nekaterih primerih pH 0) so mnogokrat kontaminirane s kislinskotolerantnimi glivami in bakterijami. Te kontaminacije so mnogokrat spregledane.

### Primer 4:

Tekočine, ki se uporabljajo pri obdelavi kovin in se uporabljajo znova in znova, so močno kontaminirane z glivami in bakterijami. Ti kontaminanti lahko predstavljajo tveganje za zdravje (nastajanje aerosolov) in zmanjšajo delovanje tekočin s selektivnim odstranjevanjem določenih aditivov.

### Primer 5:

Rast mikrobov na plastičnih materialih bo postala težava v prihodnosti. Predvsem glive lahko dobro rastejo na plastičnih polimerih, če je na voljo dovolj vode.

## Sklep

Mikroorganizmi so razvili široko raznolikost metabolnih poti. S svojimi encimi lahko katalizirajo raznovrstne kemične reakcije. Mikroorganizmi so izjemno sposobni prilagajanja in lahko rastejo zelo hitro. Danes je zelo pomembno, da ne podcenjujemo njihovega potenciala. Celo v času rutinskega sekveniranja celotnih genomov o njih ne vemo kaj dosti. Genomi se lahko razlikujejo med različnimi izolati, ki pripadajo isti vrsti. Lahko privzemajo in izgubljajo gene. Kar vidimo, je le posnetek trenutka. Čez nekaj generacij v prihodnosti bomo lahko našli popolnoma drugačen izolat.

## LITERATURA

- Hang D. T., Kuever J., Musmann M., Hassel A. W., Stratmann M., Widdel F. (2004): Iron corrosion by novel anaerobic microorganism. *Nature* 427: 829–832.
- Meyer B., Kuever J. (2007a): Phylogeny of the alpha and beta subunits of the dissimilatory adenosine-5'-phosphosulfate (APS) reductase from sulfate-reducing prokaryotes – origin and evolution of the dissimilatory sulfate-reduction pathway. *Microbiology UK* 153: 2026–2044.

Meyer B., Kuever J. (2007b): Molecular analysis of the distribution and phylogeny of dissimilatory adenosine-5'-phosphosulfate reductase-encoding genes (*aprBA*) among sulfur-oxidizing prokaryotes. *Microbiology* 153: 3478–3498.

Meyer B., Kuever J. (2007c): Molecular analysis of the diversity of sulfate-reducing and sulfur-oxidizing prokaryotes in the environment using *aprA* as functional marker gene. *Appl. Environ. Microbiol.* 73: 7664–7679.

Meyer B., Kuever J. (2008): Phylogenetic diversity and spatial distribution of the microbial community associated with the Caribbean deep-water sponge *Polymastia cf. corticata* by 16S rRNA, *aprA* and *amoA* gene analysis. *Microbial Ecol.* 56: 306–321.

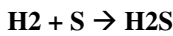
Shen Y. A., Buick R., Canfield D. E. (2001): Isotopic evidence for microbial sulphate reduction in the early Archaean era. *Nature* 410: 77–81.

Widdel F., Schnell S., Heising S., Ehrenreich A., Assmus B., Schink B. (1993): Ferrous iron oxidation by anoxygenic phototrophic bacteria. *Nature* 362: 834–836.

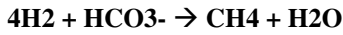
that they used chemosynthesis instead of photosynthesis for energy production and developed the first carbon dioxide fixation pathway for the production of biomass.

The possibilities for energy production by oxidation of reduced compounds and the reduction of another (electron donor – electron acceptor) were definitely limited. The only suitable electron acceptors at that time were carbon dioxide, sulfur, and other partly oxidized sulfur compounds. Possible more or less simple mechanisms for energy production might have been the following ones:

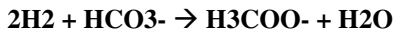
Oxidation of hydrogen coupled to sulfur reduction (the same might have been possible with sulfite released by volcanic activity or UV-oxidation) (sulfur reduction; sulfite reduction):



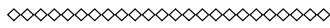
Formation of methane (methanogenesis):



Formation of acetate (homoacetogenesis):

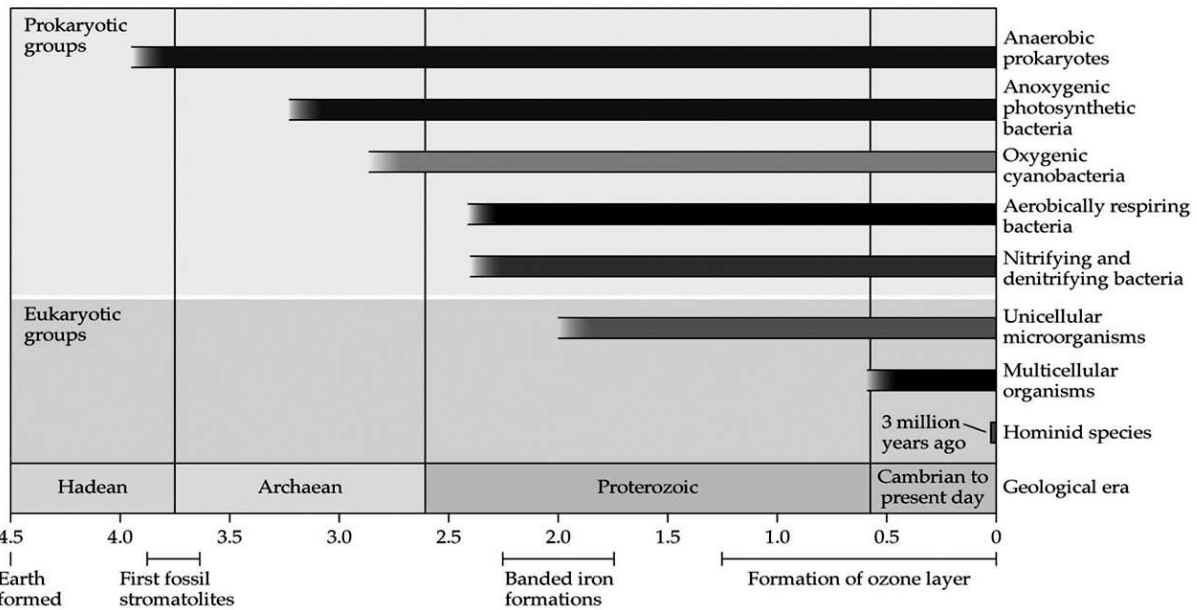


For the fixation of carbon the reversed TCA-cycle or the acetyl-CoA pathway (see homoacetogenesis) might have been used. The today's widespread Calvin-Benson-Bassham cycle was no option at that time because it costs more energy and reduced coenzymes than the pathways mentio-



### Early Earth and the evolution of microbial metabolic pathways

The conditions on Earth during the development of life 3 to 4 billion years ago (3 to 4Ga) were completely different than today. At that time no oxygen was present and the whole atmosphere was dominated by reduced compounds in combination with high temperature and UV-radiation. Because of the lack of organic compounds the first primitive cells had to be chemoautotrophic microbes. This means



MICROBIAL LIFE, Figure 1.18 © 2002 Sinauer Associates, Inc.

Figure 1: Microbial Life, Figure 1.18 (c), 2002 Sinauer Associates, Inc.



ned before. The production of biomass by these mechanisms allowed also the first fermentative organism to grow which used organic compounds as substrates. In addition, very simple cycles and close interactions between different microbial pathways might have developed.

The next important step in the evolution of microbial pathways was the use of light as energy source. The development of the anoxygenic photosynthesis (a process which released no oxygen) led to a tremendous increase of biomass, because the limitation of energy was overcome. Anoxygenic phototrophic bacteria oxidized reduced sulfur compounds (predominantly sulfide) to sulfate, FeII to FeIII (the banded iron formation might be a result of this reaction (Widdel *et al.*, 1993)), and oxidation of organic compounds to carbon dioxide. The development of element cycling became obvious by the activity of microbes that were specialized in the oxidative part and other in the reductive part of the cycle (see sulfur cycle) (Shen *et al.*, 2001).

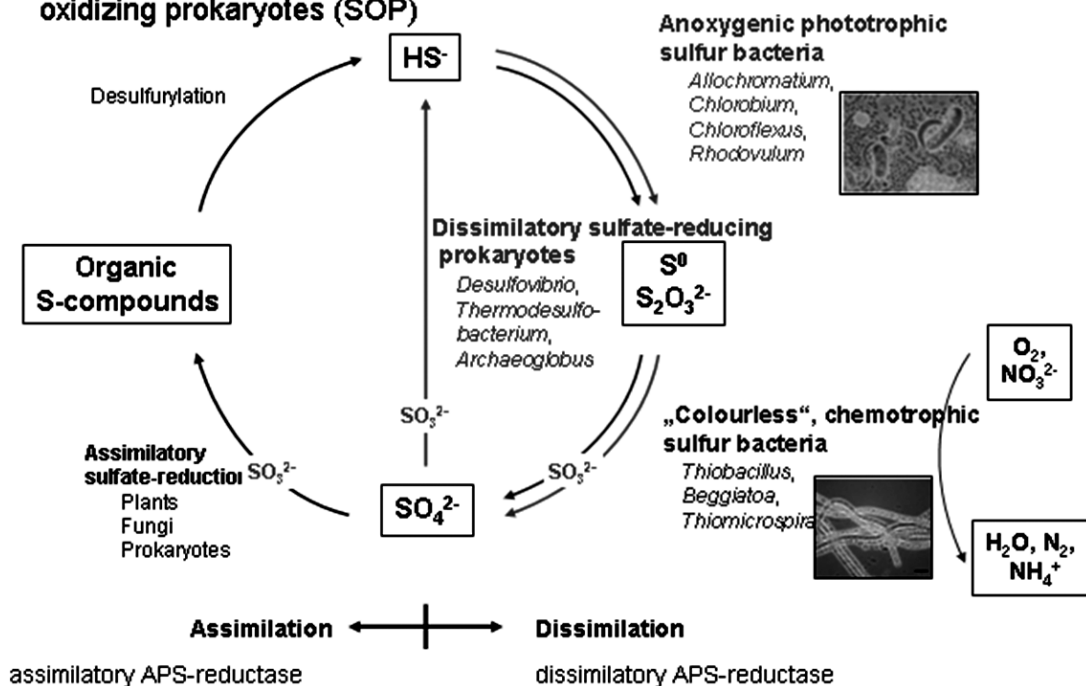
The sulfur cycle is a good example for a likely stepwise development. The first primitive cycle was sulfide oxidation to sulfur by phototrophs (even widespread today, Green Sulfur bacteria) and reduction of sulfur to sulfide by sulfur-reducing microbes. The second was the further oxidation to sulfite and the reduction of sulfite to sulfide, followed by the complete oxidation of sulfide to sulfate and the re-

duction of sulfate to sulfide by sulfate-reducing microbes. For these pathways the microorganisms developed certain enzyme systems which are key enzymes for these pathways. Today, the detection and phylogenetic comparison of these key enzymes are used in molecular approaches for the evolutionary reconstruction of these pathways and also for the detection of certain physiological groups (functional gene analysis) (e.g. Meyer and Kuever 2007a, 2007b, 2007c, 2008). It is also important to mention that the enzymes responsible for the energy production (dissimilation) have different evolutionary sources than enzymes used for the assimilation (see sulfur cycle).

The most important step for life on Earth was the invention of oxygenic photosynthesis by cyanobacteria. During this process oxygen was produced which changed the complete chemistry on Earth. The ozone layer developed providing protection against UV-light. Due to oxygen the most efficient electron acceptor was now available flourishing microbial life on Earth. Massive production of biomass required also recycling by heterotrophic microbes. The geochemical cycles reached their final stages.

The presence of oxygen and the invention of oxygenic photosynthesis led to the development of eukaryotes and multicellular life forms because energy limitation was abolished. Now microbial life came closer to today's situation.

**Microorganisms of the sulfur cycle: sulfate-reducing prokaryotes (SRP) and sulfur-oxidizing prokaryotes (SOP)**



© Rockwell Pearson Education International

Figure 2

Microbes occupied all kind of ecological niches and developed an extremely high diversity based on their physiological pathways.

## Why are microorganisms so successful?

Compared to other life forms microorganisms are very successful from the evolutionary point of view because:

- they have a large diversity of physiological pathways,
- they can adapt to new situation, new food sources, new chemicals,
- they can duplicate by very short time intervals,
- they can take up DNA (genes) from other cells (lateral gene transfer) or from the environment.

Without microorganisms the geochemical cycles on Earth would not work and life would not flourish on Earth. Human beings use microorganism in several ways (food production, biotechnology) and depend on their activity in our gastro-intestinal system. Nevertheless, we also have problems with microorganisms. Beside diseases and other medical problems caused by them, we see a new development that microorganisms enter new habitats which were introduced by us. This means evolution is still going on for microbes. In the following a few examples are given where microbial life and our life overlap.

### Example 1:

The Russian space station MIR had several problems with degradation of plastic materials (insulation of wires) and corrosion because of the high humidity. Life always depends on water. Here water condensed to surfaces and also in the air and formed large aggregates because gravity was absent. In addition, the release of volatile organic compounds by the astronauts themselves caused massive growth of microorganisms on surfaces.

### Example 2:

Microbially mediated corrosion (MIC) caused by the indirect attack via sulfide formation or by a direct interaction with iron metal surfaces by sulfate-reducing bacteria (Hang *et al.*, 2004) caused massive problems for the oil industry (pipeline, offshore drilling), harbor areas (steel piles), ships (ballast water tanks, oil tankers). These anaerobic bacteria produce large amounts of corrosive sulfide.

### Example 3:

Anodizing and cleaning baths which have a highly acidic pH (in some cases pH 0) are often contaminated by acid tolerant fungi and bacteria. These contaminations are very often overseen.

### Example 4:

Metalworking and quenchants fluids which are used during metal processing and which are recirculated contain heavy contaminations of fungi and bacteria. These contaminations can cause health risks (aerosol formation) and disables the functionality of the liquids by selective removal of certain additives.

### Example 5:

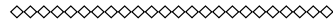
Microbial growth on plastic material will become an issue for the future. Especially fungi can grow well on the polymer plasticizer, if enough water is available.

## Conclusions

Microorganisms have developed a high diversity of metabolic pathways. They can catalyze all kind of chemical reactions using their enzymes. Microorganisms are highly adaptable and can grow very fast. Today it is very important not to underestimate their potential. Even in the time of routine whole genome sequencing we do not know a lot about them. A genome can vary between different isolates belonging to the same species. They can take up genes and loose genes. What we see is only a snapshot. Several generations further a completely different isolate might be caught.

## REFERENCES

- Hang D. T., Kuever J., Musmann M., Hassel A. W., Stratmann M., Widdel F. (2004): Iron corrosion by novel anaerobic microorganism. *Nature* 427: 829–832.
- Meyer B., Kuever J. (2007a): Phylogeny of the alpha and beta subunits of the dissimilatory adenosine-5'-phosphosulfate (APS) reductase from sulfate-reducing prokaryotes – origin and evolution of the dissimilatory sulfate-reduction pathway. *Microbiology UK* 153: 2026–2044.
- Meyer B., Kuever J. (2007b): Molecular analysis of the distribution and phylogeny of dissimilatory adenosine-5'-phosphosulfate reductase-encoding genes (*aprBA*) among sulfur-oxidizing prokaryotes. *Microbiology* 153: 3478–3498.
- Meyer B., Kuever J. (2007c): Molecular analysis of the diversity of sulfate-reducing and sulfur-oxidizing prokaryotes in the environment using *aprA* as functional marker gene. *Appl. Environ. Microbiol.* 73: 7664–7679.
- Meyer B., Kuever J. (2008): Phylogenetic diversity and spatial distribution of the microbial community associated with the Caribbean deep-water sponge *Polymastia cf. corticata* by 16S rRNA, *aprA* and *amoA* gene analysis. *Microbial Ecol.* 56: 306–321.
- Shen Y. A., Buick R., Canfield D. E. (2001): Isotopic evidence for microbial sulphate reduction in the early Archaean era. *Nature* 410: 77–81.
- Widdel F., Schnell S., Heising S., Ehrenreich A., Assmus B., Schink B. (1993): Ferrous iron oxidation by anoxygenic phototrophic bacteria. *Nature* 362: 834–836.



Dr. Jan Kuever je vodja Oddelka za mikrobiologijo na Inštitutu za testiranje materialov v Bremnu. Študiral je biologijo na Univerzi v Oldenburgu, kjer je tudi doktoriral na področju mikrobiologije. Po podoktorskem delu na Oddelku za biokemijo, celično in molekularno biologijo na Univerzi Cornell v Ithaci, ZDA, je bil 9 let vodja skupine na Oddelku za mikrobiologijo Inštituta Max Planck za morsko mikrobiologijo. Sodeloval je pri več raziskovalnih križarjenjih in je specialist za sulfat reducirajoče in žveplo oksidirajoče prokariote, njihove funkcionalne gene, fiziologijo in sistematično. Od leta 2003 dela na Inštitutu za testiranje materialov na bolj aplikativnih mikrobioloških tematikah (z mikrobi povzročena korozija, testiranje prevlek, molekularna identifikacija onesnaževalcev, tehničnih tekočin itd.).

*Dr. Jan Kuever is the Head of the Department of Microbiology at the Bremen Institute for Materials Testing. He studied Biology at the University of Oldenburg where he obtained also his PhD in the field of Microbiology. After a postdoc time at the Department for Biochemistry, Cell, and Molecular Biology at Cornell University, Ithaca, USA he worked for 9 years as group leader in the Microbiology Department of the Max-Planck-Institute for Marine Microbiology. He participated in several research cruises and is a specialist for sulfate-reducing and sulfur-oxidizing prokaryotes and their functional genes, physiology, and systematic. Since 2003 he is working at the Materials Testing institute on more applied microbiological issues (microbially induced corrosion, testing of coatings, molecular identification of contaminants, technical liquids, etc.).*

## **Podzemeljske živali: specializacija in speciacija – poenotenje in popestritev**

### *Subterranean animals: Specialization and speciation – convergence and diversification*

**Boris Sket**

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo (*University of Ljubljana, Biotechnical Faculty,  
Department of Biology*), p.p. 2995, SI-1001 Ljubljana, Slovenija; boris.sket@bf.uni-lj.si

**Izvleček:** Prve jamske živali so odkrili v današnji Sloveniji, prve vodne intersticialne pa v Makedoniji. Kot najbistvenejše značilnosti podzemeljskih habitatov so predstavljene tema, ustaljena temperatura in pomanjkanje hrane. Biološke prilagoditve so predvsem upočasnitev metabolizma in strategija K s podaljšanjem življenja. Posledica podobnega morfološkega prilagajanja (troglomorfijske) v več razvojnih linijah je vzporedna ali konvergentna evolucija (torej oblikovno poenotenje) podzemeljskih živali. Prilagajanje poteka s selekcijo med obstoječimi in/ali z novimi mutacijami nastalimi aleli, vendar pri redukciji organov številni raziskovalci dvomijo o pomenu selekcije. Razložena je klasifikacija podzemeljskih organizmov (v trogloksene – subtroglofile – evtroglofile – troglobionte).

Do speciacije lahko pride že ob vseljevanju populacij v podzemlje. Večina troglobiotskih vrst je ozko endemnih, areali slovenskih le redko segajo malo čez državno mejo. Kaže, da so v podzemlju številni primeri vrst dvojčic (kriptičnih vrst), kar lahko razložimo s pomankanjem medvrstne kompeticije in s paralelno evolucijo. Južna Evropa, še posebej Balkanski polotok, pa v njem Dinarsko območje, so območja z najvišjim bogastvom troglobiotskih vrst. V Sloveniji poznamo že več kot 165 kopenskih in več kot 205 vodnih troglobiotskih vrst. Postojnsko-planinski jamski sistem pa je s skoraj sto troglobiotskimi vrstami najbogatejši na svetu. Našteti so še nekaj posebnosti dinarske jamske favne.

**Abstract:** First cave animals have been discovered in Slovenia, first aquatic interstitial animals in Macedonia. Darknes, steady temperatures, scarcity of food are presented as the most substantial characteristics of subterranean environment. Biological adaptations are mainly low metabolism and K strategy with an expressed longevity. A consequence of morphological adaptations (troglomorphy) is a parallel or convergent evolution (i.e. relative morphological uniformity) of subterranean animals. The basis of adaptation are mutations and selection, but for the structural reduction many biologists doubt about the role of the selection.

Explained is the classification of subterranean organisms (troglomenes-accidentals – subtroglophiles – eutroglophiles – troglobionts). Speciation may occur already at the transition of a population underground. Most troglobiotic species are narrowly endemic, only few distribution areas of Slovenian species are crossing the state borders. It seems that sibling species (cryptic species) are particularly common in subterranean environment; one can explain this with the lack of interspecies competition and parallel evolution. Southern Europe, within it the Balkan Peninsula and particularly the wider Dinaric region are the richest areas in the world regarding troglobiotic species. In Slovenia, we know already over 165 terrestrial and 205 aquatic troglobiotic species, the Postojna-Planina Cave System is with ca 100 troglobiotic species the richest in the world. Some curiosities of the Dinaric cave fauna are listed.

## **Uvod**

Če naj podzemlje kot naselitveni prostor na kratko predstavim, so to predvsem skalne votline in intersticialna okolja. Pod skalnimi votlinami so mišljene kraške jame, pa tudi obsežni sistemi špranj, ki so vedno povezani z jamami. V Sloveniji je kraškega približno 40 % ozemlja, drugod po svetu pa večinoma manj. Ekološko podobno okolje so tudi jame v vulkanskih kamninah, na primer v poljih lave (npr. na Kanarskih otokih in na Havajih). Intersticij pa je omrež-

je tesnih kanalčkov (medprostorčkov) med zrni nesprijetih usedlin, torej v peskih, prodovih, v grušču. Z vodo zaliti intersticiji, torej intersticialne vode, so zlasti ob vodotokih, lahko pa tudi zapolnjujejo obsežne kotline (npr. Ljubljansko polje). Za kopni intersticij se je uveljavila nenavadna oznaka 'MSS' ('milieu souterrain superficiel', 'površinsko podzemeljsko okolje'). Slovenija je bogato obdarjena s kraškimi jamami, s kraško podtalnico in z intersticialnimi

vodami; to je bogat vir najkakovostnejše vode za porabo (Gams, 2004; Rejec s sod., 2005; Sket in Velkovrh, 1981).

Kot življenjski prostor (Camacho, 1992; Ginet in Decou, 1977; Gunn, 2004; Sket, 1979) podzemlje ni pretirano radodarno. Njegove značilnosti izhajajo iz dejstva, da so to sorazmerno zaprti prostori. Zato so podzemeljski habitati **temni**, zato je njihova komunikacija z drugimi habitati (pa tudi znotraj samega podzemlja) ovirana, zato so nihanja 'klimatskih' spremenljivk (parametrov) močno ublažena. Zaradi teme tam ni edinih uspešnih proizvajalcev hrane, zelenih rastlin; vsa hrana, spet v omejenih količinah in omejeni kakovosti, prihaja s površja. Torej je v podzemeljskih habitatih hudo **pomanjkanje hrane**. Če so ti dejavniki bolj ali manj neugodni, pa so ugodnejše temperaturne razmere, saj v podzemlju vlada skoraj **nespremenljiva temperatura**, približno v vrednosti povprečne letne temperature območja. Torej je tam pri nas tudi pozimi približno 10 °C. V kopnih delih jam je poleg tega še **stalno visoka relativna vlažnost** (blizu nasičenosti).

Povejmo, da so prve podzemeljske živali odkrili na našem ozemlju (Sket, 1996, 2007). Pravzaprav so že leta 1541 na Kitajskem omenili 'steklaste ribe', ki jih prinaša voda iz podzemlja, pri nas pa je Valvazor 1689 omenil nesojeve zmajevke mladiče; zaradi omalovažujočega odnosa do tega odkritja je zgrešil znanstveno pomembno novost. Ko je Laurenti 1768 močerila znanstveno opisal, ga je menda dobil s Cerknškega jezera. Vendar pa je vsaj Joannes Scopoli že 1762 v pismu Linneju jasno povedal, da je to žival, ki jo prinaša iz podzemlja ('ex criptis subterraneis'; Soban, 2004). Nedvomno takoj prepoznan kot jamska žival je bil tudi hrošček drobnovratnik, opisan 1832, zaradi katerega je Ferdinand Schmidt začel z iskanjem nadaljnjih jamskih živali; prav to bi lahko imeli za spočetje speleobiologije. Nadalnje živali so odkrivali tako pri nas kot drugod po svetu, kmalu celo na daljnji Novi Zelandiji. Z odkrivanjem intersticialne favne je pa začel Stanko Karaman v tridesetih letih prejšnjega stoletja v okolici Skopja v Makedoniji.

### **Prilaganje (Ginet in Decou, 1977; Camacho, 1992; Gunn, 2004)**

Da neka vrsta v takem okolju preživi in se normalno razmnožuje, torej da oblikuje podzemeljsko populacijo, mora biti biološko pripravljena in se mu mora postopno še posebej prilagoditi. Uspešni vseljenci v podzemlje so seveda le živali, ki ne potrebujejo svetlobe in ki so energetsko posebej skromne ter sploh ne potrebujejo takšne hrane, ki je v podzemlju ni.

Na podzemlje vezane živali imajo praviloma zelo nizek metabolizem. Pri jamskih postranicah je lahko poraba kisika (to nam je navadno merilo za metabolizem) na primer za polovico nižja, kot pri površinskih. Zato lahko nekatere

jamske živali dobro prenašajo skoraj popolno odsotnost kisika – in seveda tudi hrane. V obdobjih obilja, ko npr. deževje prinese v podzemlje večje količine hrane, se pri nekaterih ustvarijo bogate zaloge; pri jamskih kozicah so to oljne kapljice v hepatopankreasu, pri vretenčarjih pa se zamastijo primerna tkiva.

Z nizko presnovo se seveda ujema upočasnitev drugih bioloških procesov, zlasti osebnega razvoja. Pri tem moramo opozoriti na klimatsko ustaljenost okolja, zlasti na nespremenljivo temperaturo (odsotnost zime!), ki živalim ne vsiljuje hitre letne ritmike. Tako jamske postranice kot jamske ribe imajo zato življenjsko dobo kar nekajkrat daljšo od svojih površinskih sorodnikov. Druga posebnost pri razmnoževanju je zmanjšano število potomcev (oz. jajc) v zalegi, ki pa se zato še kot zarodki lahko bolj razvijejo. Skratka, takšno ustaljeno okolje je prebivalcem omogočilo življenjsko strategijo 'K' – počasno razmnoževanje z nespremenljivo velikostjo populacije, ki je torej stalno blizu kapaciteti okolja.

Zaradi teh značilnosti, ki pomenijo prilagoditev na skromne razmere v podzemlju, pa podzemeljske živali ne morejo učinkovito izrabiti bogatih virov na površju. In to je glavni razlog, ki jih drži v podzemlju. Tako kot so podzemeljske živali v podzemlju v prednosti pred morebitnimi novimi vrinjenci s površja, jim površinske živali onemogočajo ponoven prodor na površje. Poznamo primere, ko se kaka jamska vrsta razširi na površje, če tam ni površinskih konkurentov. Na odsotnost svetlobe so nekatere res navezane, druge pa sploh ne. Po drugi strani se dogaja, da površinske živali celo v podzemlju uspešno izpodrivajo jamske, če jim – z organskim onesnaženjem seveda – dovajamo zadostne količine hrane. Take pojave lahko opazujemo v podzemeljskih tokovih ponikalnic, na primer Pivke v Postojnsko-planskem jamskem sistemu.

### **(Troglomorfije)**

Seveda pa se ob biološkem prilagajanju živali navadno tudi oblikovno spremenijo in do neke mere oblikovno poenotijo. Za podzemlju oblikovno prilagojeno žival rečemo, da je troglomorfná. Troglomorfije lahko grobo (in nezanesljivo) razdelimo v reduktivne in konstruktivne – torej v pokrnavanje in izrazitejšo razvitost nekaterih telesnih delov. Pokrnava seveda vse tisto, česar žival v podzemlju ne potrebuje, to pa so predvsem kožna barvila in oči. Posledično seveda še določeni deli možganov in še kaj. Izginevanje kožnega barvila in pokrnavanje oči sta tudi prva znaka, po katerih lahko prepoznamo razmeroma mlade vseljenske populacije.

S konstruktivnimi troglomorfijami se nekako nadomestijo izgube zaradi pokrnavanj. Pri jamskih ribah se na primer močno pomnožijo kemoreceptorski brstiči. Pri členonož-

cih se podaljšajo okončine, tako tipalke, kot noge. Pri tem velja upoštevati, da je veliko čutil pri njih nameščenih na okončinah. Vendar kaže, da ima tudi sama dolžina okončin nek biološki pomen, saj so se za spoznanje podaljšale tudi pri tako izrazito jeguljastem bitju, kot je močeril.

Jamske živali se navačijo izmed majhnih površinskih (kopenske predvsem iz talnih) živali, zato so večinoma majhne, milimetrskih do centimetrskih velikosti. Vendar se telo v jamskem okolju postopoma večja. Jamske živali so torej praviloma vendar nekoliko večje od svojih neposrednih sorodnikov na površju. Pogosto (a ne vedno) gre to zlasti na račun daljšanja trupa, so torej tudi vitkejše. Seveda se ne povečujejo intersticalne živali, ki so vse po vrsti drobne, milimetrskih velikosti, in večinoma izrazito vitke, kar črva.

Mnogi mislijo (nekoč je to veljalo tudi za biologe), da živali obledijo in jim pokrnijo oči preprosto zaradi pomanjkanja svetlobe. Vendar se je v skoraj vseh raziskanih primerih pokazalo, da so te lastnosti genetsko določene in dedne. Pri tem pa lahko do istega zunanega (fenotipskega) učinka pride po različnih poteh, z različnimi mutacijami; to je zlasti mogoče pri bolj zapletenih tvorbah, kot je na primer vretenčarsko oko. Kot zanimivost omenimo primer mehiške jamske ribe, ko so s križanjem genetsko različnih slepih osebkov dobili križanca z očmi. Osnovna mendelska genetika nam ta paradoks zlahka razloži.

Danes seveda le malo kdo dvomi, da večina prilagoditev poteka z običajnimi 'darvinskimi' mehanizmi, z naravnim izborom na osnovi pričujočega genskega sklada in dodatnih mutacij. Ni pa enotnosti pri tolmačenju reduktivnih troglomorfoz. Kar nekaj argumentov govori v prid tezi, da selekcija podpira mutacije, ki pomenijo pokrnevanje nepotrebnih struktur. To namreč pomeni gospodarnejše 'ravnanje' s tako skromnimi prehrabnimi viri. Vendar pa kar lepo število biologov sodi, da je prihranek premajhen, da bi lahko usmerjal selekcijo in pokrnevanje razlagajo z 'mutacijskim pritiskom' – torej z nalaganjem reduktivno mutiranih alelov v okolju, kjer selekcija ne deluje proti njim (v 'selekcijsko sproščnem' okolju; reduktivni aleli naj bi bili tukaj 'selekcijsko nevtralni', ne pa prednostni).

## Klasifikacija

Po meri navezanosti in prilagojenosti vrste ali populacije na podzemeljsko okolje že od samih začetkov speleobiologije skušajo podzemeljske živali klasificirati. Ena od možnih razvrstitev je takšna (Sket, 2008):

- troglokseni (tudi slučajneži) so živali, ki le občasno in po naključju zaidejo v podzemlje, in se tam ne morejo obdržati;

- subtroglofilni so vrste, ki se dokaj redno zadržujejo v podzemlju, vendar pa za eno od življenjskih funkcij nujno potrebujejo površje (npr. netopirji se nujno prehranjujejo zunaj vsak dan; ameriški jamski močera-dek del življenjskega cikla prebije zunaj, del pa v jami itd);
- evtroglofilni so sicer površinske vrste, ki pa lahko podobno dobro uspevajo v podzemlju; to so vrste, ki lahko oblikujejo jamske populacije, te pa se na podzemlje tudi povsem navežejo;
- troglobionti pa so vrste, ali pa le (zgoraj omenjene) populacije vrst, ki praviloma lahko preživijo le v podzemlju.

Troglobionti so praviloma troglomorfni, vendar ne vsi. Po drugi strani tudi na površju živijo vrste, ki se nam zdijo troglomorfne (npr. s pokrnelim očmi ali z zelo dolgimi okončinami), pa sploh niso takšne zaradi vpliva podzemlja. Upoštevajmo na primer, da številne živalske skupine sploh nimajo oči; take so npr. ploske kačice (*Diplopoda Polydesmoidea*, izjemno obsežna skupina stonog).

## Speciacija

O speciaciji bomo govorili na temelju 'biološke koncepcije vrste', pri čemer je nastanek nove vrste reproduktivna ločitev neke populacije od drugih populacij vrste. To je torej nezmožnost, da bi se pripadniki te populacije še naprej križali z drugimi pripadniki prej skupne vrste.

Ko se nekaj osebkov doslej površinske vrste vseli v podzemlje in tam 'osnuje' svojo naselbino, je to lahko v začetku le del površinsko-podzemeljske populacije, pri kateri pretok genov (torej selitev osebkov noter ali ven) zavira prilagajanje na novo okolje. Če se ta pretok prekine, npr. tako, da se površinski del kam umakne (ali celo izumre, npr. zaradi klimatske spremembe), pa se bo zdaj samostojna jamska populacija bistveno hitreje spreminjala. Pri tem lahko pride do tako velikih sprememb genskega sklada, da se njeni člani nebi mogli več križati s člani površinske populacije. Rečemo, da smo iz ene vrste dobili dve. Ker se lahko omenjena vrsta v podzemlje vseli na več koncih, pa se na vsakem spreminja po svoje in tako lahko nastane kar več vrst.

Možnosti za razširjanje po podzemlju so seveda zelo omejene, čeprav ne tako, kot bi človek sodil po lastnih izkušnjah; sistemi špranj ali pa podzemeljskih tokov imajo vseeno kar precejšnje razsežnosti (primerjaj podatke v Gams, 2004). Temu primerno so tudi območja posameznih vrst praviloma majhna, manjša od 200 km v premeru (Trontelj s sod., 2009). Podatkom, da neka vrsta naseljuje le eno jamo, seveda navadno ni verjeti, to je le posledica slabe raziskanosti in težke dostopnosti za raziskovalca. Vendar pa

so jamske vrste (intersticialne v veliko manjši meri) praviloma ozko endemne. Večina 'slovenskih' jamskih vrst sega le malo čez državne meje in mnoge so veliko bolj omejene. Neposredne analize genoma (DNA) danes kažejo, da se pogosto celo tiste populacije, ki jih ne znamo razlikovati po podobi, genetsko, molekulsko, razlikujejo. Če so te različnosti na ravni vrst, jih označujemo za vrste dvojčice (sibling species), a danes je bolj v modi izraz 'kriptične vrste'. Lep primer so vrste pri jamskih kozicah (Sket in Zakšek, 2009). Ker te vrste živijo v zelo podobnem okolju, kjer povrh nimajo veliko kompetitorjev (tekmecev), je čisto verjetno, da je morfološka podobnost ali skoraj enakost med podzemeljskimi vrstami pogostejša, kot na površju. Vendar pogostnost morfološko nerazpoznavnih vrst v različnih okoljih še ni bila prav ocenjena.

## Biodiverziteteta

Število troglobiotskih vrst je seveda sorazmerno majhno. Preden nadaljujemo, pa je treba povedati: daleč od tega, da bi bila podzemeljska favna dobro raziskana, a smo tudi daleč od tega, da bi bila površinska favna dobro raziskana. Ta zadržek velja celo za Evropo! Vendar obe poznamo dovolj, da bodo naslednje presoje razmerij (Sket, 1999; Sket s sod., 2004) za silo držale. Do bistveno drugačnih skoraj ne more več priti. Območja z najbogatejšo troglobiotsko favno so v toplem zmernem pasu severne poloble, torej v južni Evropi in proti jugu Združenih držav Amerike. Iz ne čisto pojasnenih razlogov je tropska podzemeljska favna dokaj revna.

Približno 8 % vodnih evropskih živalskih vrst je troglobiotskih; podoben odstotek velja tudi za Slovenijo. Delež je bistveno nižji pri kopenski favni. Iz Severne Amerike (ZDA in Kanade) poznamo nekaj več kot 420 vodnih in 930 kopenskih troglobiotskih vrst. Podobne so številke za Balkanski polotok: 660 vodnih in 970 kopenskih. Vendar se tudi Balkanski polotok diči predvsem na račun svojega severozahoda. Širše Dinarsko območje je torej dejanska svetovna (globalna) vroča točka podzemeljske biodiverzitetete, znotraj tega pa sta očitno najbogatejši območji Slovenija (pri čemer vključujemo sicer tudi njene ne-balkanske dele) in tromeja Hercegovina-Dalmacija-Črna gora. Severozahod Dinaridov (in okolica) predvsem na račun vodnih, jugovzhod pa na račun kopenskih vrst. Takšne so bile pred nekaj leti približne številke, ki pa so zdaj seveda že višje:

|                       | Dinarsko območje<br>(vključno<br>Slovenija) | Slovenija |
|-----------------------|---|-----------|
| kopenski troglobionti | 780   | 165       |
| vodni troglobionti    | 520   | 205       |

Približno 40 % kopenskega nabora troglobiontov so hrošči (predvsem Catopidae: Leptodirinae in Carabidae: Trechinae). Druge skupine žuželk so zelo slabo zastopane, bolje pa pajki, paščipalci, mokrice, stonoge. V vodi daleč prevladujejo raki, troglobiotskih žuželk tako rekoč ni; to je povsem drugače kot na površju, kjer so žuželke, še posebej žuželčje ličinke, pomembna sestavina vodne favne. Od rakov so najbogateje zastopani ceponožci in postrance, od drugih skupin pa polži (oziroma polžki). V svetovni favni (površinski) žuželke prevladujejo s kar 75 % in poznamo toliko vrst hroščev kot vseh nežuželk skupaj, podobno močno skupino sestavljajo skupaj metulji, dvokrilci in opnokrilci. Podzemeljsko živalstvo je torej sestavljeno precej 'pristransko', ni izključeno, da so žuželke energetsko prezahtevne za to okolje; tudi nabor troglobiotskih hroščkov je dejansko neskončno omejen.

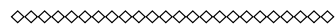
Sorazmerno visokim številkam z našega ozemlja jemlje težo visok endemizem, saj se vrste med seboj prostorsko izmenjujejo; to je drugače kot na površju, kjer jih veliko živi skupaj na velikih območjih. Za manjša območja pa so številke take: v rovih Postojnsko-planinskega sistema živi 'skupaj' okoli sto troglobiotskih vrst (vodnih in kopenskih) in to je številka, ki se ji približuje le hercegovska Vjetrenica. Ne ozemlju, velikem 20 x 20 km, smo lahko našli v JZ Sloveniji ter na meji Hercegovine s Črno goro do 20 vrst troglobiotskih hroščev (Zagmajster s sod., 2008); to je verjetno daleč najvišja številka na svetu.

Naštejmo za konec še nekaj posebnosti z dinarskega krasa (Sket, 1999). Tukaj živi edini evropski troglobiotski vretenčar, močeril ali človeška ribica (*Proteus anguinus* Laurenti); ja, jamskih vretenčarjev pa je v Evropi izjemoma zelo malo. Tu živi tudi edina jamska školjka, *Congeria kusceri* Bole, z nahajališčem tudi v slovenski Beli krajini. Po vsem slovenskem krasu in vse do Dubrovnika tu in tam živi edini jamski cevkar, *Marifugia cavatica* Absolon et Hrabe. Podobno razširjen, a izjemno redko najden je tudi edini troglobiotski trdoživ, *Velkovrhia enigmatica* Matjašič et Sket. Podobno znamenit kot močeril je prvo odkriti (leta 1832 opisani) jamski hrošček, drobnovratnik (*Leptodirus hochenwartii* Schmidt). Razširjen je med Gorico in Velebitom, na jugovzhodu Dinaridov ga nekako nadomeščajo vrste rodu *Antroherpon*; to dvoje so namreč zelo nenavadno oblikovani hrošči, kakršnih drugod po svetu ni.

## LITERATURA

- Camacho A. I. (ur.) (1992): *The natural history of biospeleology*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Gams I. (2004): *Kras v Sloveniji - v prostoru in času*. Založba ZRC, Ljubljana.
- Ginet R., Decou V. (1977): *Initiation à la biologie et à l'écologie souterraines*. Jean-Pierre Delarge, Paris.
- Gunn J. (ur.) (2004): *Encyclopedia of Cave and Karst Science*. Fitzroy Dearborn, New York & London.

- Rejec Brancelj I., Smrekar A., Kladnik D. (ur.) (2005): *Podtalnica Ljubljanskega polja*. Založba ZRC, Ljubljana.
- Sket B. (2007): Kaj vemo in kaj si mislimo o človeški ribici: utrinki iz zgodovine in nekaj novosti. *Proteus* 70(1): 14–27.
- Sket B. (1979): *Življenje v kraškem podzemlju*. Mladinska knjiga (Pelikan), Ljubljana.
- Sket B. (1996): Biotic diversity of hypogean habitats in Slovenia and its cultural importance. *Biodiversity – International Biodiversity Seminar, UNESCO, Gozd Martuljek, Proceedings*: 59–74.
- Sket B. (1999): Diversity and singularity of hypogean fauna in the Dinaric region. *Abstracts 14th international Symposium Biospeleology* 21–25.
- Sket B. (1999): High biodiversity in hypogean waters and its endangerment – the situation in Slovenia, Dinaric karst, and Europe. *Crustaceana* 72(8): 767–779.
- Sket B. (2008): Can we agree on an ecological classification of subterranean animals? *Journal of Natural History* 42(21): 1549–1563.
- Sket B., Velkóvrh F. (1981): Phreatische fauna in Ljubljansko polje (Ljubljana-Ebene, Jugoslawien) – ihre ökologische Verteilung und zoogeographische Beziehungen. *International Journal Speleology* 11: 105–121.
- Sket B., Zakšek V. (2009): European cave shrimp species (Decapoda: Caridea: Atyidae), redefined after a phylogenetic study; redefinition of some taxa, a new genus and four new *Troglocaris* species. *Zoological Journal Linnean Society*: 155: 786–818.
- Sket B., Paragamian K., Trontelj P. (2004): A census of the obligate subterranean fauna in the Balkan Peninsula. V: Griffiths H. I., Krystufek B. (ur.): *Balkan Biodiversity. Pattern and Process in Europe's Biodiversity Hotspot*. Kluwer Academic Publishers B.V., str. 309–322.
- Soban D. (2004): *Joannes A. Scopoli - Carl Linnaeus. Dopisovanje / Correspondence 1760–1775*. Prirodoslovno društvo Slovenije, Ljubljana.
- Trontelj P., Douady C. J., Fišer C., Gibert J., Gorički Š., Lefebvre T., Sket B., Zakšek V. (2009): A molecular test for cryptic diversity in groundwater: how large are the ranges of macro-stygobionts? *Freshwater Biology* 54: 727–744.
- Zagmajster M., Sket B., Culver D. C. (2008): *Prikaz razporeditve vrstne pestrosti podzemeljskih hroščev z uporabo interpolacijskih metod GIS v Sloveniji 2007–2008*. Založba ZRC, Ljubljana. Str. 237–245.



Dr. Boris Sket, slovenski biolog in pedagog, je doktoriral leta 1961 na takratni Prirodoslovno-matematični fakulteti s področja zoologije nevretenčarjev. Je strokovnjak na področju speleologije; med letoma 1983 in 1985 je bil dekan Biotehniške fakultete v Ljubljani, kasneje pa tudi rektor Univerze v Ljubljani (1989–1991). Na Oddelku za biologijo Biotehniške fakultete v Ljubljani predava predmet speleobiologija, do leta 2006 pa je predaval tudi predmet zoologija nevretenčarjev v okviru dodiplomskega študija biologije.

*Dr. Boris Sket is a Slovenian biologist and pedagogue. He got his PhD in 1961 at the Natural-Mathematical Faculty in the field of invertebrate zoology. He is an expert in speleobiology. In 1983–1985 he was the dean of Biotechnical Faculty and in 1989–1991 the chancellor of University of Ljubljana. He holds lectures on Speleobiology at the Department of Biology, Biotechnical Faculty, and until 2006 he also lectured on Invertebrate Zoology to biology students.*



## Zakaj toliko vrst roženastih pršic? *Why so many species of moss mites?*

**Kazimir Tarman**

Verovškova 23, SI-1000 Ljubljana, Slovenija; kazimir.tarman@guest.arnes.si

**Izvleček:** Biotska raznovrstnost vzbuja razmišljanje o izvoru in pomenu tega pojava v živem svetu. Moje raziskovalno področje sta bili taksonomija in ekologija roženastih pršic (Oribatida) in drugih talnih živali. Biodiverzitetna mikroarthropodov v edafskih vzorcih me vedno spominja na pogled v čudovito mnogovrstnost planktonskih vzorcev. Prva združba je na dnu in druga na vrhu ekosistema. Velika biotska raznovrstnost oribatidnih cenoz je rezultat filogenetske starosti skupine. Najstarejše vrste so znane iz devona. Iz perma so znani rodovi, katerih vrste živijo še sedaj. Na biodiverziteti oribatidnih združb v gozdnih tleh vlivajo ekološki dejavniki, kot so strukturiranost tal, učinek mikroklima in prehranjevalni viri, nizka rodnost in v manjši meri plenilci. Mnogi ekologi so povečevanje biodiverzitetne povezovali z ravnovesjem ekosistema. Ravnovesje naj bi bilo vgrajeno v ekosistemske procese. Povečevanje biodiverzitetne je eden od teh procesov. Pogled sodobnih biologov je nasproten. Poudarjajo vlogo neravnovesja, ki ga ustvarjajo različni naravni dejavniki (meteorološki, geološki, ekološki itd.) in v novejšem času tudi človek. Ekosistemi imajo zato »krpato« zgradbo, kar odpira možnosti priseljevanju novi vrst. Obstaja stalna in naključna imigracija vrst. O uspehu naselitve odloča naravni izbor. Krpasto strukturirano okolje kaže večjo biodiverzitetno. Oribatidne združbe in združbe vseh skupin edafskih živali pri tem niso izjema. Ravnovesje, kot ga vidimo, je stranski proizvod. Ravnovesje ni cilj, ampak posledica.

**Abstract:** The biodiversity excite our reflection about its origin and role in the living world. My research interest was in taxonomy and ecology of moss mites (Oribatid) and other soil animals. The high biodiversity of microarthropods in soil samples always reminds me on the look at the miraculous diversity of the sea plankton. The first community is on the bottom and the second one on the top of the ecosystem. A great biodiversity of Oribatid fauna is a product of long phylogenetic history. The oldest species are known from the Devonian deposits. From Permian period on we know some genera of moss mites species of which are still living today. The biodiversity of Oribatid communities in the forest soils is affected by ecological factors – the soil structure, microclimate effects, food sources, low natality – and not so much by the predatory effect. For many ecologists there exists a direct connection between biodiversity and the balance of nature. In their opinion the natural balance is connected with the ecosystem processes. One aspect of these processes is the biodiversity increase. Just the opposite is the view of the more recent ecologists. They point out the role of unbalance caused by different natural factors (meteorological, geological, ecological, etc.) and in the new era also by man. Ecosystems are more unequal “patchy” structured and so open to immigrations of new species. The immigrations of different species are accidental and happen continually. Their success in colonisation is in the hands of natural selection. The patchy environments show us a greater biodiversity. The Oribatid communities and communities of all other edaphic animals are not exceptions. The natural balance in ecosystems is in fact a by-product of biodiversity. It is not the aim but only the outcome.

### Uvod

Zakaj toliko zvezd in ozvezdij? Zakaj toliko rastlinskih in živalskih vrst? Od kod in čemu vse te množice? Zakaj vsa ta raznovrstnost in raznoličnost? Kako je nastala? To so vprašanja naših davnih prednikov in še vedno iščemo odgovore nanje. Poimenovali so zvezde in ozvezdja, da bi se lažje sporazumeli. Imena so nadeli tudi rastlinskim in živalskim vrstam. Še več, v množico so unesli red – sistem. O biotski raznovrstnosti edafona na splošno sem govoril lani na podobnem srečanju (Tarman, 2008). Tokrat se bom za-

zrl v roženaste pršice, številčne in pomembne prebivalke tal (slika 1). O njihovi biodiverziteti bom razmišljal s pomočjo znanstvenih spoznanj in lastnega opazovanja.

Že bežen pogled skozi mikroskop v vzorec talne združbe (pedocenoze) razkrije bogastvo raznovrstnosti. Ko sem zrl v ta čudovit svet življenja, sem se nenehno spraševal, od kod in zakaj toliko biotska raznovrstnost. Če bi jemal stvaritev sveta po zapisu v Bibliji, bi bil odgovor zelo preprost – bilo je ustvarjeno. Naravoslovci pa vemo, od Charlesa Darwina dalje zelo verodostojno, da je bila pot »stvaritve« mnogo daljša od sedmih dni, tudi mnogo bolj zapletena in

povsem naravna, razložljiva z raziskovalnim orodjem sodobne znanosti.

Prispevek bom gradil na članku *Pedofavna – njena raznovrstnost in vloga pri razkrojevanju organskih ostankov v tleh (Pogled v gozdna tla)* (Tarman, 2008), predavanje pa ilustriral z videoposnetki oribatid.

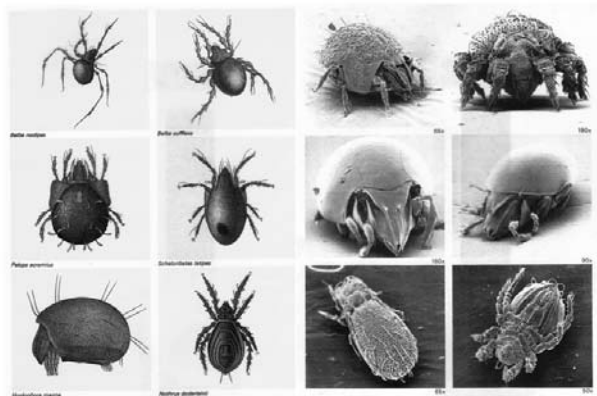


**Slika 1:** Raznovrstna množica roženastih pršic v vzorcu gozdnih tal (Bader, 1989)

## Sistematika, številčnost in raznovrstnost

Roženaste pršice ali oribatide (Oribatei, Cryptostigmata) so red v podrazredu pršic (Acarina), ki spada v razred pajkovec (Arachnida). Red obsega 150 družin in približno 7000 opisanih vrst. Oribatidna favna Slovenije šteje 379 vrst (Tarman, 1983), kar pomeni, v primerjavi z drugimi evropskimi državami, veliko število. Populacijska številčnost oribatid je odvisna od rastlinske odeje in vrste tal. V vzorcih gozdnih tal z bogato razvitimi humusom znaša skupna gostota od 120.000 do 300.000 osebkov na kvadratni meter, ki pripadajo vsaj 140 vrstam. V travniških in zlasti njivskih tleh je številčnost precej manjša (Tarman, 2008). Na manjšo prisotnost vplivajo obdelovalni posegi in izraba tal (pašnja, košnja, gnojenje, oranje, uporaba pesticidov itd.). Enako velja za druge skupine pršic, skakače, talne gliste itd.

Zoogeografsko so razširjene po vsem planetu, od Arktike in Antarktike do ekvatorialno-tropskih območij. Mnoge vrste so kozmopoliti, zelo veliko vrst je holarktičnih in palearktičnih. Vrsto *Oppiella nova* navajajo kot najbolj običajnega členonožca na Zemlji (Norton in Palmer, 1991). Zaradi telesne drobnosti in navezanosti na življenje v tleh (tudi mahovih) se kot »slepi potniki« razširjajo s sesalci, ptiči, letajočimi žuželkami, vetrom, vodnimi tokovi in od Kolumba dalje intenzivno tudi s človekom.



**Slika 2:** Pestrost oblik in površinskih struktur hitina je pri roženastih pršicah očitna (Bader 1989).

## Ekologija roženastih pršic

Roženaste pršice so del evedafona. Po telesni velikosti sodijo v razred mezofavne (po Driftu, dolžine od 100  $\mu\text{m}$  do 2 mm). Sestavljajo pomemben delež talnih zoocenoz. Kar 75 % vseh talnih pršic pripada oribatidam (Krivolutsky in Druk, 1986). Vrstni sestav oribatidnih zoocenoz se spreminja z letnimi časi. Spreminjajo se tudi številčna razmerja populacij. Časovno in prostorsko porazdelitev osebkov določajo klimatski in mikroklimatski dejavniki ter prehranjevalne možnosti oz. ekofiziološke potrebe vrst. Navezane so na vlažno okolje, zato so pogoste v mahovih, ki poraščajo tla, skalovje ob vodah in šotna barja. Pretežno so higrofilne živali. Manj je kserofilnih vrst, ki živijo v mahovih ter lišajih na strehah (Tarman in Červek, 1969) in drevesnih deblih (Trave, 1963). V naselitvenem prostoru so porazdeljene bolj ali manj razpršeno. Skupinsko porazdelitev povzročajo razmnoževanje, zaradi manjše gibljivosti ličink in nimf, ter občasno neenakomerna porazdelitev prehranjevalnih možnosti za mikrofage (bakteriovore in fungivore) vrste (iz družin Brachychthoniidae, Suctobelbidae in Oppioidae). Hrana roženastih pršic (Tarman, 2008) so mrtvi organski ostanki. V gozdu je to opad (listje, plodovi, pelod, semena, gnijoč les, odmrla koreninica itd.). Pomembna hrana so talne bakterije in glive (hife in spore), ki obraščajo opad. Zanje so vir beljakovin, maščob, vitaminov in mineralnih snovi.

Glavni plenilci oribatid so plenilske pršice iz reda Gamasida (nekoč Mesostigmata), paščipalci (Pseudoscorpionida), suhe južine (Opiliona, *Siro*) in drobni hrošči scidmenide (Scydmaenidae) ter pselafide (Pselaphidae). Skozi prozorno hitinjačo oribatid sem v njihovem prebavilu pogosto opazoval gregarine. Njihov zajedavski učinek ni znan.

## K veliki biodiverziteti roženastih pršic je prispevala filogenetska starost skupine

Pršice sodijo med najstarejše členonožce. Fosilna pršica *Protacarus crani* (Hirst, 1923) izvira iz devona. Najdena je bila v najdišču Rhynia chert na Škotskem pri Abardeenu. Pozneje so našli še več sorodnih vrst, ki so jih uvrstili med Pachygnthidae, družino pršic, katerih vrste živijo še danes (Dubinin, 1962). Vrste rodov *Rhynia* in *Aglaophyton* so skupaj z mahovi in glivami osvajale kopno in gradile pogoje za kopensko naselitev živalskih pionirjev (drugih pršic, skakačev, dvojnonog, suhih južin). Za prehod na kopno so bila tla prava odskočna deska. Razvil se je »praedafon«. Zgodilo se je pred več kot 400 milijoni let v močvirnem okolju in vlažnih mahovih, v okolju, ki ga naseljujejo tudi sodobne roženaste pršice. Prav zaradi njihove navezanosti na mahove jim Nemci rečejo »Mossmilben« in Angleži »Moss Mites«. V fosilni obliki so se ohranile zaradi sklerotizirane hitinjače, ki tvori 60 % njihove telesne teže (Krivolutsky in Druk, 1986).

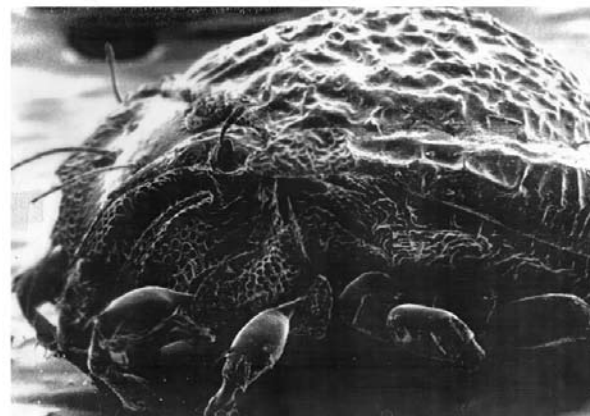
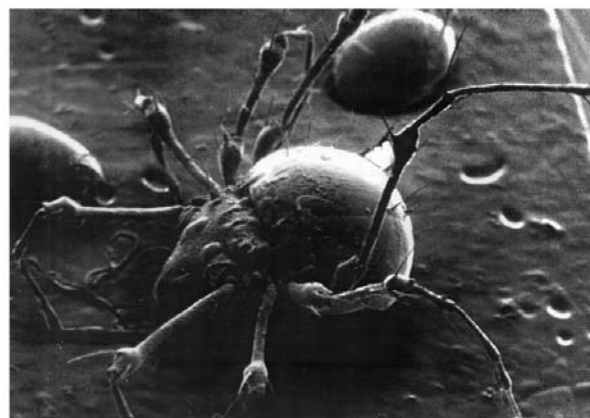
Najstarejše znane vrste oribatid so devonski fosili (Gilboa pri New Yorku), stari 420 do 430 milijonov let (Norton in sod., 1987). Po ostankih hrane v prebavilih se vidi, da so bile že tedaj razkrojevalke rastlinskih ostankov. Veliko sledi so zapustile v fosilnih rastlinskih tkivih iz pensilvanijskih premogov (zgodnji karbon). Sledi obžiranja so vidne celo na iztrebkih karbonskih makroartropodov (mokric in dvojnonog), torej so že takrat delovale kot sekundarne razkrojevalke. V zgodnji juri so obstojali rodovi, ki jim pripadajo sedaj živeče vrste (Labandeira s sod., 1997). Podobna odkritja so znana iz paleozooika in mezozooika Antarktike (Kellog in Taylor, 2004). V terciarnem jantaru (Baltik, Mehika, Dominikanska republika) pa so našli celo sedaj živeče vrste. Veliko biodiverzitet roženastih pršic in ohranitev arhaičnosti gradbenih tipov pripisujemo ekološki stabilnosti njihovega življenjskega okolja.

## Samoorganiziranje biodiverzitet

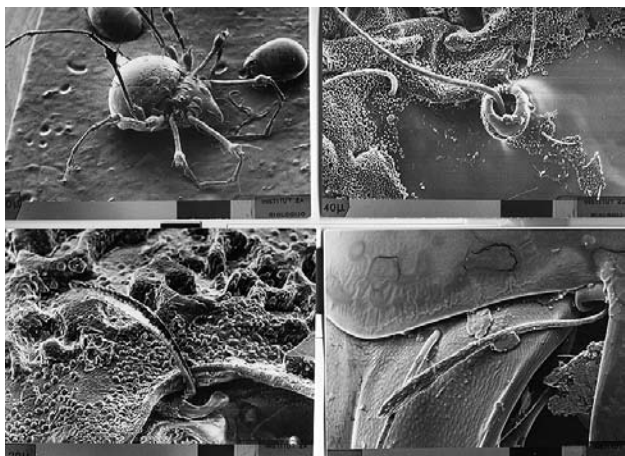
Sodobna raziskovanja kažejo, da ekosistemski procesi vodijo v večjo proizvodnjo in biotsko raznovrstnost. Nekateri ekologi govorijo o samorganiziranju ekosistemov (Leigh in Vermelj, 2009). Oblikovanje biotske raznovrstnosti pokažejo izredni dogodki. Motnje, ki zadenejo ekosistem, prizadenejo populacije vrst, ki tega ne prenesejo, številčno upadejo ali izpadejo iz sistema. Raznovrstnost in produktivnost se sprva vidno zmanjšata. Iste motnje pa lahko »ponudijo« možnosti drugim tipom, z drugačno ekološko reaktivnostjo. Prišleki (imigranti) znova dvignejo produktivnost in povečajo ponudbo proizvodov, kar izkoristijo vsi prebivalci ekosistema, proizvajalci in potrošniki. Nove razmere sprožijo delitev dela oz. specializacijo za nove naloge. Razvoj novih »poklicev« ali proces speciacije poveča biodiverzitet. Zamenjavo vrst v oribatidni združbi po

motnji smo opazovali na primeru propadanja gozda zaradi onesnaževanja (Tarman in Červek, 1977).

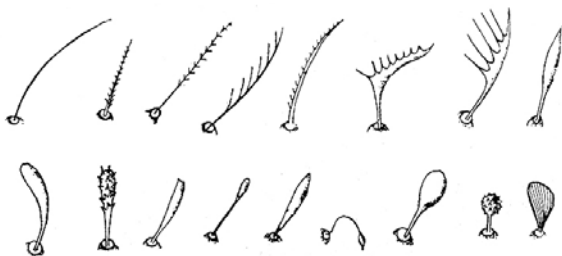
Dejavniki, ki povečujejo biodiverzitetu so ekološko-evolucijski, npr.: speciacija, kompeticija, mutacije, podvojitve genov, spolni izbor, ekosistemske spremembe in motnje, simbioze, koadaptacije, »oborožitvena tekma« med plenom in plenilcem, partenogeneza itd. Našteti dejavniki so odločali tudi o biodiverziteti oribatid. Ker so oribatide v geološkem pogledu zelo stara skupina živali, poteka evolucija njihove biodiverzitetu že več kot 400 milijonov let. Med njimi najdemo arhetipe, npr. vrste iz družin Palaeacaridae, Hypochthonoidae, Lohmannoidae, Eulohmannoidae, Collohmannoidae in Perlohmannoidae. Med temi so tudi pravi »živi fosili«. Razvile so različne morfološko-anatomske oblike, povezane z načinom gibanja (dolgonoge, kratkonoge, kroglasto ali podolgovato-valjasto telo, telesno oščetinjenostjo). Glede na prehranjevanje imajo specializirano oblikovane pipalke. Na prosomi nameščen parni trihobotrialni organ (slika), čutilo, ki ga imajo še druge pršice (Trombidiformes ali žametne pršice), pajki in nekatere žuželke, je dosegel pri roženastih pršicah največjo specializacijo. Morfološka raznolikost lijaka in čutilnega laska je specializacija na življenje v edafskem okolju (Tarman, 1959).



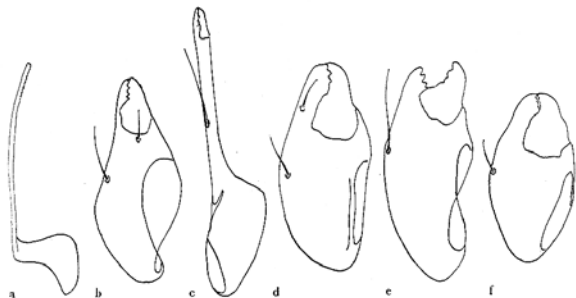
**Slika 3:** Posnetki z vrstičnim elektronskim mikroskopom pokažejo površinske strukture hitinjače in zunanjo zgradbo trihobotrijev.



Slika 4: Vrščični elektronski posnetki: *Oppia* sp. in trihobotrijalni organi različnih vrst



Slika 5: Različne oblike trihobotrijalnih laskev



Slika 6: Oblika pipalk (helicer) je odvisna od načina prehrane (iz Dunger, 1964).

## Ekološki dejavniki, ki vplivajo na biodiverzitetu roženastih pršic

Strukturiranost tal – vertikalna porazdelitev prostorčkov in organskega opada z različno stopnjo mikrobne obdelave (humifikacije) – nudi možnosti oblikovanja ekoloških niš in ustreznih prilagoditev. Posledica je rast biodiverzitetne skupine.

### Prostorske danosti

Raznolikost okolja povečujeta vertikalna slojevitost tal in horizontalna razgibanost mikroreliefa. Mnoga raziskovanja kažejo značilno vertikalno porazdelitev vrst (Haarlov, 1960). Odločajo velikost in porazdelitev talnih prostorč-

kov oz. telesna velikost in oblika živali (možnost gibanja po obstoječih prostorčkih), vlažnostno-toplotna izbirnost vrst in prehranjevalna izbirnost. Velike vrste (npr. iz rodov *Collohmanna*, *Perlohmanna*, *Damaeus*, *Hermannia*, dolžina telesa od 1200 do 1900  $\mu\text{m}$ ) so prebivalke listnega opada (sloja  $A_{00}$ ). Najgloblje (sloja  $A_2$  in B) sežejo le telesno najmanjše vrste (npr. *Oppia minus*, *Brachythionius* vrste, 120 do 200  $\mu\text{m}$ ).

Kljub veliki številčnosti (300.000 osebkov na 1  $\text{m}^2$ ) je naselitvena gostota uporabnega prostora majhna, daleč pod potencialno nosilnostjo prostora. Po orientacijskem izračunu (Tarman, 1977) pride na povprečno velik osebek (0,005  $\text{mm}^3$ ) oribatide 400  $\text{mm}^3$  prostora kar da razmerje 1 : 80.000.

Mikroreliefne danosti tal, obstoj drevesnih panjev, padlih debel, z mahovi in lišaji porasle skale in drevesna debela povečujejo funkcionalni obseg ekoloških niš tudi za roženaste pršice.

### Ponudba hrane

Dotok hrane (sezonski in sprotni opad) ponuja roženastim pršicam neprekinjene možnosti prehranjevanja. Prekinitve aktivnosti povzročata sezonska periodika (poletne suše in zimski mraz). Glede na količino hrane populacije oribatid ne dosežejo nosilne kapacitete okolja.

### Specializacije v prehranjevanju

Po izbiri hrane so oribatide:

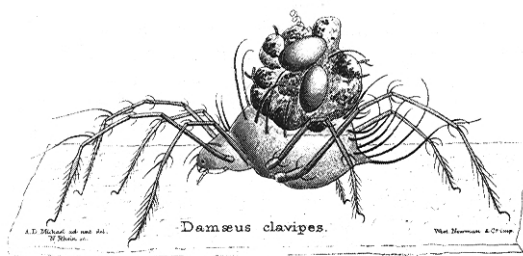
- makrofitofagi:
  - gnijoč les, odpadle iglice iglavcev (ksilofagi)
  - gnijoč listje (saprofagi)
- bakterio- in fungivori:
  - bakterije, ki obraščajo organske ostanke
  - hife in spore gliv (fungivori)
- mikrofitofagi:
  - alge, pelod
- omnivori (panfitofagi):
  - večina vrst

Njihova hrana so tudi trupla poginulih živali. Kaj pomeni ta hrana, ni znano.

Na izbiro hrane vplivajo telesna velikost, oblikovanost pipalk in mikrobna predelava ostankov. Raznovrstnost v prehrani nakazuje tudi morfološka raznolikost pipalk (slika). Ksilofage (*Phthiracarus*, *Liacarus*) in saprofage (večina vrst) imajo robustne pipalke za trganje trohnečnega lesa in odpadlega listja. Mikrofitofagi imajo pincetasto podaljšane pipalke (*Ceratoppia*) ali stiletasto zašiljene, za zabadanje v celice alg (*Gustavia*, *Eupelops*, *Suctobelba*). Razvojne stopnje: ličinka, proto-, devto- in tritonimfa dodatno povečajo raznovrstnost v prehranjevalni izbiri.

## Nizka rodnost

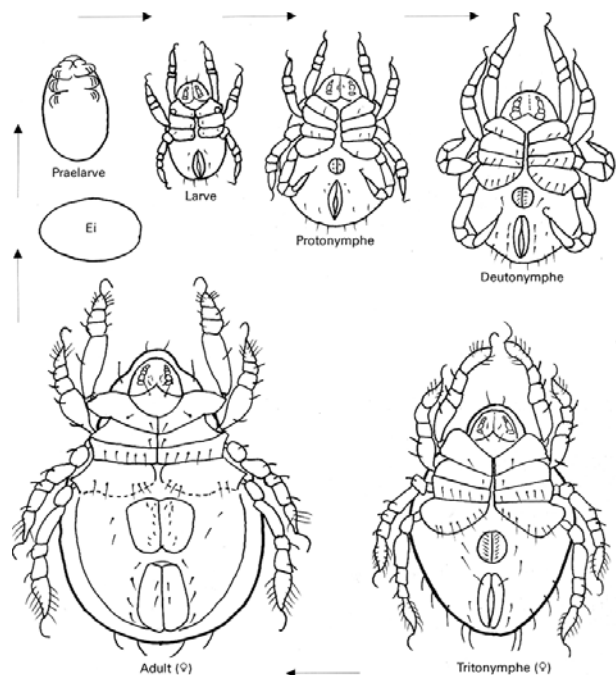
Oribatide imajo v primerjavi z drugimi členonožci izjemno nizko rodnost. Samica nosi, skozi prozorno hitinjačo histerosome, dobro vidna jajčeca (Brachychthoniidae, Phthiracaridae, Galumnidae, Oppiidae itd.). Jajčeca so velika, eno ali dve jajčeci napolnita pretežni del njene histerosome. Zato leže samica majhno število jajčec, enega (majhne Brachychthoniidae) do šest, le zelo redko več. Z ovipozitorjem, cevko, molečo iz razprtih genitalnih ploščic, odlagajo jajčeca v talne prostorčke. Razvoj teh traja v laboratorijskih pogojih (25 °C) od 43 dni (*Pergalumna nervosa*) do 152 dni (*Nothrus silvestris*). Doslej najhitrejši razvoj od jajčeca do odrasle živali v eksperimentalnih pogojih pri vrsti *Schelorbitates parabilis* je trajal 17 dni (Woodring, 1965). V naravnih pogojih, kjer so nižje temperature, traja razvoj do enega leta in več. V naših klimatskih razmerah opažamo spomladanski in jesenski številčni vrh pojavljanja ličink in nimf, to je v obdobju povečanih padavin. Odlaganje jajčec se lahko zavleče do razvoja »predličinke« (prelarve). Opazovali so primere, ko so protonimfe zapuščale mrtvo telo samice. Pri Belbah (*Damaeus*) prenaša samica jajčeca med dorzalnimi dlavicami histerosome (slika). Ob majhni rodnosti obstoja skrb za zarod. Vrste z dvema generacijama na leto so izjeme. Karl Strenzke je opisal celo primere viviparnosti (iz Dunger, 1964). Razvojne stopnje se morfološko zelo razlikujejo od odraslih živali in so funkcionalno del drugačnih ekoloških niš. Kolikšno vlogo ima pri več vrstah znana partenogenezna, ne vemo.



**Slika 7:** Samica *Damaeus (Belba) clavipes* z jajčeci na hrbtni strani histerosome

## Učinek plenilcev

Plenilce oribatid smo omenili že v poglavju Ekologija oribatid. Plenjenju predatorskih gamazid, vrst iz rodov *Veigalia* in *Pergamasus* (Mesostigmata), so najbolj izpostavljene mehko kožnate ličinke in nimfe. Pri opazovanju talnih vzorcev sem zelo pogosto naletel na primere plenjenja drobnih hroščkov *Cephenium* sp. iz družine scidmenide (Scydmenidae). Hroščki z velikimi srpasto ukrivljenimi sprednjimi čeljustmi prebijejo hitinjačo ftirakaride in izsesajo mehko tkivo. Med tem nosijo uplenjeno oribatido s seboj. Plenilci oribatid so tudi drobni pselafidi (Pselaphidae), ki so v vzorcih tal zelo pogosti.



**Slika 8:** Embrionalni in postembrionalni razvoj poteka pri roženastih pršicah v petih stopnjah (iz Bader, 1989).

## Simbiotske povezave

Zveze med roženastimi pršicami in bakterijami v prebavilu omogočajo učinkovitejšo izrabo hranilnih virov, zlasti težko prebavljivih celuloz. Tako bistveno razširijo uporabnost hranilnih virov in povečajo obseg ekoloških niš. O možnostih simbiotskih povezav pišejo mnogi avtorji (glej Tarman, 2008).

## Biodiverzitetno ekosistemov oblikujejo naključja in naravni izbor

Če se vrnemo na začetek našega razmišljanja o biodiverziteti, se znova vprašamo, zakaj tolikšna biotska raznovrstnost roženastih pršic in edafona v celoti.

Večina ekologov povezuje biotsko raznovrstnost z ravnovesjem ekosistemov. To naj bi kazali prehranjevalni spleti, energijske piramide in ekološke sukcesije. Po motnjah se ekoloških sistemi postopno vračajo iz malo diverzitetnih pionirskih združb v bolj diverzitetne klimaksne združbe. Hkrati se povečuje ravnovesje v razmerju produkcija – potrošnja. Podobno je po znanih katastrofičnih izumiranjih v geološki preteklosti sledila ponovna evolucija povečane biodiverzitetne. Čim bolj so naloge (funkcije) porazdeljene med vrstami, tem bolj je ekosistem v ravnovesju in trden, radi poudarjamo ekologi. Pot v večjo biodiverzitetno in večje ravnovesje naj bi bila ekosistemom vgrajena. Gre za holističen pogled, kot ga je razumel F. F. Clements (1874–1945), ko je pojasnjeval ekološko sukcesijo v klimaksno združbo.

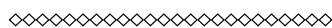
Biodiverziteta ekosistemov se oblikuje naključno, podobno kot se razvijajo vrste organizmov. Imigracija vrst v ekosisteme je stalen in neusmerjen proces. Vrste, ki »najdejo ali iznajdejo (speciacija)« ustrezno ekološko (funkcionalno) nišo, se v sistemu obdržijo in povečajo biodiverzitetu. Kdor tega ne zmore, odpade. Orodje, ki odloča o usodi vrst, je naravni izbor. Stvar je preprosta. Genetska raznolikost osebkov v populacijah oblikuje različne fenotipe. Statistično imajo več možnosti preživetja in razmnoževanja fenotipi osebkov z okolju najbolj prilagojenimi ekološkimi lastnostmi. O izidu odloča naravni izbor, kar pa ni več naključje. »Naravni izbor deluje v tem trenutku in ne pogleduje v prihodnost. Danes dobro prilagojeni organizmi so lahko že jutri iztrebljeni,« pravi John Kricher (2009). Zato je ravnovesje v naravi le navidezno. Sestav združbe se stalno spreminja in ne ponavlja v enaki sestavi. Slikovito je to razložil H. A. Gleason (1882–1975) takole: »Spreminjanje združbe je stalno in podobno sliki v kalejdoskopu.«

Sodobni ekologi zato poudarjajo pomen neravnovesja v ekosistemi, ki ga povzročijo različne motnje. Motnje, naravne (meteorološke, geološke, biotske itd.) in sedaj izzbrane tudi z delovanjem človeka, dajejo ekosistemom »krpasto – mozaično zgradbo«. V krpah različnih starosti in velikosti poteka večja dinamika ekoloških procesov, tudi menjava vrst. Krpasto oblikovane združbe so zato bolj biodiverzitetne. Če pa sprejemamo tezo o ravnovesju združb, vemo da ta ni cilj, ampak posledica. Mozaičnosti okolja, še posebej »mikromozaičnosti« talne zgradbe prisojamo tudi veliko biodiverzitetu oribatidnih združb.

## LITERATURA

Bader C. (1989): *Milben – Acari*, Veröffentlichungen aus dem Naturhistorisches Museum Basel, str. 1–48.

- Dunger W. (1964): *Tiere im Boden*, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg, Lutherstadt. 1–265.
- Clements F. E. (1916): *Plant succession: analysis of the development of vegetation*; povzeto po J. Kircherju.
- Gleason H. A. (1922): *On the relation between species and area*; povzeto po Kircherju.
- Haarlow N. (1955): Vertical distribution of Mites and Collembola in relation to Soil structure. V: Kevan in sod. (1955): *Soil Zoology*, Butterworths Scientific Publications, London, 167–179.
- Hirst (1923): podatek o najdbi in opisu fosilne pršice *Protacarus crani* povzet po spletnem viru The Rhynie Chert Mites, University of Aberdeen.
- Kellog D. W., Taylor E. L. (2004): Evidence of Oribatid Mite Detritivory in Antarctica During the Late Paleozoic and Mesozoic. *Journal of Paleontology* 78/6: 1146–1153.
- Kircher J. (2009): *The Balance of Nature*. Princeton Univ. Press, 1–237.
- Krivolutsky D. A., Ya Druk A. (1986): Fossil Oribatid Mites. *Ann. Rev of Entomology* Introduction, 31/1: 523.
- Labandeira C. C., Phillips T. L., Norton R. A. (1997): Oribatid mites and the decomposition of plant tissues in Palaeozoic coal – swamp forests. *Palaios* 12/4: 319–354.
- Lebrun P. (1964): Quelques spectes de la phaenologie des populations d' Oribatides (Acari): Oribatei dans lesol forestier en Moyenne-Belgique. *Bull. Acad. R. Belg. Cl. Sci* 5: 370–392.
- Leigh E. G. Jr., Vermeij G. J. (2002): Does natural selection organize ecosystems for the maintenance of high productivity and diversity? *Phil. Trans. R. Soc. London B*: 357: 709–718.
- Tarman K. (1959): Trihobotrialni organ akarini. *Razprave SAZU* 5: 185–233.
- Tarman K., Červek S. (1969): Oribatide in kolebole v strešnem mahu. *Biol. vest.* 17: 135–145.
- Tarman K., Červek S. (1977): Industrijsko onesnaževanje tal. *Varstvo narave* 10:73–92.
- Tarman K. (1977): *Vzroki in faktorji različnosti vrst v zoocenozah tal*. Poročilo Raziskovalni skupnosti Slovenije, Ljubljana. 26 str.
- Tarman K. (2008): Pedofavna – njena raznovrstnost in vloga pri razkrojevanju Organskih ostankov v tleh. Pogled v gozdna tla. V: Strgulc Krajšek S. in sod (ur.): Ekosistemi – povezanost živih sistemov, Zbornik prispevkov posveta, 61–85.
- Trave J. (1963): Ecologie et biologie des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles. *Vie et Milieu*, Suppl. 14: 1–267.
- Woodring J. P. (1965): povzeto iz Wallwork J. A. (1970): Ecology of soil animals. McGraw - Hill, London.



Avtor je bil rojen leta 1930 v Mariboru. Biologijo je študiral na Univerzi v Ljubljani. Leta 1959 je bil promoviran za doktorja bioloških znanosti na isti univerzi. Kot štipendist Unesca se je izpopolnjeval iz zoologije tal na Rothamsted Experimental Station v Angliji. Bil je redni profesor za ekologijo živali in zoologijo tal. Kot pedozoolog je preučeval vlogo talnih mikroarthropodov, posebno roženastih pršic pri dekompoziciji organskih ostankov v gozdnih tleh. Napisal je učbenik Osnove ekologije in ekologija živali in nekaj poljudnoznanstvenih knjig iz ekologije in biologije tal. Za raziskovalno delo je prejel državno priznanje in nagrade za poljudnoznanstveno pisanje. Od leta 1989 je upokojen, a še vedno aktiven v pisanju ekoloških člankov. Njegov hobi so potovanja in videosnemanje živega sveta.

*The author was born in 1930 in Maribor. He studied Biology at the University of Ljubljana. In 1959 he got Ph.D. in Biological Sciences at the same university. As an UNESCO scholar he studied soil zoology at the Rothamsted Experimental Station in England. He was a Full Professor for Animal Ecology and Soil Zoology. As a soil ecologist he studied the role of soil microarthropods, especially moss mites in the decomposition of organic matter deposited on the forest floor. He published a textbook *Fundamentals of Ecology and Animal Ecology* and a number of popular-science books on ecology and soil biology. For his research work in science he was awarded by state and he got some prizes for popular-science writings, too. He retired in 1989 but is still active in publishing articles in ecology. His hobby is travelling and video recording of living world.*

## O umetni biotski pestrosti človeške vrste – etični pomisleki *On man-made biodiversity of the human species – ethical objections*

**Jože Trontelj**

Slovenska akademija znanosti in umetnosti, Novi trg 3, 1000 Ljubljana / Komisija RS za medicinsko etiko  
(Slovenian Academy of Sciences and Arts, Novi trg 3, 1000 Ljubljana, Slovenia / National medical ethics committee),  
Zaloška 7, 1000 Ljubljana, Slovenia; joze.trontelj@kclj.si

**Abstract:** Recent developments in the biological sciences have offered new possibilities, among them genetic engineering. Genetically modified plants and animals have become a reality, although all ethical issues have not been resolved.

Even more serious ethical objections have been raised against attempting genetic modifications of human beings. Since recently, a lot of experimental work is being done with embryos which are hybrids between man and different animals, particularly in the UK, after having been authorized by the new legislation. Even before, a number of different human-animal mixtures have been proposed and many have actually been successfully produced. Allowing such beings to be born and mature, as recommended by some utilitarian ethicists would open difficult ethical and legal dilemmas. The Scottish Council on Human Bioethics has called for a European ethical debate, but so far this has not been considered.

Human-animal hybrids and chimeras, produced for industrial and military purposes, as well as for pleasure would change some of the foundations of our present societies.

Znanost je dala ljudem v roke nove možnosti. Genska tehnologija omogoča spreminjanje genoma. Posebno v rastlinskem svetu je prišla že precej daleč. Gensko spremenjeni organizmi paradokсно niso povečali biotske pestrosti, ampak so jo zmanjšali. Tehnologijo so zlorabile multinacionalne družbe; pred seboj imamo strašljivi zgled Monsanto, ki s svojo mednarodno 'policijo' nadzira, izkorišča in brezdušno izsiljuje armade kmetov po večjem delu sveta, mnoge ekonomsko uniči in spreminja v novodobne sužnje. Na območjih z Monsanto bombazem v Indiji je do 20-krat več samomorov kot na sosednjih območjih, kjer na stari način gojijo riž. V Mehiki izumirajo številne sorte koruze, daleč potujoči pelod z gensko spremenjenih plantaž jih spreminja v vse bolj enolične hibride. Izginjajo kulturne rastline, pa tudi divje avtohtone vrste.

Le malo manj oporečno je kloniranje. Lani se je Evropska skupina za etiko v znanosti in novih tehnologijah, svetovalni organ Evropske komisije, izrekla proti kloniranju živali za hrano. Sklep večje študije in potem priporočila je bil, da ljudje ocenjujejo tako početje kot nenaravno in etično nesprejemljivo. Poleg tega zanj ni dokazljive potrebe. Povsem nesprejemljivo pa je večini laične javnosti kloniranje ljudi za razplod, nekaterim pa tudi za namene raziskav. To je prepovedal posebni protokol k Ovijski konvenciji – o varstvu človekovih pravic in dostojanstva človeškega bitja v zvezi z uporabo biologije in medicine.

Ovijska konvencija prepoveduje tudi posege v genom, ki bi imeli za cilj 'žlahtnjenje' človeka oz. njegovih telesnih in duševnih sposobnosti. Celo ko gre za medicinske razloge, na primer zdravljenje ali preprečevanje dednih bolezni, bi bil poseg upravičen samo takrat, ko njegov cilj ni povzročiti spremembe na genomu potomcev. Forum nacionalnih etičnih svetov Evropske unije je izrazil zelo zadržano stališče tudi do drugih postopkov s področja biotehnologije ali farmakologije, ki bi imeli za cilj izboljševanje sposobnosti posameznikov ali krojenje njihovih lastnosti po lastnih željah ali zahtevah drugih. Vendar je tu etična meja včasih zabrisana in med razlogi proti takim ravnanjem niso več zmeraj v ospredju pravice prizadetega posameznika, ampak tudi načelo enake dostopnosti do dobrin, do katerih so upravičeni tudi drugi.

Poseben prispevek k biološki raznolikosti človeštva pa utegnejo postati nova bitja: hibridi in himere med človekom in živaljo. Etično spornemu pridobivanju mešanih človeško-živalskih zarodkov za raziskave, zazdaj resda samo do 14. dne starosti, je nedavno prižgal zeleno luč britanski zakonodajalec. Do te odločitve prišlo predvsem zaradi zadrege – znanstveniki, ki so si za svoje raziskave želeli 'pridelovati' človeške zarodke, so težko našli ženske, ki bi darovale jajčeca. Odvzem namreč ni brez tveganja in etičnih zadržkov. Pokazalo se je, da za nadomestek lahko uporabijo jajčne celice krave, ki jim odvzamejo jedro. Čeprav znanstvenikom težko očitamo neposredno kršitev človekovih pravic, pa ni dvoma, da je zakonodajalec dve etični meji premaknil

naprej, v smer nedovoljenega: ena je prepoved ustvarjanja človeških zarodkov za raziskave, druga pa prepoved prestopa medvrstne meje med človekom in živaljo.

Človeške himere pravzaprav niso nekaj čisto novega. Po vsaki transplantaciji postane pacient neke vrste himera. Vsajeni organi imajo genom darovalca. Mnogi imajo s tem psihološke težave, nekateri celo menijo, da se je s presajeno ledvico vanje vselila duša ali del duše pokojnega lastnika organa. Eden od večjih pomislov proti ksenotransplantaciji, nadomeščanju bolnih človeških src ali drugih organov s prašičjimi, so bili prav pričakovani psihološki problemi. Prašiče so nameravali z gensko tehnologijo spremeniti tako, da bi bili tkivno skladni s človekom, nato pa bi jih množili s kloniranjem. S tem bi pomagali mnogim srčnim bolnikom, obenem pa odprli tržišče, vredno milijarde dolarjev. Vendar je bil ta razvoj prav zaradi medicinske in etične spornosti ustavljen. Tudi če bi z gensko tehnologijo problem tkivne neskladnosti rešili, bi ostalo tveganje prenosa mikroorganizmov. To bi lahko pripeljalo do novih virusnih bolezní. Izvedenci so posvarili pred nevarnostjo hudih epidemij ali celo pandemij. Zato je konferenca Sveta Evrope priporočila uvedbo moratorija na ksenotransplantacijo. Moratorij so uveljavili tudi v ZDA.

A omeniti je treba druge, bolj problematične vrste novih bitij, genske mešanice med človekom in živaljo. Tu se je zadnja leta dogajalo veliko presenetljivega. Raziskovalci so v svoji radovednosti in želji po uveljavljanju opravili posege v biologijo človeka, ki odpirajo etično vznemirljiva vprašanja. Škotski etični svet je pozval k evropski razpravi o etičnih dimenzijah teh raziskav. Na seznamu tega sveta so naslednje možnosti, nekatere kar bizarne:

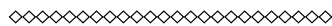
- Poskusi da bi ženska zanosila z živalskimi zarodki, ali da bi živalske samice nosile človeške zarodke – z vnajanjem tujevrsne sperme ali zarodkov v maternice.
- Živalsko-človeški hibridni zarodki – v živalske jajčne celice se injicirajo jedra človeških jajčec. Zarodkove

celice vsebujejo mešanico človeških in živalskih kromosomov.

- (*Že pridobljena bitja: hibridi človeka in žabe.*)
- Presajanje kromosomov. (*Že pridobljena bitja: hibridi med mišjo in človekom.*)
- V jajčne celice živali, iz katerih je odstranjeno jedro, je vstavljeno človeško jedro.
- (*Že pridobljena bitja: hibridni zarodki krava-človek in miš-človek.*)
- Mešanje živalskih in človeških spolnih celic.
- (*Že pridobljena bitja: hibridni zarodki morski prašiček-človek.*)
- Ustvarjanje človeško-živalskih himer. (*Že pridobljena bitja: 1. himere, ustvarjene s presajanjem organov zaradi zdravljenja; 2. himere, ustvarjene med zarodki v zgodnji ali pozni dobi nosečnosti: genetski človeško-mišji himerni fetusi, himere, ki so mešanica med ovco in človekom, opico in človekom, svinjo in človekom; in 3. himere, ki nastanejo po vstavitvi pluripotentnih matičnih celic v zgodnji zarodek – človeških v živalskega in narobe: genetske človeško-mišje himere.*)

Škotski etični svet je pozval k evropski razpravi o etičnih dimenzijah teh raziskav. Tu se namreč zastavljajo resna vprašanja. Kakšen status bo človeštvo priznalo novim bitjem, če se bodo rodila in odrasla? Kakšne bodo njihove pravice, kako se bomo izognili diskriminaciji? Na poziv Škotskega etičnega sveta presenetljivo skoraj ni bilo odmeva. Medtem pa se nekateri filozofi in etiki nove, utilitarne vrste že navdušujejo nad družbo prihodnosti, v kateri bi križance med ljudmi in živalmi – nova bitja z novimi sposobnostmi in manj pravicami – koristno vključili v industrijo, vojsko in rabo za druge namene.

Tako se poleg nove biologije in medicine utegne poroditi tudi nova etika. Če bo nekoč dobila odločilno besedo, bo spremenila nekatere temelje sedanje civilizacije.



Prof. dr. Jože Trontelj je doktor medicine, doktor znanosti in redni profesor nevrologije na Medicinski fakulteti Univerze v Ljubljani. Je avtor ali soavtor več kot 150 znanstvenih člankov, dveh znanstvenih knjig in več kot 30 poglavij v znanstvenih knjigah. Za svoje raziskave je leta 1989 prejel Kidričevo nagrado. Zadnja leta je dejaven na področju biomedicinske etike. Vodi državno komisijo za medicinsko etiko, obenem pa je član odbora Sveta Evrope za smernice v bioetiki; v tem odboru je član komisije za biomedicinske raziskave na ljudeh. Sodeloval je pri izdelavi temeljnega evropskega dokumenta o bioetiki, Konvencije o varovanju človekovih pravic in dostojanstva človeškega bitja v zvezi z uporabo biologije in medicine. Od leta 1993 je član Slovenske akademije znanosti in umetnosti, v letih od 2002 do 2008 je bil njen podpredsednik, od leta 2008 pa je njen predsednik.

Prof. dr. Jože Trontelj je doktor medicine, doktor znanosti in redni profesor nevrologije na Medicinski fakulteti Univerze v Ljubljani. Je avtor ali soavtor več kot 150 znanstvenih člankov, dveh znanstvenih knjig in več kot 30 poglavij v znanstvenih knjigah. Za svoje raziskave je leta 1989 prejel Kidričevo nagrado. Zadnja leta je dejaven na področju biomedicinske etike. Vodi državno komisijo za medicinsko etiko, obenem pa je član odbora Sveta Evrope za smernice v bioetiki; v tem odboru je član komisije za biomedicinske raziskave na ljudeh. Sodeloval je pri izdelavi temeljnega evropskega dokumenta o bioetiki, Konvencije o varovanju človekovih pravic in dostojanstva človeškega bitja v zvezi z uporabo biologije in medicine. Od leta 1993 je član Slovenske akademije znanosti in umetnosti, v letih 2002–2008 je bil njen podpredsednik, od leta 2008 pa je njen predsednik.



## Urbana ekologija – zakaj se njen pomen povečuje? *Urban ecology – why is it an increasingly important topic?*

**Heikki Setälä**

University of Helsinki, Department of Ecological and Environmental Sciences, Nimenkatu 73, 15140 Lahti, Finska;  
hsetala@helsinki.fi

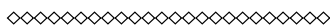
**Izveleček:** Zaradi hitro naraščajoče urbanizacije prihaja do sprememb v rabi zemljišč, kar predstavlja pomembno grožnjo ekosistemom in njihovemu delovanju širom po svetu. Do konca tega desetletja bo več kot polovica svetovne populacije živela v mestih in drugih urbaniziranih območjih. Habitati, ki jih spreminja človek, izguba in fragmentacija pokrajine kot tudi sproščanje plinov v sledovih in drugih onesnaževalcev služijo kot najbolj znani primeri negativnih vplivov goste človeške populacije na okolje. Spremembe v rabi zemljišč lahko gledamo kot izrabo tal, ko se dobro razvita stara prst nadomešča s funkcionalno spremenjeno prstjo ali celo s povsem novim substratom, tako imenovano "umetno zemljo". Takšno spreminjanje zemljišč za potrebe urbane uporabe najverjetneje vodi v spremembe v življenju v prsti in tako poruši življenjske podporne mehanizme ekosistema, kot so razgradnja organskih snovi, kroženje hranil in razstrupljanje škodljivih snovi. Zemljo v urbanih območjih po navadi opisujejo kot umetno in močno prizadeto, vendar pa je prst v mestnih parkih in vrtovih lahko zelo podobna kmetijski ali celo naravni prsti. Eden glavnih dejavnikov, po katerih se zemlja v mestih loči od tiste v naravi zunaj mest, je velika prostorska heterogenost različnih ekoloških vzorcev in procesov. Visoko heterogenost kažejo okolja kot so parki, pokopališča, gradbišča, potoki in jezera, vrtovi in dvorišča, univerzitetna naselja, igrišča za golf, mostovi, letališča in smetišča. Ti habitati so zelo dinamični, nanje po eni strani vplivajo biofizikalni in ekološki dejavniki, po drugi strani pa socialne in ekonomske težnje. Aktivno upravljanje zelenih prostorov je zelo pomembno, vendar redko zadostuje; treba je ščititi, obnavljati in upravljati tudi okolišnje ekosisteme, zato da se vzdržujejo podporne storitve v ekosistemih, ki so pomembne za blagostanje ljudi in omogočajo prožnost urbane krajine.

Zadnji klimatski modeli napovedujejo povečanje količine padavin v različnih klimatskih pogojih, še posebno v močno urbaniziranih območjih. V povezavi z vedno večjim deležem zatesnenih, neprepustnih površin v urbanih okoljih je zelo verjetno, da bo naraščajoči trend dežja povzročil anomalije v hidroloških ciklih. Tipični primer tega je povečana količina in poslabšana kakovost urbanih površinsko odtekajočih voda ("ulične vode"). V tej predstavitvi bodo urbane odtočne vode uporabljene kot kazalnik ekološkega zdravja urbanih življenjskih okolij. Nadalje bodo predstavljeni primerjava značilnosti urbanih in naravnih ekosistemov ter nekaj primerov potekajočih urbanih ekoloških študij na Finskem.

**Summary:** Land-use changes due rapidly increasing urbanization pose major threat on ecosystems and their functions worldwide. By the end of this decade, more than half of the world human population will be living in cities and other urbanized areas. Human-induced habitats, loss and fragmentation of the landscape as well as accumulation of trace gases and other pollutants serve as the best-known examples of negative impacts of dense human population on the surrounding environment. Land-use changes can be seen analogous to soil use, as well-developed old soils are replaced by functionally altered soils or even by completely new substrates, called "made lands". Such conversion of land and soils to urban use is likely to translate into changes in soil biota, thereby distorting life-supporting ecosystem services, such as decomposition of organic matter, cycling of nutrients and detoxification of harmful substances. Urban soils are traditionally described as being highly artificial and disturbed, although soils in urban parks and gardens can share many features typical to agricultural, even natural soils. One of the key factors distinguishing urban soils from natural soils is their high spatial heterogeneity in the various ecological patterns and processes. This high heterogeneity manifests as parks, cemeteries, vacant lots, streams and lakes, gardens and yards, campus areas, golf courses, bridges, air ports and landfills. These habitats are highly dynamic, influenced by both biophysical and ecological drivers on the one hand and social and economic drivers on the other. Active management of green spaces is vital but seldom sufficient, there is also a need to protect, restore and manage surrounding ecosystems in order to maintain ecosystem services of value for human well-being and build resilience in the urban landscape.

Recent climate models predict precipitation to increase under various climatic conditions, especially in heavily urbanized areas. Combined with increasing proportion of sealed, impermeable surfaces in urban settings, the

growing trend of rain events are likely to cause anomalies in hydrological cycles. A typical example of it is the increased quantity and worsened quality of urban runoff waters ("street waters"). In this presentation urban runoff waters will be dealt as an indicator of the ecological health of urbanized habitats. Furthermore, the typicalities of urban vs. natural ecosystems are compared and some examples of the ongoing urban ecological studies in Finland will be presented.



Dr. Setälä poučuje urbane ekosistemske raziskave na Univerzi v Helsinkih. Njegovo znanstveno področje je ekologija družbe in prehranskih mrež. Njegovo glavno zanimanje trenutno predstavlja razumevanje urbanih sistemov kot ekosistemov, predvsem na način pretakanja energije in snovi skozi mesta in kako biotske komponente v urbanih območjih prispevajo k temu pretoku. Prav posebno ga zanima prst in omrežje razgrajevalcev hrane v njej. Zanimive so povezave med nadzemskimi in podzemskimi komponentami ekosistemov ter njihov vpliv na podporne funkcije za življenje v ekosistemih, tako v urbanih kot v ruralnih območjih. Njegov cilj je razviti doslej pomanjkljivo teorijo urbanih ekosistemov z raziskovanjem podobnosti in razlik med naravnimi ekosistemi in ekosistemi, ki jih je oblikoval človek. Objavil je na desetine člankov o razmerju med biodiverziteti in delovanjem raznolikih ekosistemov.

*Dr. Setälä is a professor in urban ecosystem studies at the University of Helsinki. His scientific background is in community and food web ecology. Currently his main interest is the understanding of urban systems as ecosystems, especially the ways through which energy and matter flow through cities and how the biotic components of urban areas contribute to these flows. His particular interest rests on soils and the decomposer food webs therein. Of particular interest are the linkages between the aboveground and belowground components of ecosystems and how they influence the life-supporting ecosystem services both in urban and rural areas. He aims at developing the hitherto lacking ecological theory of urban systems by exploring the similarities and dissimilarities between natural and man-made ecosystems. He has published tens of papers on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning in various ecosystems.*

# Zasvojenost z gospodarsko rastjo na planetu z omejenimi naravnimi viri

## *Addiction with economic growth on the planet with limited natural resources*

Jože Mencinger

Univerza v Ljubljani, Pravna fakulteta (*University of Ljubljana, Faculty of Law*), Poljanski nasip 2, SI-1000 Ljubljana;  
Ekonomski inštitut Pravne fakultete (EIPF), Prešernova 21, SI-1000 Ljubljana; joze.mencinger@pf.uni-lj.si

**Izveček:** Moderne družbe so po dveh stoletjih izjemnega razvoja zasvojene z gospodarsko rastjo, ki naj bi bila zaradi tehnološkega napredka in prevlade storitev nad proizvodnjo materialnih dobrin brezmejna. Njen "znanstveni" temelj je produkcijska funkcija; gospodarsko rast pa naj bi ustvarjala predvsem skupna faktorska produktivnost, ki naj bi jo zagotovila vlaganja v raziskave in razvoj.

EU je zasvojenost z rastjo strnila v Lizbonsko strategijo, na pol poti priznala njen neuspeh in "staro" strategijo zamenjala s »prenovljeno«; ta se je usmerila predvsem v zagotavljanje gospodarske rasti in delovnih mest. Toda tudi »prenovljena« je temeljila na leporečju in ustvarjanju institucij.

Gospodarska kriza je dokončno razkrila, da je šlo za iluzije, da gospodarsko rast tudi na kratek rok omejuje povpraševanje in da je temeljni problem razvitega sveta ustvariti dovolj dela in ne dovolj dobrin. Tehnološke spremembe, ki izrivajo delo iz proizvodnje materialnih dobrin, sicer posredno omogočajo povečevanje zaposlenosti v storitvenih dejavnostih, vendar globalizacija, ki je tudi globalizacija tržnega fundamentalizma, te možnosti zmanjšuje, saj dejavnosti z visoko dodano vrednostjo hitro pretvarja v dejavnosti z nizko. Gospodarska kriza bo nedvomno spremenila svet; vsaj začasno z opustitvijo doslej veljavnih paradigem tržnega fundamentalizma na globalni ravni in z njegovo nadomestitvijo z mnogo bolj lokalnimi politikami agregatnega povpraševanja, ki jih je mogoče usmeriti v novi »zeleni New Deal«.

**Abstract:** After two centuries of extremely rapid development modern societies have become obsessed with economic growth. It is taken as limitless due to technological change and prevalence of services over production of goods. The "scientific" pillar of it is production function; growth is to be achieved by increases of total factor productivity secured by investments in research and development.

In 2000, EU condensed the obsession with growth in the Lisbon strategy. It admitted in 2004 that it failed, and, in 2005, replaced the "old" strategy with the "renewed" one; economic growth and job creation were in the core of it. The paths to the new goals did not seem to be assured; also the "renewed" strategy relied on empty talks and creation of new institutions.

World economic crisis has finally and definitely shown that the strategy was illusion, that economic growth is in the short run limited by demand rather than by supply, and that the core problem of modern societies is creation of enough jobs and not creation of enough goods. Technological changes which are mainly labor saving, indirectly enable creation of new jobs in the service sectors; it is but countered by globalization of market fundamentalism which swiftly turns high value added sectors of economic activity into low value added sectors. World economic crisis will change the world; at least by temporary abandonment of global market fundamentalism with much more local policies of aggregate demand creation which could be directed towards a "Green New Deal".

## Uvod

Sodobna ekonomika temelji na relaciji: **sebičnost** → **dobiček** → **rast**. Gospodarska rast naj bi bila nujna za obstoj kapitalizma; po Schumpetru je stagnantna kapitalistična družba *contradictio in adjecto*. Večina učbenikov ekonomije začenja z trditvijo, da je gospodarjenje poskus zadovoljiti potrebe. Ker pa so te brez meja, je potrebna tudi brezmejna gospodarska rast, ki pa, če gospodarimo v omejenem okolju, ne more biti brezmejna. Kljub temu pa pomisleki, da gospodarska rast ni brezmejna, nimajo veliko pristašev.

Največ ekonomistov verjame, da "produktivnost naravnih virov narašča bolj ali manj eksponentno" (Sollow, 1957) in da sodobna gospodarska rast temelji predvsem na brezmejnem povečevanju znanja in storitev. To naj bi omogočalo tudi brezmejno rast (Ayres, 2004).

Za razlago determinant gospodarske rasti ekonomisti največkrat uporabljamo produkcijske funkcije; med najbolj uporabnimi je Cobb-Douglasova  $Y = A * K^a L^b$ . Z njimi pravzaprav le v matematični obliki povemo, da je zato, da naredimo produkt **Y**, potrebno delati, čemur služi **L**, in

imeti stroje, temu služi **K**, medtem ko mejni elastičnosti **a** in **b** povesta, kako se s spreminjanjem količine dela **L** in količine kapitala **K** spreminja produkt **Y**. Del gospodarske rasti, ki ga ne znamo pojasniti s povečanjem količine dela in kapitala, pripišemo tehnološkemu napredku oziroma skupni faktorski produktivnosti; v enačbi temu služi **A**. Oblik ali dopolnil zgoraj zapisane produkcijske enačbe je veliko, vendar srž in smer vzročnosti ostajata nespremenjena; produkt je odvisna spremenljivka, delo, kapital in tehnološki napredek pa so neodvisne. Če povezanost še poenostavimo s predpostavko o konstantnih donosih, kar pomeni, da enoodstotna istočasna rast vseh »inputov« (dela in kapitala) tudi produkt poveča za en odstotek, dobimo Cobb-Douglasovo produkcijsko funkcijo s konstantnimi donosi:

$$Q = A * K^a * L^{(1-a)}$$

oziroma

$$\ln Q = \ln A + a * \ln K + (1-a) * \ln L$$

ali približek povezavo v stopnjah rasti

$$dQ/dt = dA/dt + a * dK/dt + (1-a) * dL/dt$$

$$rQ = rA + a * rK + (1-a) * rL$$

Z njeno pomočjo izračunamo prispevke posameznih faktorjev k gospodarski rasti, prispevek tehnološkega napredka pa je kar razlika med rastjo produkta in z marginalno produktivnostjo tehtano rastjo proizvodnih faktorjev.

$$rA = rQ - a * rK - (1-a) * rL$$

Denison je s pomočjo produkcijske funkcije ocenil, da je povečanje dela in kapitala h gospodarski rasti ZDA v obdobju 1929–1982 prispevalo približno polovico, drugo polovico pa je prispevala povečana produktivnost (izobrazba, tehnični napredek, izboljšanja alokacija in ekonomika obsega). Burda in Wyploz (2005) sta prispevke k rasti BDP v obdobju 1913–1987 razdelila takole:

|                 | Francija | Nemčija | Japonska | Nizozemska | Združeno kraljestvo | ZDA |
|-----------------|----------|---------|----------|------------|---------------------|-----|
| BDP             | 2,6      | 2,8     | 4,7      | 3,0        | 1,9                 | 3,0 |
| Delo in kapital | 1,1      | 1,4     | 3,0      | 2,0        | 1,2                 | 2,0 |
| Ostane          | 1,5      | 1,4     | 1,7      | 1,0        | 0,7                 | 1,0 |

### Gospodarska rast 1820–2000

Sodobna gospodarska rast se je začela v začetku 19. stoletja; dotlej sta prebivalstvo sveta in družbeni produkt rasla počasi, dolga obdobja stagnirala ali pa se celo zmanjševala. Trajnejša gospodarska rast je bila izjemna; takšna naj bi bila tri stoletja v Evropi (1500–1800) ter na Kitajskem (950–1250). Sicer pa je v prvem tisočletju po Kristusu pre-

bivalstvo sveta tako rekoč stagniralo, prav tako produkt; v drugem tisočletju pa se je prebivalstvo sveta povečalo 22-krat, produkt na prebivalca 13-krat, skupni produkt torej kar 300-krat. Izjemno gospodarsko rast v zadnjih stoletjih naj bi omogočile naselitev relativno praznih območij s plodno zemljo (Amerika), mednarodna trgovina (Benetke, Portugalska, Nizozemska, Anglija) ter tehnološke spremembe. Večina povečanj je nastala po letu 1820. V tem obdobju so se tudi močno povečale razlike med posameznimi deli sveta. V letu 1820 je bilo razmerje (družbeni produkt na prebivalca) med »severom« in »jugom« 2 : 1, leta 2000 pa 7 : 1; razmerje med ZDA in Afriko pa kar 22 : 1.

**Tabela 1:** Značilnosti gospodarske rasti sveta 1820–2000.

Vir: Angus Maddison, *The World Economy*, OECD Publishing 2001.

| Obdobje   | Povprečna rast |      |            |
|-----------|----------------|------|------------|
|           | prebivalstva   | BDP  | BDP/capita |
| 1820–1890 | 0,40           | 0,93 | 0,54       |
| 1870–1913 | 0,80           | 2,11 | 1,30       |
| 1913–1950 | 0,93           | 1,82 | 0,88       |
| 1950–1973 | 1,93           | 4,90 | 2,92       |
| 1973–2001 | 1,62           | 3,05 | 1,41       |

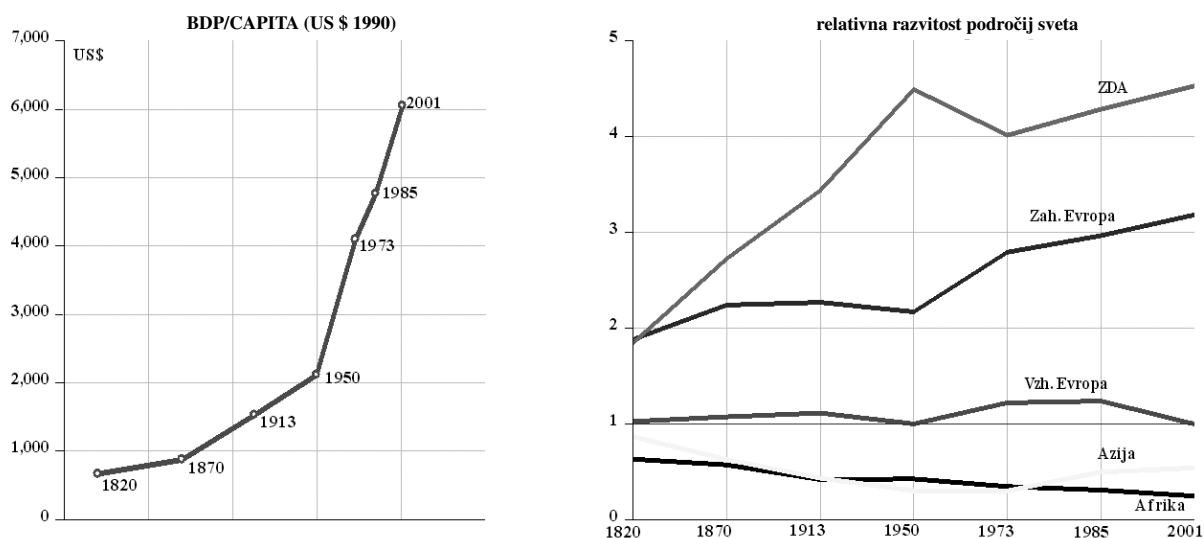
**Tabela 2:** Gospodarski razvoj posameznih območij sveta (BDP/capita USD po kupni moči 1990).

Vir: Angus Maddison, *The World Economy*, OECD Publishing 2001.

| Leto | Svet | Severna Amerika | Zahodna Evropa | Vzhodna Evropa | Azija | Afrika |
|------|------|-----------------|----------------|----------------|-------|--------|
| 1820 | 667  | 1230            | 1254           | 683            | 577   | 420    |
| 1870 | 875  | 2380            | 1960           | 937            | 550   | 500    |
| 1913 | 1525 | 5237            | 3458           | 1695           | 658   | 637    |
| 1950 | 2111 | 9484            | 4579           | 2111           | 634   | 894    |
| 1973 | 4091 | 16417           | 11416          | 4988           | 1226  | 1410   |
| 1985 | 4762 | 20410           | 14113          | 5892           | 2359  | 1468   |
| 2001 | 6049 | 27384           | 19256          | 6027           | 3256  | 1489   |

### Lizbonska strategija

EU je zasvojenost z gospodarsko rastjo leta 2000 strnila v Lizbonsko strategijo (Mencinger, 2005). Z njo naj bi Evropa do leta 2010 postala najbolj učinkovita na znanju temelječa družba polne zaposlenosti, ki bi bila sposobna konkurirati globalizacijskim izzivom. Po nekaj letih mantr o njej je dejansko dogajanje oziroma poročilo Wim Kove komisije konec leta 2004 le pripeljalo do streznitve in priznanja, da je EU ne le daleč od lizbonskih ciljev, ampak da se od njih celo oddaljuje. Evropska komisija je sicer zagotavljala, da strategija iz leta 2000 ni opuščena in da gre le za njeno prenovo. Kakor koli, leta 2005 je sprejela nov dokument: **“Partnerstvo za rast in delovna mesta – nov**



Slika 1: Gospodarski razvoj in razvoj posameznih področij sveta. (Vir: Tabela 2)

**začetek lizbonske strategije**” oziroma “prenovljeno” Lizbonsko strategijo, ki je bila že takrat enako utopična kot »stara« Njen »znanstveni« temelj je bila produkcijska funkcija. Največ pozornosti je strategija namenjala **skupni faktorski produktivnosti**, malo manj pa kapitalu in delu. Pri kapitalu naj bi bil največji problem **plitkost finančnega sistema**, kar (drugače povedano) pomeni le, da gredo prihranki na poti od varčevalcev k investitorjem skozi premalo predalov finančnega sistema, pri delu pa **premajhna prilagodljivost trga delovne sile**, kar (drugače povedano) pomeni, da delavci v EU nočejo delati za 200 evrov mesečno in nenehno iskati nove zaposlitve. »Družba znanja«, ki jo je vsebovala strategija, je hitro postala neizogibna sestavina političnih govorov; implicirala pa je, da se bomo v EU ukvarjali z informacijskimi in finančnimi storitvami, proizvodnjo srajc, čevljev in stolov pa bomo prepustili »kitajcem«. To naj bi omogočala »zdrava« makroekonomska politika, ki bi podpirala strukturne reforme, liberalizacijo in privatizacijo. “Prenovljena” lizbonska strategija že na začetku ni bila nič manj utopična, kot je zdaj, ko je dokončno “mrtva” in ko jo je kriza dokončno spremenila v dokument brez uporabne vrednosti.

Temeljni problem »lizbonskih strategij« (“stare”, “prenovljene” ali slovenske iz leta 2005), predvsem pa gospodarske politike, ki jo je EU posredno ali neposredno vsiljevala članicam, je bilo popolno zanemarjanje agregatnega povpraševanja in delitve produkta oziroma zanašanje na nauke, po katerih ponudba avtomatično ustvarja povpraševanje, globalni trg in konkurenca pa zagotavljata pravično delitev produkta. To pravzaprav preseneča, saj se v sodobnih gospodarstvih podjetja mnogo manj ukvarjajo s vprašanjem, kako kaj narediti, kot z vprašanjem, kako narejeno prodati. Zato je vzročno-posledična zveza, ki jo vsebuje

produkcijska funkcija, dejansko malo pomembna. Mnogo bolj pomembne so zveze, ki pojasnjujejo agregatno povpraševanje, posebno investicijsko, ter povpraševanje po delu v odvisnosti od gospodarske aktivnosti.

Poglobljanje krize je dokončno potrdilo, kar se je vedelo vnaprej, da lizbonska strategija z gospodarsko realnostjo nima veliko opraviti. Če bi jo vzeli zares, bi mogli celo trditi, da je pripeljala v zdajšnjo gospodarsko krizo; a gre le za odsev neoliberalizma, ki ga je Evropska komisija dejansko neprestano spodbujala.

Ključno gibalno večje produktivnosti naj bi bile raziskave in razvoj, inovacije in znanje, ki naj bi Evropi zagotavljale konkurenčnost na svetovnem trgu, na katerem drugi konkurirajo s poceni delom in surovinami. Že v »stari« lizbonski strategiji je zato posebej poudarjen pomen znanstvenih odkritij in organiziranje evropskega raziskovalnega prostora, ki naj bi odkritja zagotavljal. Zanašanje na znanstvena odkritja je ostalo tudi v središču »prenovljene«. Eden od najpomembnejših razlogov za »zaostajanje« Evrope za ZDA naj bi bilo prav premajhno investiranje v raziskave in razvoj; da bi ga odpravili, bi morale članice EU raziskavam nameniti vsaj 3 % letnega bruto domačega produkta, pol več kot dotlej, ko naj bi namenjale 2 %, medtem ko naj bi ZDA temu namenjale 2,7 %, Japonska pa več kot 3 %.

Evropska komisija je v svoji finančni perspektivi za obdobje 2006–2013 predlagala podvojitev lastnih sredstev s 5 na 10 milijard evrov letno in ustvarjanje okolja za raziskave in razvoj. To naj bi omogočila množica bolj ali manj potrebnih institucij, kot so Skupne evropske raziskovalne iniciative (Joint European Technology Initiatives), 22 Evropskih tehnoloških platform (European Technology Platforms), Evropski raziskovalni svet (European Research Council),

Evropski strateški forum za raziskovalno infrastrukturo (European Strategy Forum for Research Infrastructures) ter Nacionalne kontaktne točke (National Contact Points). Kaže, da njihovi ustvarjalci verjamejo, da je proizvodnjo znanstvenih odkritij mogoče zagotoviti z množico institucij, ki skrbijo za pedantno urejene postopke prijavljanja raziskav.

Samodejne povezanosti med izdatki za raziskave in razvoj in gospodarsko rastjo ter rastjo zaposlenosti ni. Tako je na primer najvišjo, več kot osem odstotno povprečno gospodarsko rast v obdobju 1995–2002 dosegla Irska, ki je v tem času imela ne le izjemno nizke izdatke za raziskave in razvoj, nekaj nad 1 % BDP, ampak jih je celo zmanjševala. Državi z najvišjimi izdatki za raziskave in razvoj, Finska in Švedska, sta sočasno imeli precej skromno gospodarsko rast. Slednja je v tem obdobju imela konstantno visoke stopnje izdatkov, medtem ko je od držav, za katere imamo podatke, izdatke za raziskave in razvoj povečevala le Finska, njihovo povečevanje pa je spremljalo zmanjševanje gospodarske rasti. Negativne povezanosti med gospodarsko rastjo in izdatki za raziskave in razvoj v obdobju 1995–2002 seveda ni mogoče uporabiti za trditve, da izdatki za raziskave in razvoj zmanjšujejo gospodarsko rast, gotovo pa omogoča trditve, da je ne zagotavljajo.

Predpostavimo, da bi preurejanje znanosti in množica birokratskih pravil in institucij res prinesli nova tehnološka odkritja, ki naj bi po strategiji in v kombinaciji z izboljšanim delovanjem oziroma večjo prilagodljivostjo trga dela sočasno zagotovila večjo produktivnost, več delovnih mest in boljša delovna mesta, selitev delavcev iz dejavnosti z nizko dodano vrednostjo v dejavnosti z visoko dodano vrednostjo in zmanjšanje brezposelnosti. Tehnološke spremembe gotovo povečujejo produktivnost ter ustvarjajo boljša delovna mesta, ne ustvarjajo pa več delovnih mest. Njihovi dejanski skupni učinki na zaposlenost in brezposelnost so rezultat več različnih učinkov; nekateri zaposlenost zmanjšujejo, drugi jo povečujejo.

Število novih delovnih mest, ki jih tehnološke spremembe ustvarijo v proizvodni dejavnosti, v kateri je prišlo do sprememb, je najbrž mnogo manjše od števila delovnih mest, ki jih odpravijo. Prav zaradi tehnoloških sprememb se število in delež zaposlenih v proizvodnih dejavnostih neprestano zmanjšuje. Le malo delavcev, ki zaradi tehnoloških sprememb v proizvodni dejavnosti izgubijo zaposlitev, more dobiti zaposlitev v proizvodnih dejavnostih z višjo dodano vrednostjo. Nekaj se jih lahko preseli v storitvene dejavnosti z enako, višjo ali nižjo dodano vrednostjo, še več pa v dejavnost z "ničto" dodano vrednostjo – med brezposelne. Tehnološke spremembe, ki neposredno zmanjšujejo zaposlenost, pa posredno omogočajo (ne ustvarjajo) ustvarjanje novih delovnih mest v storitvah, bodisi privatnih, bodisi javnih, bodisi takšnih z visoko (notarji, visoki uradniki) ali

pa takšnih z nizko dodano vrednostjo (sobarice, smetarji). V državah EU so v zadnjem desetletju skoraj vsa nova delovna mesta nastala v storitvenem sektorju, delež storitev pa se je dvignil na skoraj 70 odstotkov bruto domačega produkta. Komisija EU, ki priznava, da ima osrednjo vlogo pri ustvarjanju novih zaposlitev prav javni sektor, sicer sočasno računa, da je s sprostivami trga dela na teh področjih mogoče ustvariti še več delovnih mest. To je vsaj nekoliko nenavadna ugotovitev, saj naj bi sprostitev povečala učinkovitost, kar pomeni, da bi enako količino javnih storitev morali nuditi z manjšim številom državnih uradnikov. Kolikšna je dodana vrednost v storitvenih dejavnostih, posebno javnih, določata monopoliziranost in sposobnost administrativno vsiliti storitve, ki jih te dejavnosti ponujajo. Če na primer notarji zaradi monopola in administrativne prisile, da moramo uporabljati njihove storitve, zaslužijo največ, je tudi njihova dodana vrednost oziroma prispevek k bruto domačemu produktu po definiciji največji.

## Globalizacija in gospodarska rast

Globalizacija bi morala z dostopom do dela, kapitala in surovin na vseh trgih in produkcijo za vse trge sveta zmanjšati transakcijske stroške ter povečati alokacijsko učinkovitost in trgovinsko menjavo, temelječo na primerjalnih prednostih. To naj bi, vsaj na dolgi rok, povečalo blaginjo vseh. Teoretični temelj teh podmen je neoklasična ekonomska misel, ki poudarja koristi konkurence in verjame v polno prilagodljivost gospodarskih subjektov cenam in zahtevam svetovnega trga. Slednji naj bi bil tudi ustrezna zamenjava za posege države.

Kritiki globalizacije opozarjajo, da le deli posameznih družb in le nekatere družbe uživajo sadove globalizacije, da globalizacija povečuje neenakost med državami in znotraj njih, povzroča brezposelnost v razvitem svetu in zadržuje plače v manj razvitem na ravni revščine. Po njihovem mnenju se neusmiljene bitke za tržne deleže, podprte z združevanji in prevzemi, končujejo v nekakšnem gospodarskem kanibalizmu, v katerem se delavci spreminjajo v dninarje oziroma reprodukcijski material. Zagotovila, da globalizacija povečuje blaginjo in gospodarsko rast, zato postajajo vse bolj pogojna; to naj bi se dogajalo le v državah, ki se globalizirajo, ne pa v tistih, ki se ne. Vendar pri tem gospodarstva s trenutno visoko gospodarsko rastjo, kar razglasijo za odprta, tista z nizko pa za zaprta. Tudi zagotovila, da globalizacija zmanjšuje revščino, so vse bolj negotova. Pravi odgovor je najbrž, da "globalizacija lahko pospeši gospodarsko rast, a ne nujno, in da lahko poveča revščino, a ne nujno" (Stiglitz, 2004, 466). Pri presoji učinkov globalizacije ne gre spregledati, da globalizacija v ožjem pomenu besede (razširitev znanja in tehnologije na ves svet, dostop do trgov vsega sveta itd.) časovno sovпада s prevlado ameriškega modela kapitalizma. Najpomembnej-

ša sestavina globalizacije je bila zato globalizacija tržnega fundamentalizma, kar je morda najboljše izražalo geslo o "koncu zgodovine".

Z vključitvijo v EU se je velik del izzivov globalizacije prenesel z nacionalne na EU-raven. Vendar tudi EU ob selitvi vse več proizvodnih in tudi dela storitvenih dejavnosti v države z nizkimi plačami ne more zagotoviti obstoja evropskega modela in zdajšnje življenjske ravni ter gospodarske rasti. Zmanjšanje cene dela z liberalizacijo na trgih dela oziroma z zmanjševanjem plač in socialne varnosti, ki bi zadoščalo za konkurenco z mnogo bolj brezobzirnimi družbami, posebno Kitajsko, bi zahtevalo opustitev evropskega modela socialno-tržnega gospodarstva. Ob izginjanju tradicionalne povezanosti med delojemalci in delodajalci, slednji so tudi vse bolj brezimni in oddaljeni, prevladi "share holder value" maksimanda in neskončni mobilnosti kapitala se je proizvodnja hitro selila v dežele z izjemno nizko ceno dela. To ne velja le za tradicionalne proizvodne dejavnosti z nizko dodano vrednostjo (tekstil), ampak vse bolj tudi za proizvodne oziroma celo storitvene dejavnosti z visoko dodano vrednostjo. Dejavnosti z dotlej visoko dodano vrednostjo se s selitvijo v dežele z izjemno nizkimi plačami kljub visokim dobičkom (dodana vrednost je poenostavljeno kar vsota plač in dobičkov) hitro pretvarjajo v dejavnosti z nizko dodano vrednostjo. Selitev proizvodnje zato tudi v EU močno zmanjšuje možnosti posrednega ustvarjanja delovnih mest, ki jih omogoča tehnološki napredek. Zato bo EU prej ko slej – in čeprav bo neprestano ponavljala gesla o odprtosti – preostalo le postopno dejansko zapiranje svojih trgov z uvajanjem raznih "ISO-standardov" oziroma z zahtevami, da se v proizvodnji dobrin in storitev, ki jih uvaža, oziroma v trgovini s proizvodi, ki jih izvaža, uveljavijo pravila, ki veljajo v EU. Res je, da se s hitrejšo gospodarsko rastjo in dvigom življenjske ravni v preostalem delu sveta pojavljajo novi trgi, a to pojavljanje časovno zaostaja za izgubljanjem delovnih mest zaradi selitve proizvodnje iz EU.

## **Bo kriza zaustavila rast, še preden jo zaustavijo omejeni naravni viri?**

Slaba štiri desetletja trajajoč cikel tržnega fundamentalizma, ki ga je močno okrepil propad socialističnih gospodarstev, je najbrž končan. Končal se je dve leti po smrti »najvplivnejšega ekonomista druge polovice 20. stoletja«, nobelovca Milтона Friedmana, ki je bil nosilec vere v nezmotljivost svobodnega trga in škodljivost državnih posegov. Svet je spet na »Poti v suženjstvo«, bi dejal Friedrich Hayek, prav tako nobelovec in simbol ideje o brezmejni gospodarski svobodi. V štiridesetih letih prevlade zdajšnje različice je namesto socialno tržnega kapitalizma nastal »casino kapitalizem«, v njem so lastnike podjetij zamenjali lastniki premoženja, iz delavcev pa je nastala »delovna

sila«. Za temi dogajanji so bile velike prerazdelitve družbenega produkta med delom in kapitalom; delež dela, ki je bil pred tridesetimi leti približno 75 odstotkov BDP, se je skrčil na 68 odstotkov, delež kapitala pa se je s 25 odstotkov povečal na 32. Sočasno pa se je na strani uporabe BDP delež investicij s približno 25 odstotkov skrčil na 18. Razlika (med 18 in 32 odstotki) je šla v privatizacije, prevzeme in špekulacije. Prav ta razlika je omogočila nastajanje vsakovrstnih finančnih skladov, ki so si izmišljali nove »finančne produkte«, s katerimi so povečevali razdaljo med varčevalci in investitorji; temu se je reklo finančno poglabljanje. Uspešnost gospodarstev so začelo meriti s finančno poglubljenostjo, poenostavljeno z razmerjem med zadolženostjo (aktivo bank) in BDP; večja zadolženost je pomenila večjo razvitost, več preprodaj premoženja na borzah pa prav tako.

Finančni svet se je vse bolj oddaljeval od realnega, finančno »premoženje« pa je kar naprej raslo. Do leta 1980 je bilo približno tolikšno kot letni nominalni bruto domači produkt, zdaj je tri- do petkrat oziroma boljše pet- do trikrat večje – odvisno od rasti ali padcev na borzah. Še mnogo bolj oziroma morda najbolj usodna sestavina »casino kapitalizma« je bilo spreminjanje in nadomeščanje lastnikov podjetij z lastniki premoženja; usoda podjetja jim sploh ni mar, mar jim je le, koliko bodo iztržili za premoženje, ki so ga kupili z namenom, da bi ga z dobičkom prodali. Kapitalski trg, ki naj bi omogočal zbiranje prihrankov in nadzor upravljanja se je sprevrgel v mešetarjenje s premoženjem. Delavci so postali nekakšna brezimna »delovna sila« oziroma reprodukcijski material, ki naj bi bil kar se da poceni in fleksibilen – pripravljen delati za manj in zmeraj znova iskati novo delo. Vse to brez globalizacije ne bi delovalo; »finančnih produktov« ni bilo mogoče prodati, kjer so nastali, ameriške so kupovali v Evropi in drugod po svetu. Lastniki premoženja podjetij so bili na drugem delu sveta, nefleksibilno »delovno silo« na enem delu sveta je bilo zmeraj mogoče nadomestiti z bolj fleksibilno na drugem delu.

Po koncu krize bo svet precej drugačen, kot je zdaj, saj nje-no razreševanje začenja spreminjati svetovni gospodarski red. To bo kapitalizem, tega tudi zdajšnjačasna in »začasna« podržavljanja bank, zavarovalnic ali drugih delov gospodarstva ne bodo spremenila. A kriza ustvarja možnosti za prelom z zdajšnjim in iskanje novega kapitalizma, v katerem bodo »finančni produkti« uvrščeni med prevare ali igre na srečo, v katerem bodo lastniki lastniki podjetij in ne le premoženja, delavci pa sodelavci. A do takrat bo preteklo kar nekaj časa. Dotlej bodo države oživljale gospodarstva z izmišljanjem novih »potreb«, ki bodo omogočale, da bomo sploh lahko delali. Na kratek rok je pravzaprav vseeno, kakšne so; lahko so puške ali tanki, da le zaposlujejo veliko ljudi. Na dolgi rok je smer oživljanja pomembna – morda je rešitev v »zelenem New Dealu«.

**LITERATURA**

Ayres U. R, Warr B. (2004): Accounting for growth: the role of physical work. *Structural Change and Economic Dynamics* 16: 181–209.

EU (2005): Communication to the Spring European Council. *Working together for Growth and Jobs, A new start for the Lisbon Strategy*. COM (2005) 24, Brussels, 2. 2. 2005.

EU (2005): *Delivering on Growth and Jobs: A New and Integrated Economic and Employment Co-ordination Cycle in the EU*. Companion document to the Communication to the Spring European Council. COM (2005) 24 Brussels, 3. 2. 2005.

European Economists for an Alternative Economic Policy in Europe (2002): *Better Rules, Tools and Institutions for Full Employment and Social Welfare in Europe*. Memorandum 2002, 26 str., mimeo.

Kroes N. (2005): *Building a Competitive Europe – Competition Policy and Relaunch of the Lisbon Strategy*. Milano, 7. 2. 2005.

Maddison A. (2001): *The World Economy, A Millennial Perspective*. OECD Publishing.

Mencinger J. (2005): Leporečja lizbonske strategije in Slovenija. *Gospodarska gibanja* 367: 23–39.

Mendelson P. (2005): *Strengthening the Lisbon Strategy: the Contribution of External Trade to the Growth and Competitiveness in Europe*. Stockholm, 15. 2. 2005.

Potočnik J. (2005): *The Future of EU Research – chances for the new Member States*. Varšava, 4. 2. 2005.

Sollow R. (1957): Technological Change and the Aggregate Production Function. *Review of Economics and Statistics*: 312–320.

Stiglitz J. (2004): Globalization and Growth in the Emerging Markets. *Journal of Policy Modeling*. June 2004: 465–484.



Dr. Jože Mencinger je redni profesor na Pravni fakulteti Univerze v Ljubljani. Diplomiral je na Pravni fakulteti Univerze v Ljubljani, magistriral na Ekonomski fakulteti Univerze v Beogradu. Študiral je ekonometrijo na University of Pennsylvania, Philadelphia, ZDA, in tam 1975 pridobil doktorat znanosti. V letih 1990–1991 je bil podpredsednik slovenske vlade, od leta 1991 do 1997 član Sveta Banke Slovenije, od leta 1992 do 1999 direktor Ekonomskega inštituta Pravne fakultete, od 1998 do 2005 rektor Univerze v Ljubljani. Leta 1995 je postal član Evropske akademije znanosti in umetnosti. V letih 2002 do 2007 in od leta 2007 naprej je član Državnega sveta Republike Slovenije. Od leta 1987 je urednik mesečnika “Gospodarska gibanja”.

*Jože Mencinger is a Professor of Economics at the Law School, University of Ljubljana. He graduated law at the Law School, University of Ljubljana, obtained his M.A. degree in Economics at the School of Economics, University of Belgrade. He studied Econometrics at the University of Pennsylvania where he received PhD in 1975. In the 1990–1991 period he was deputy prime minister in the Slovenian government, between 1991 and 1997 a member of the Board of Bank of Slovenia and between 1998 and 2005 general manager of EIPF. He served as a rector of the University of Ljubljana between 1998 and 2005. In 1995, he became a member of the European Academy of Science. Since 2002 he has been also a member of the State Council of the Republic of Slovenia. He has been the editor of a monthly magazine Gospodarska gibanja since 1987.*



## The young Charles Darwin – student, naturalist and gardener *Mladi Charles Darwin – študent, naravoslovec in vrtnar*

**Peter D. A. Boyd**

Shropshire Museum Service, Shrewsbury Museum & Art Gallery, Barker Street, Shrewsbury, Shropshire, SY1 1QH,  
Velika Britanija; peter.boyd@shropshire.gov.uk

**Izvleček:** Charles Darwin je bil eden najpomembnejših znanstvenikov naše zgodovine! Rodil se je leta 1809 (pred 200 leti), v Shrewsburyju, v okraju Shropshire, v Angliji. Dobro popotnico so mu predstavljali premožen oče, po poklicu zdravnik, ter izobrazena in razgledana družina. Živel so na obrobju mesta, v veliki hiši, imenovani »The Mount« (Gora) s služabniki in velikim vrtom. Naravoslovje je Charlesa začelo zanimati, že ko so ga poučevali mati, brat in sestre, še preden je pri osmih letih začel obiskovati v šolo. Mnogi revnejši otroci tedaj do šolanja sploh niso prišli. A tudi malemu Charlesu ni bilo lahko, saj mu je že kmalu po vstopu v šolo umrla mati. Sedem let je prebil na gimnaziji v Shrewsburyju, kjer je bival v internatu. Tam se je učil latinščino in grščino, a ga to ni preveč zanimalo. Naravoslovnih predmetov tedaj v šolah niso poučevali, a Charles je svoje naravoslovno znanje razvijal sam, med drugim tudi s tem, ko je doma starejšemu bratu pomagal pri kemijskih poizkusih. V šoli ni bil izjemen učenec, a ga je oče na domačem vrtu ter v ordinaciji pri kirurških operacijah in diagnosticiranju bolezni učil opazovati, beležiti in analizirati podatke. Tako se je pripravil na študij medicine na edinburški univerzi. Ker pa ni maral operacij in seciranja, študija ni dokončal. Poizkusil je še v Cambridgeu, s študijem teologije. Tako kot v Edinburgu je tudi tu ugotovil, da ga zelo odbijajo vsa predavanja, in je raje študiral iz knjig, veliko časa pa posvetil tudi zabavi s prijatelji in zbiranju hroščev. Kljub vsemu je uspešno opravil izpite in bil na pravi poti do duhovniškega poklica. Na vplivne profesorje je s svojim naravoslovnim znanjem naredil močan vtis, in to v času, ko je veljalo naravoslovje (ali »preučevanje čudes božjega stvarjenja«) za primerno prostočasno dejavnost duhovnikov. Njegova nesojena duhovniška kariera je bila prekinjena, ko so ga, zaradi naravoslovnega znanja in ker je izhajal iz »primerne« družine, predlagali za »ladijskega naravoslovca« in kapitanovega spremljevalca na raziskovalni ladji Beagle. Vztrajno samostojno proučevanje rastlin, živali in kamnin, začeto v otroštvu in nazadnje spodbujeno s strani dojemljivih učiteljev, ga je pognalo v novo smer. Vendar njegovo petletno potovanje z ladjo Beagle okoli sveta in njegovo kasnejše raziskovalno delo ne bi bila možna brez očetove izdatne finančne pomoči. Tudi po Charlesovi poroki je oče vložil veliko denarja v investicije, s prihodki katerih je Charles plačeval svoje raziskovalno delo in vzdrževal družino. Odrasel je v enostarševski družini, v šolah, kjer so njegovo zanimanje za naravoslovje označili za izgubo časa, pa ni bil preveč uspešen. Kljub temu je vselej imel podporo družine in kasneje na univerzi vendarle našel tudi razumevanje in podporo učiteljev, ki so prepoznali njegove zmožnosti.

**Abstract:** Charles Darwin was one of the most important scientists who ever lived. He was born in 1809 (200 years ago) in Shrewsbury, Shropshire, England. He was fortunate to have a wealthy father who was a doctor and be part of an intelligent and educated family. He lived in a large house called 'The Mount' with servants and a large garden, on the edge of the town and open countryside. He had developed a strong interest in natural history before he attended his first school at the age of eight, having been taught previously by his mother, brother and sisters. Many poor children of his age never had the opportunity to attend school. However, he was unfortunate because his mother died soon after he started at day school. He was sent to Shrewsbury Grammar School as a boarder for seven years where he studied Latin and Greek but little that interested him. Science was not taught in schools at that time but Charles developed his knowledge by collecting natural history specimens and helping his older brother with Chemistry experiments at home. He was not an exceptional child at school but his father taught him about observation, recording and analysis of information in the garden and surgery, assisting with his patients and diagnosing illnesses. This prepared him for Edinburgh University where he studied to become a doctor but he 'dropped out' because he did not like operations or dissections and was sent to Cambridge University to train for The Church (to become a priest). However, both in Edinburgh and Cambridge he disliked lectures, preferring to read about the subjects in books and spent most of his time having a good time with his friends and collecting beetles. However, he worked hard enough to pass examinations and achieved a good Bachelor of Arts Degree as a first step to becoming a clergyman. That career path was cut short because he had impressed influential professors and lecturers who admired his scientific prowess at a time when the study of natural history (studying the wonders of God's Creation) was considered an appropriate pastime for a

clergyman! He was recommended for the role of ship's naturalist on the survey ship 'The Beagle' because of his natural history skills and because he was 'a gentleman' of the right social background to be the captain's companion. His self-motivated study of plants, animals and rocks commenced as a child in Shrewsbury and encouraged at last by perceptive teachers, propelled him into a new direction. However, his five year voyage on The Beagle around the world and his subsequent life of research would have been impossible if his father had not supported him financially and later, when he married, invested a large sum of money, the income from which supported his research, wife and family. He had been raised in a one-parent family and did not do well at school where his interests were dismissed as a waste of time. However, he had the support of his family and eventually, at university, found the support of teachers who recognised his potential.

## Introduction

Charles Darwin was born in Shrewsbury, Shropshire, England on 12th February 1809 during the Napoleonic Wars with France. His birthplace was a house called 'The Mount' built by his father, Robert Darwin, in an elevated position overlooking the town. Charles spent his childhood in Shrewsbury but left it to attend university from 1825–1831 and for his voyage on 'The Beagle' 1831–1836. However, Shrewsbury remained his home and it was Shrewsbury and his family to which he returned between terms from university and after his great voyage. Although he spent most of the rest of his life living in London and Kent, he continued to visit Shrewsbury until his father's death in 1848 and later.

## Shrewsbury

Shrewsbury is the County Town of Shropshire. Shropshire is England's largest inland county with Wales bordering it on its west side. The historic town centre of Shrewsbury is within a loop of the River Severn. It is well known for its historic buildings including Norman castle, medieval abbey, timber-framed tudor buildings, fine churches and museums. The remains of the Roman town of Viroconium (Uriconium) at Wroxeter and the Ironbridge Gorge ('Birthplace of the Industrial Revolution') are nearby.

Shrewsbury is surrounded by beautiful countryside of hills, valleys, rivers, lakes, moors and mountains with diverse geology and natural habitats. The coast of Wales is not far away. This was the countryside in which Charles Darwin was brought up and which influenced his lifelong interest in natural history.

## The Darwin Family in Shrewsbury

Charles Darwin was born into a family of intelligent, influential and shrewd people. His father was Dr Robert Darwin. In 1786, Robert's father, Erasmus Darwin, took him to Shrewsbury from Derby and left him, with £20 in his pocket, to set up a medical practice in Shrewsbury. From that start as a young doctor of 20, he was to become one of

the richest and most influential men in Shropshire and the West Midlands.

In 1796, Robert married Susannah Wedgwood, first child of Josiah Wedgwood I, the pottery manufacturer of Etruria near Stoke, Staffordshire. The marriage made the up-and-coming doctor more secure financially and led to an increase in the number of 'useful contacts' as a physician and entrepreneur.

In about 1799, he built the house called 'The Mount' on high ground at Frankwell, overlooking the River Severn and Shrewsbury. The Mount was a large, plain, square, red-brick house, 'of which the most attractive feature was the pretty green-house, opening out of the morning room'. Dr Darwin loved his garden, planting it with a wide variety of trees, shrubs and other plants. He and other members of the family maintained a 'perennial garden diary' recording details of flowerings and fruiting in the kitchen garden, pleasure gardens and glasshouses of The Mount.

The doctor travelled about his lucrative practice, covering more than three counties, in a yellow chaise (a type of horse-drawn carriage). He was a physician to rich and poor alike and much respected. He was also a shrewd businessman and part of his wealth came from his sidelines – property speculation and lending money to the landed gentry.

Dr Robert Darwin (1766–1848) and his wife Susannah (1765–1817) had 6 children:

- Marianne 1798–1858
- Caroline Sarah 1800–1888
- Susan Elizabeth 1803–1866
- Erasmus Alvey 1804–1881
- Charles Robert 1809–1882
- Emily Catherine 1810–1866

Charles's sisters had a great influence on his upbringing and were important correspondents, keeping him in touch with news of Shrewsbury when he was away from it. Susan Darwin lived at The Mount until her death in 1866. She was the last member of the Darwin Family to live there. The sale details of the house and its contents provide an

insight into the nature of the household and way of life of the Darwins in Shrewsbury.

*Lot 1 MANSION HOUSE, called "THE MOUNT", Shrewsbury, containing Dining Room, Drawing Room, Morning Room opening into Conservatory, Library, Fourteen Bedrooms with suitable Dressing Rooms, Kitchens and all usual offices, ample Cellaring, very extensive Stabling, Coach Houses, &c., Conservatories, Fernery, Forcing Frames, extensive walled Garden, Pleasure Grounds, and adjoining piece of Land, the whole containing 37,752 square yards, or 7a. 3r. 8p., and standing in an elevated position on the Banks of the River Severn, commanding extensive and beautiful scenery, and fit for the immediate reception of any family, and lately occupied by Miss Darwin.*

*Lot 2 GARDENER'S HOUSE with Garden attached, Coach-house, Stable, &c., comprising 320 square yards, in the immediate vicinity of Lot 1.*

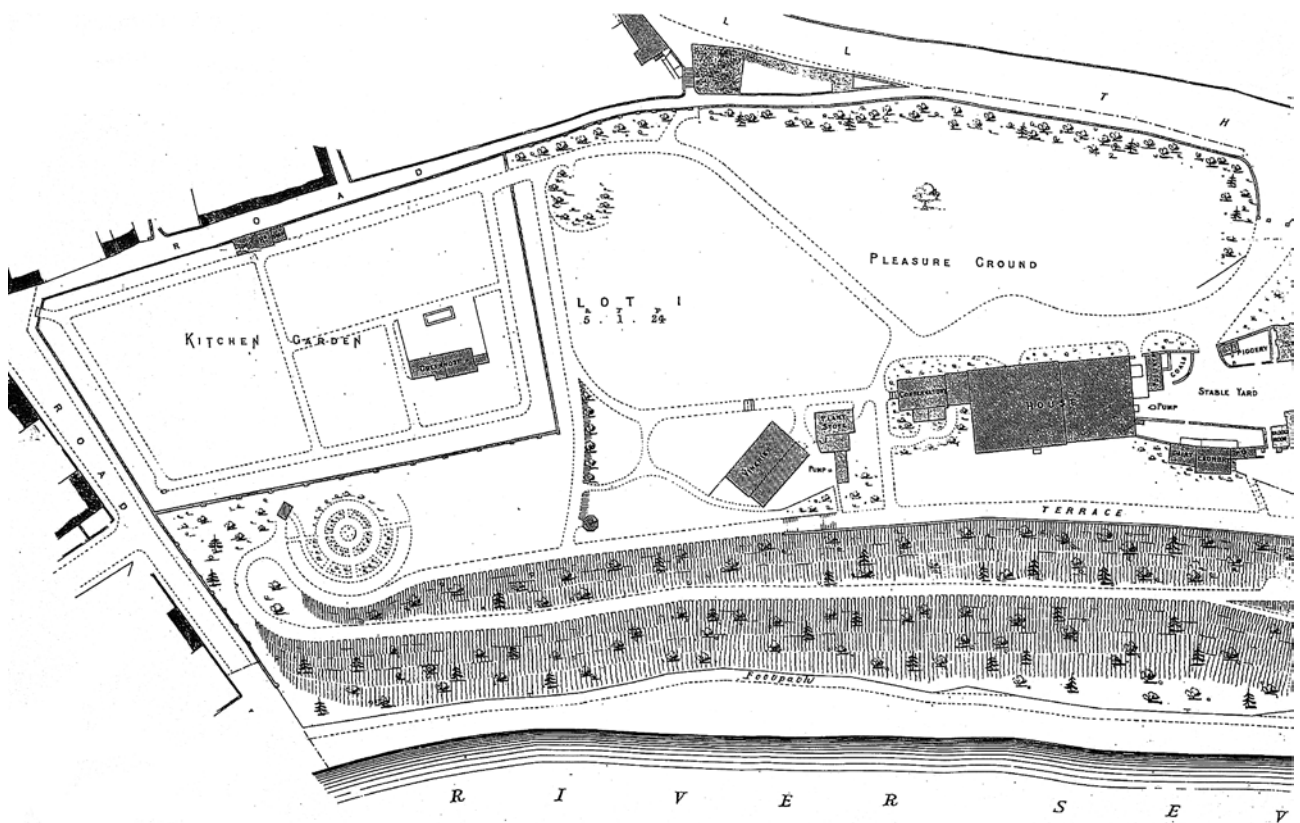
The plan which accompanied the particulars shows four or five glasshouses: a 'conservatory' leading off the house, a 'plant stove' (for tropical plants), 'vineries' (for growing grape vines) and, in the walled kitchen garden, a 'greenhouse'. The kitchen garden also had a 'tool house' and 'shed'. There was a concentric circular parterre with an adjacent

summerhouse and another summerhouse closer to the house. There was an Ice House on the slope facing the River Severn.

The Darwin family was wealthy and had several house servants, gardeners and a coachman. The Mount was not just a house and garden but was also the 'Home Farm' for the far more extensive Darwin properties.



**Figure 1:** The Mount with adjoining conservatory greenhouse. Photograph c.1860. [Shrewsbury Museum & Art Gallery].



**Figure 2:** Plan of the buildings and garden of The Mount in 1866. [Shrewsbury Museum & Art Gallery].

### Charles Darwin as a boy in Shrewsbury

Charles's earliest memories were of a time when he was four years old, when the Darwin family went to the Welsh coast for sea-bathing but he seems to have remembered little else from his childhood until he was seven or eight years old.



**Figure 3:** Charles Darwin (aged about 6 years) holding a *Lachenaia* plant from one of the greenhouses and Catherine (aged 5 years) in 1816. [© English Heritage Photo Library By kind permission of Darwin Heirlooms Trust].

As a young boy, Charles was educated by his mother and by his sister Caroline when his mother became ill. Charles considered that his education by Caroline had not been very successful:

*“I have been told that I was much slower in learning than my younger sister Catherine, and I believe that I was in many ways a naughty boy. Caroline was extremely kind, clever and zealous; but she was too zealous in trying to improve me; for I clearly remember after this long interval of years, saying to myself when about to enter a room where she was – “What will she blame me for now?” and I made myself dogged [determined] so as not to care what she might say.”*

In the spring of 1817, Charles was sent to a day-school in Shrewsbury kept by Rev G. Case, the Minister of the Unitarian Chapel on the High Street in Shrewsbury. Charles remained a pupil of the Rev. Case for a year. The Rev Case's house with schoolroom overlooked the churchyard of St. Chad's Church. Charles's mother Susannah Darwin was a Unitarian and had attended Rev. Case's chapel with Charles and her other children. However, both Charles and his brother Erasmus had been christened in St. Chad's Church

(Church of England) soon after their birth because, at that time, it was difficult to advance in society and a profession if you were not a member of the Anglican Church. It is significant that the Unitarian Church (attended by the Wedgwood side of the family) encouraged more freedom of thought than the dogmatic Church of England. After his early boyhood and the death of his mother, Charles usually attended St Chad's Church rather than the Unitarian Chapel.



**Figure 4:** Caroline Darwin 1816 (aged about 16 years) by Sharples. [© English Heritage Photo Library. By kind permission of Darwin Heirlooms Trust].

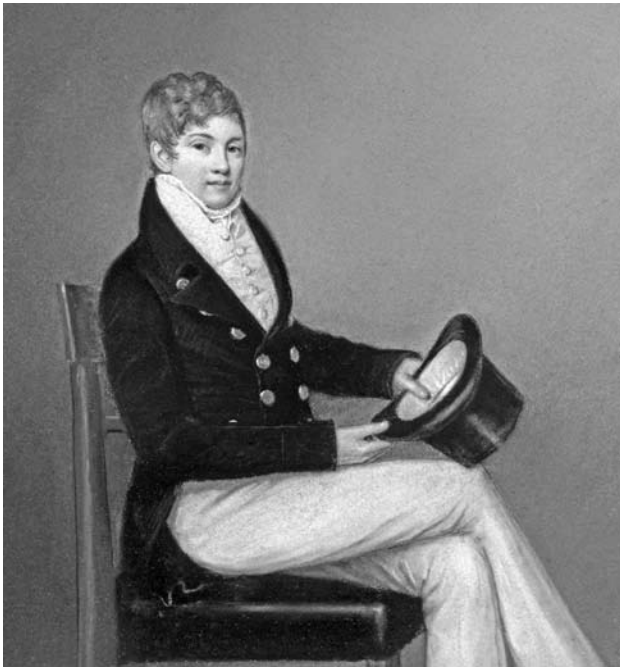
Charles remembered little about his mother:

*“My mother died in July 1817, when I was a little over eight years old, and it is odd that I can remember hardly anything about her except her death-bed, her black velvet gown, and her curiously constructed work-table. I believe that my forgetfulness is partly due to my sisters, owing to their great grief, never being able to speak about her or mention her name; and partly to her previous invalid state.”*

Charles stated that he had been “*born a naturalist*” but he had certainly developed a strong interest in natural history and collecting man-made objects by the time that he was eight years old:

*“By the time I went to this day-school my taste for natural history, and more especially for collecting, was well developed. I tried to make out the names of plants, and collected all sorts of things, shells, seals, franks, coins, and minerals. The passion for collecting, which leads a man to be a systematic naturalist, a virtuoso or a miser, was very*

*strong in me, and was clearly innate, as none of my sisters or brother ever had this taste.”*



**Figure 5:** Erasmus Darwin 1816 (aged about 12 years) by Sharpley. [© English Heritage Photo Library. By kind permission of Darwin Heirlooms Trust].

All members of the Darwin Family were enthusiastic gardeners. Robert had filled his large garden with native British and exotic trees, shrubs and other plants. The ‘tender’ plants that needed to be protected from frost were grown in their conservatory and greenhouses. Susannah and his sisters had worked in the garden at The Mount with Charles. The earliest portrait of Charles (aged 7 years old) is a charming painting showing him holding a potted plant of *Lachenalia* (a tender bulbous plant from South Africa) that was probably grown by Charles in one of the glasshouses.

Charles remembered:

*“One little event during this year [at Rev. Case’s school] has fixed itself very firmly in my mind, and I hope that it has done so from my conscience having been afterwards sorely troubled by it; it is curious as showing that apparently I was interested at this early age in the variability of plants! I told another little boy (I believe it was Leighton, who afterwards become a well-known Lichenologist and botanist) that I could produce variously coloured Polyantuses and Primroses by watering them with certain coloured fluids, which was of course a monstrous fable, and had never been tried by me.”* [This was William Allport Leighton who later became a Founder of Shrewsbury Museum]

Of course, it is actually possible to make a white flower coloured by placing the base of a flowering stem (e.g. a carnation) in a coloured solution or even splitting the stem

to take up dye from two different solutions. During the course of a few hours, the white flower takes up the colour of the dye. Charles would have enjoyed this experiment if he had tried it!

A later account by William Leighton quoted by Francis Darwin provides an insight into the botanical education that Charles received from his mother when he was a boy. Leighton remembered Charles bringing a flower to the Rev. Case’s school and saying that his mother had taught him how by looking at the inside of the blossom, the name of the plant could be discovered. Leighton recounted that *“This greatly roused my attention and curiosity, and I inquired of him repeatedly how this could be done?”* However, Charles had clearly not remembered his mother’s lesson on the classification of plants through the structure of the flowers very well because he could not explain how looking into a flower could help identify it!

Charles was very honest in his recollections:

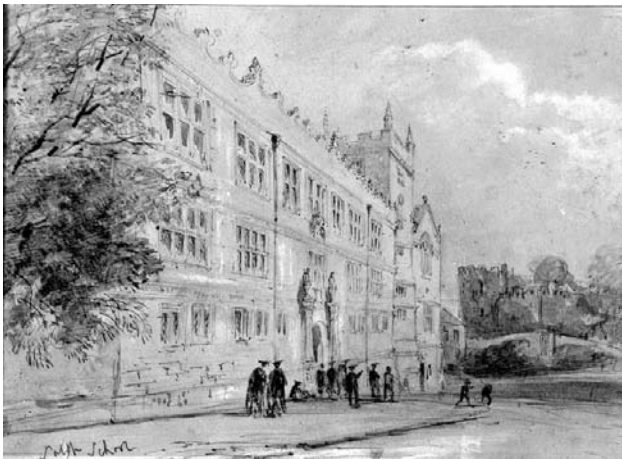
*“I may here also confess that as a little boy I was much given to inventing deliberate falsehoods, and this was always done for the sake of causing excitement. For instance, I once gathered much valuable fruit from my Father’s trees and hid them in the shrubbery, and then ran in breathless haste to spread the news that I had discovered a hoard of stolen fruit.”*

Robert Darwin wisely undermined the intended affect of these falsehoods by making little of these ‘discoveries’ rather than accusing Charles of being a liar. However, Charles also admitted that:

*“About this time, or as I hope at a somewhat earlier age, I sometimes stole fruit for the sake of eating it; and one of my schemes was ingenious. The kitchen garden was kept locked in the evening, and was surrounded by a high wall, but by the aid of neighbouring trees I could easily get on the coping. I then fixed a long stick into the hole at the bottom of a rather large flower-pot, and by dragging this upwards pulled off peaches and plums, which fell into the pot and the prizes were thus secured.”* [This kitchen garden wall with the stone slabs along the top can still be seen although the kitchen garden itself no longer exists].

In the summer of 1818, a year after his mother’s death, Charles was sent to Shrewsbury Grammar School at which Dr. Butler was the Headmaster. He remained there for seven years until Mid-summer 1825 when he was sixteen years old. He boarded at this school, sleeping there rather than living at home at The Mount with his family. He stated that this gave him *“the great advantage of living the life of a true school-boy”* but as the school was little more than a mile from his home he often ran back there in evening, returning to the school before it was locked up at night:

*“This I think was in many ways advantageous to me by keeping up home affections and interests. I remember in the early part of my school life that I often had to run very quickly to be in time, and from being a fleet runner was generally successful; but when in doubt I prayed earnestly to God to help me, and I well remember that I attributed my success to the prayers and not to my quick running, and marvelled how generally I was aided.”*



**Figure 6:** Exterior of Shrewsbury School. Pencil and wash picture by C.W. Radclyffe. Early 19<sup>th</sup> century. [Shrewsbury Museum & Art Gallery].



**Figure 7:** The School Room, Shrewsbury School. Pencil and wash picture by C.W. Radclyffe. Early 19<sup>th</sup> century. [Shrewsbury Museum & Art Gallery].

As a young boy, Charles liked going for long solitary walks and, on one occasion, was so absorbed with his thoughts that he walked off a footpath along the medieval town walls and fell seven or eight feet to the ground. He recounted:

*“The number of thoughts which passed through my mind during this very short, but sudden and wholly unexpected fall, was astonishing, and seem hardly compatible with what physiologists have, I believe, proved about each thought requiring quite an appreciable amount of time.”*

Charles considered that he had been a humane boy who hated cruelty to animals but he stated that he owed this entirely to the instruction and example of his sisters:

*“I doubt indeed whether humanity is a natural or innate quality. I was very fond of collecting eggs, but I never took more than a single egg out of a bird’s nest, except on one single occasion, when I took all, not for their value, but from a sort of bravado.”*

Strangely, he was more concerned about the worms used for bait when fishing than the fish that he was seeking to catch:

*“I had a strong taste for angling, and would sit for any number of hours on the bank of a river or pond watching the float; when at Maer I was told that I could kill the worms with salt and water, and from that day I never spitted [put on a fishing hook] a living worm, though at the expense, probably, of some loss of success.”* [N.B. Maer was home of his uncle Josiah Wedgwood II and his cousins – about 20 miles from Shrewsbury]

With regard to insect collecting he had similar concerns:

*“I must have observed insects with some little care, for when ten years old (1819) I went for three weeks to Plas Edwards on the sea-coast in Wales, I was very much interested and surprised at seeing a large black and scarlet Hemipterous insect, many moths (Zygna) and a Cicindela, which are not found in Shropshire. I almost made up my mind to begin collecting all the insects which I could find dead, for on consulting my sister, I concluded that it was not right to kill insects for the sake of making a collection.”*

He also developed an interest in birds:

*“From reading White’s Selborne [Natural History of Selborne by Gilbert White 1720–93] I took much pleasure in watching the habits of birds, and even made notes on the subject. In my simplicity I remember wondering why every gentleman did not become an ornithologist.”*

However, later, like many people who are interested both in wildlife and field sports, Charles became passionate about shooting birds:

*“In the latter part of my school life I became passionately fond of shooting, and I do not believe that anyone could have shown more zeal for the most holy cause than I did for shooting birds. How well I remember killing my first snipe, and my excitement was so great that I had much difficulty in reloading my gun from the trembling of my hands. This taste long continued and I became a very good shot.”*

This skill was to become a useful one when collecting birds and animals for food or specimens for study during *The Beagle* voyage.

He also continued to collect natural history specimens but with the acquisitiveness of a collector rather than a scientist:

*“I continued collecting minerals with much zeal, but quite unscientifically—all that I cared for was a new named mineral, and I hardly attempted to classify them.”*

Charles enjoyed the satisfaction of some scholastic endeavours during his seven years at Shrewsbury School but commented that:

*“Nothing could have been worse for the development of my mind than Dr. Butler’s school, as it was strictly classical [Latin and Greek], nothing else being taught except a little ancient geography and history. The school as a means of education to me was simply a blank. During my whole life I have been singularly incapable of mastering any language. /.../ I was not idle, and with the exception of versification, generally worked conscientiously at my classics, not using cribs. The sole pleasure I ever received from such studies, was from some of the odes of Horace, which I admired greatly.”*

He found chemistry experiments with his brother Erasmus far more stimulating than his lessons at school:

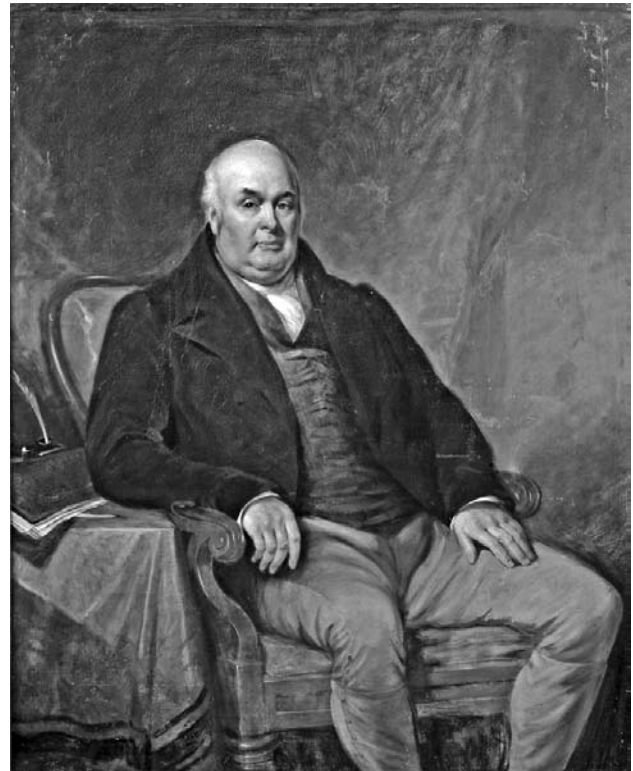
*“Towards the close of my school life, my brother worked hard at chemistry and made a fair laboratory with proper apparatus in the tool-house in the garden, and I was allowed to aid him as a servant in most of his experiments. He made all the gases and many compounds, and I read with care several books on chemistry, such as Henry and Parkes’ Chemical Catechism. The subject interested me greatly, and we often used to go on working till rather late at night. This was the best part of my education at school [out of it], for it showed me practically the meaning of experimental science.”*

The fact that Charles and his brother worked at chemistry became known at the school. This was such an unprecedented activity that he was given the nick-name ‘Gas’ by his school friends. However, his teachers were not impressed and Charles was publicly rebuked by the head-master Dr. Butler for wasting his time over such useless subjects. It is not surprising that Charles did not flourish in such an educational environment.

Charles thought that, at the time when he left school, he was considered a very ordinary boy and rather below the average in intellect by all his masters and by his Father.

He was deeply upset when his father told him: *“You care for nothing but shooting, dogs, and rat-catching, and you will be a disgrace to yourself and all your family.”* However, in later life, Charles commented that his father *“who was the kindest man I ever knew, and whose memory I love*

*with all my heart, must have been angry and somewhat unjust when he used such words”.*



**Figure 8:** Dr Robert Darwin. c.1830. Oil painting by W.W. Oulless. From an original by J.C. Pardon. [Shrewsbury Museum & Art Gallery].

Charles Darwin’s father, Dr Robert Darwin, was a remarkable man, loved by his patients, admired by his son and loved by him more as both of them grew older.

*“He was about 6 feet 2 inches in height, with broad shoulders, and very corpulent, so that he was the largest man whom I ever saw. When he last weighed himself, he was 24 stone, but afterwards increased much in weight. His chief mental characteristics were his powers of observation and his sympathy, neither of which have I ever seen exceeded or even equalled. His sympathy was not only with the distresses of others, but in a greater degree with the pleasures of all around him. This led him to be always scheming to give pleasure to others, and, though hating extravagance, to perform many generous actions. /.../ The most remarkable power which my father possessed was that of reading the characters, and even the thoughts of those whom he saw even for a short time. We had many instances of this power, some of which seemed almost supernatural.....Owing to his strong memory he knew an extraordinary number of curious stories, which he liked to tell, as he was a great talker. He was generally in high spirits, and laughed and joked with every one—often with his servants—with the utmost freedom; yet he had the art of making every one obey him to the letter. Many persons were much afraid of him.*

*.../ He was a cautious and good man of business, so that he hardly ever lost money by any investment, and left to his children a very large property... /.../ My father's mind was not scientific, and he did not try to generalise his knowledge under general laws; yet he formed a theory for almost everything which occurred."*

Charles's brother Erasmus "possessed a remarkably clear mind, with extensive and diversified tastes and knowledge in literature, art, and even in science. For a short time he collected and dried plants, and during a somewhat longer time experimented in chemistry. /.../ He read much, even whilst a boy, and at school encouraged me to read, lending me books. /.../ He was extremely agreeable. He was very kind-hearted; but his health from his boyhood had been weak, and as a consequence he failed in energy." Erasmus seems from later in Charles's account to have suffered from depression.

Charles considered that the minds and tastes of his brother and sisters were very different to his and to each other and commented that some of his sisters had strongly marked characters! However, all were extremely kind and affectionate towards Charles during their whole lives. He was inclined to believe that "education and environment produce only a small effect on the mind of any one, and that most of our qualities are innate".

*"Looking back as well as I can at my character during my school life, the only qualities which at this period promised well for the future, were, that I had strong and diversified tastes, much zeal for whatever interested me, and a keen pleasure in understanding any complex subject or thing. I was taught Euclid by a private tutor, and I distinctly remember the intense satisfaction which the clear geometrical proofs gave me. I remember with equal distinctness the delight which my uncle gave me by explaining the principle of the vernier of a barometer."*

Charles also enjoyed literature when he was a boy, including the historical plays of Shakespeare and poetry, but this was a pleasure that he lost in later life. However:

*"in 1822 a vivid delight in scenery was first awakened in my mind, during a riding tour on the borders of Wales, and which has lasted longer than any other aesthetic pleasure".*

Early in his school-days, a boy had a copy of a book called the *Wonders of the World*, which he often read and disputed with other boys about the veracity of some of the statements. He believed that this book first gave him a wish to travel in remote countries, which was ultimately fulfilled by the voyage of the *Beagle*.

*Charles had many friends at school and his propensity for making close friendships lasted all his life.*

## Edinburgh University 1825–27

As Charles was not doing well at school, his father removed him at an earlier age than normal and sent him to Edinburgh University in October 1825 to train as a doctor. His brother Erasmus was already there, close to completing his studies. Dr Darwin had prepared Charles for the transition to university by involving him in his surgeries and visits to patients:

*"During the summer before coming to Edinburgh I began attending some of the poor people, chiefly children and women in Shrewsbury: I wrote down as full an account as I could of the cases with all the symptoms, and read them aloud to my father, who suggested further enquiries, and advised me what medicines to give, which I made up myself. At one time I had at least a dozen patients, and I felt a keen interest in the work. /.../ My father, who was by far the best judge of character whom I ever knew, declared that I should make a successful physician, – meaning by this, one who got many patients. He maintained that the chief element of success was exciting confidence; but what he saw in me which convinced him that I should create confidence I know not."*

Charles's sisters were important correspondents, keeping Charles in touch with news of Shrewsbury when he went to university – including news of developments in the garden at The Mount.

Caroline sent him a letter on 26th February 1826:

*"We have been very busy in the flower garden, planting sweet peas &c. I flatter myself it will look much gayer this year than it did last – that I know you will think it may easily do, I have remembered your admiration of the Holyhocks at Maer & and have been buying some, so that at least we will not be outdone in that flower."*

Charles had to help with watering plants in the garden when he was home at The Mount and, in the same letter, Caroline tells him that:

*"We are going to have pipes laid to have a supply of water in the flower garden, so next summer your good nature will not be so often taxed with "Charles it is very hot". ("Very hot indeed" you unthinkingly answer.) Dear Bobby, the ground is so dry that the pans of water you brought half an hour ago did hardly any good, would you bring one more?"*

[N.B. 'Bobby' was one of Charles's nicknames – apparently used when his affectionate sister wanted him to do something!]

In a letter written to Charles by Caroline on the 22<sup>nd</sup> March 1826, she was clearly missing him:



*“It made me feel quite melancholy the other day looking at your old garden, & the flowers, just coming up which you used to be so happy watching. I think the time when you & Catherine were little children & I was always with you or thinking about you was the happiest part of my life & I dare say will always be.”*

Catherine and Caroline wrote again on 11th April 1826:

*“We have all been taking to gardening very vigorously, and shall expect some very elegant compliments from you on its beauty; and I assure you it is very gay, and much admired.”*

Charles found the lectures at Edinburgh “*intolerably dull*” with the exception of those on chemistry. He considered that there are no advantages and many disadvantages in lectures compared with reading. Both Charles and Erasmus apparently made more use of the university library than was usual among the students of their time. The anatomy lectures disgusted Charles and he attended two very bad operations in the operating theatre in the hospital at Edinburgh but rushed away before they were completed. Nor did he ever attend again, “*for hardly any inducement would have been strong enough to make me do so; this being long before the blessed days of chloroform. The two cases fairly haunted me for many a long year. It has proved one of the greatest evils in my life that I was not urged to practice dissection, for I should soon have got over my disgust; and the practice would have been invaluable for all my future work. This has been an irremediable evil, as well as my incapacity to draw.*”

Erasmus only ‘overlapped’ with Charles one year at the University, “*so that during the second year I was left to my own resources; and this was an advantage, for I became well acquainted with several young men fond of natural science*”. He conducted some original research into marine creatures during this time and presented a paper to the Plinian Society in Edinburgh.

*“This society consisted of students and met in an underground room in the University for the sake of reading papers on natural science and discussing them. I used regularly to attend and the meetings had a good effect on me in stimulating my zeal and giving me new congenial acquaintances.”*

He was also a member of the Royal Medical Society and attended fairly regularly but as the subjects were exclusively medical he did not much care about them. “*Much rubbish was talked there, but there were some good speakers.*”

During his time in Edinburgh, Charles became acquainted with a negro who had travelled with the naturalist Charles Waterton (1782–1865):

*“He gained his livelihood by stuffing birds, which he did excellently; he gave me lessons for payment, and I used often to sit with him, for he was a very pleasant and intelligent man.”*

Later, during his time in South America, Charles was horrified by slavery and the way that negro slaves were treated. Charles had been brought up in a family that campaigned against slavery and injustice but developing a personal relationship with and respect for this man must have affected him.

During his second year in Edinburgh, Charles attended lectures on Geology and Zoology but found them incredibly dull:

*“The sole effect they produced on me was the determination never as long as I lived to read a book on Geology or in any way to study the science. Yet I feel sure that I was prepared for a philosophical treatment of the subject; for an old Mr Cotton in Shropshire who knew a good deal about rocks, had pointed out to me, two or three years previously a well-known large erratic boulder in the town of Shrewsbury, called the bell-stone; he told me that there was no rock of the same kind nearer than Cumberland or Scotland, and he solemnly assured me that the world would come to an end before anyone would be able to explain how this stone came where it now lay. This produced a deep impression on me and I meditated over this wonderful stone. So that I felt the keenest delight when I first read of the action of icebergs in transporting boulders, and I gloried in the progress of Geology.”*

Charles was healthy and energetic when he was a young man – a stark contrast to his debilitating ill-health that he suffered later in life after the *Beagle* voyage:

*“My summer vacations during these two years were wholly given up to amusements, though I always had some book in hand, which I read with interest. During the summer of 1826, I took a long walking tour with two friends with knapsacks on our backs through North Wales. We walked thirty miles most days, including one day the ascent of Snowdon. I also went with my sister Caroline a riding tour in North Wales, a servant with saddle-bags carrying our clothes.”*

The autumns were devoted to shooting “*chiefly at Mr. Owen’s at Woodhouse, and at my Uncle Jos’s [Josiah Wedgwood II] at Maer. My zeal was so great that I used to place my shooting boots open by my bed-side when I went to bed, so as not to lose half-a-minute in putting them on in the morning. /.../ I kept an exact record of every bird which I shot throughout the whole season. /.../ How I did enjoy shooting, but I think that I must have been half-consciously ashamed of my zeal, for I tried to persuade myself that shooting was almost an intellectual employment; it*

required so much skill to judge where to find most game and to hunt the dogs well.”

Charles very much enjoyed his visits to Maer with his uncle and cousins:

“My visits to Maer during these two and the three succeeding years were quite delightful, independently of the autumnal shooting. Life there was perfectly free; the country was very pleasant for walking or riding; and in the evening there was much very agreeable conversation, not so personal as it generally is in large family parties, together with music. In the summer the whole family used often to sit on the steps of the old portico, with the flower-garden in front, and with the steep wooded bank, opposite the house, reflected in the lake, with here and there a fish rising or a water-bird paddling about. /.../ Nothing has left a more vivid picture on my mind than these evenings at Maer. I was also attached to and greatly revered my Uncle Jos.” About ten years later, Charles married his cousin Emma at Maer.

### Cambridge University 1828–1831

When Dr Robert Darwin realised that Charles did not wish to become a physician, he proposed that Charles should become a clergyman:

“He was very properly vehement against my turning an idle sporting man, which then seemed my probable destination.”

Charles rather liked the idea of life as a country clergyman. He probably thought that it would give him plenty of opportunity for country pursuits such as shooting, fishing and studying natural history! However, he asked his father for more time to consider the proposal more carefully because he had “scruples about declaring my belief in all the dogmas of the Church of England”.

He read some books about divinity and “as I did not then in the least doubt the strict and literal truth of every word in the Bible, I soon persuaded myself that our Creed must be fully accepted. It never struck me how illogical it was to say that I believed in what I could not understand and what is in fact unintelligible. /.../ Considering how fiercely I have been attacked by the orthodox it seems ludicrous that I once intended to be a clergyman.”

Charles was sent to Cambridge University in early 1828 but his success was mixed:

Although “there were some redeeming features in my life at Cambridge, my time was sadly wasted there and worse than wasted. From my passion for shooting and for hunting and when this failed, for riding across country I got into a sporting set, including some dissipated low-minded young men. We used often to dine together in the evening, though these dinners often included men of a higher stamp,

and we sometimes drank too much, with jolly singing and playing at cards afterwards. I know that I ought to feel ashamed of days and evenings thus spent, but as some of my friends were very pleasant and we were all in the highest spirits, I cannot help looking back to these times with much pleasure.” [Francis Darwin commented that he understood from some of his father’s contemporaries that his father had exaggerated the Bacchanalian nature of these parties but, perhaps, Charles was more honest about them!].

However, he also had other friends with whom he developed a taste for Fine Art and music although he commented that “I am so utterly destitute of an ear [for music], that I cannot perceive a discord, or keep time and hum a tune correctly; and it is a mystery how I could possibly have derived pleasure from music”.

However “no pursuit at Cambridge was followed with nearly so much eagerness or gave me so much pleasure as collecting beetles. It was the mere passion for collecting, for I did not dissect them and rarely compared their external characters with published descriptions, but got them named anyhow. I will give a proof of my zeal: one day, on tearing off some old bark, I saw two rare beetles and seized one in each hand; then I saw a third and new kind, which I could not bear to lose, so that I popped the one which I held in my right hand into my mouth. Alas it ejected some intensely acrid fluid, which burnt my tongue so that I was forced to spit the beetle out, which was lost, as well as the third one.”

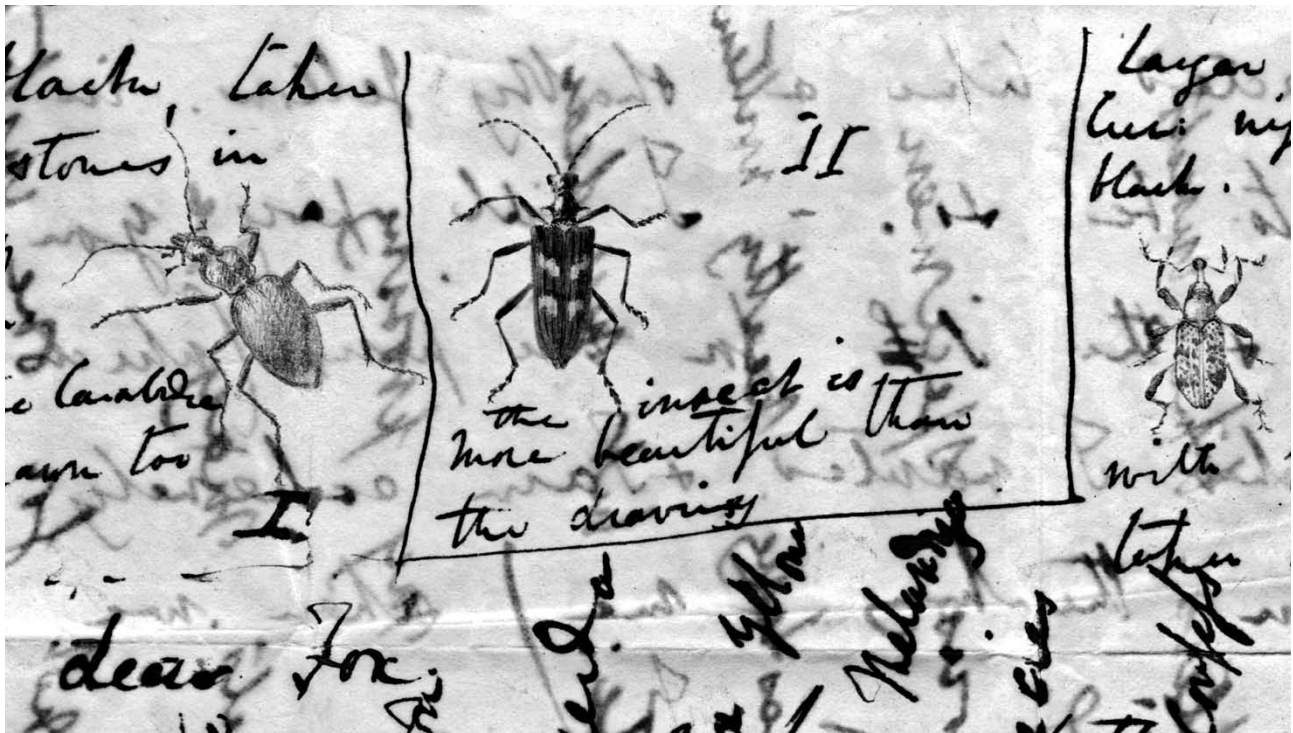
He was very pleased to see one of the beetles that he caught during his time in Cambridge illustrated in a book:

“No poet ever felt more delight at seeing his first poem published than I did at seeing in Stephen’s *Illustrations of British Insects* the magic words, ‘captured by C. Darwin, Esq’.”

Charles was introduced to serious entomology and supported in his beetle studies in Cambridge by his more knowledgeable second cousin, William Darwin Fox (1805–80) “a clever and most pleasant man”. When Charles returned to Shrewsbury during the summer vacations, he clearly missed the stimulating conversation of his university friends. He wrote to William Fox on 12th June 1828:

“My dear Fox, I am dying by inches, from not having any body to talk to about insects .... I have been very idle since I left Cambridge in every possible way & amongst the rest in Entomology. I have however captured a few insects, about which I am much interested: My sister has made rough drawings of three of them ...”

The delightful drawings, around which Charles inserted various written comments, were probably made by his sister Caroline and actually rather skillful!



**Figure 9:** Detail from a letter from Charles Darwin to William Darwin Fox with drawings of beetles by his sister [Courtesy of Christ's College Library, Cambridge by kind permission of the Master and Fellows, Christ's College Cambridge].

In a letter from Charles, dated 30th June 1828, in which his sister contributes more charming drawings of his beetles, he tells William that regarding 'Insectology', his "ardour as it is I think redoubled; but my success does not equal what it did in Cambridge".

Later in the same letter, he states:

".../my dear Fox remember this, although my prosing unscientific details about insects may be very tiresome to you, do not for one instant suppose, that your letters are so to me, for you cannot conceive, with what great pleasure I look out for an Entom[ological] Letter now that I have nobody to talk to."

Charles attended very few lectures connected with his formal studies but worked hard at the end his second year to pass his examinations and, through concentrated effort in the third and last year, he achieved tenth place out of over 100 students in the final examination for the Ordinary Degree of Bachelor of Arts (BA) – a good result!

He seems to have enjoyed the various public lectures given in the university more than those that were necessary for his degree course. These included lectures on Botany given by Professor John Stevens Henslow 1796–1861 "and liked them much for their extreme clearness, and the admirable illustrations; but I did not study botany. Henslow used to take his pupils, including several of the older members of

the University, on field excursions, on foot, or in coaches to distant places, or in a barge down the river, and lectured on the rarer plants or animals which were observed. These excursions were delightful."

Professor Henslow had a profound affect on Charles:

"He kept open house once every week, where all undergraduates and several older members of the University, who were attached to science, used to meet in the evening. I soon got, through Fox [his cousin], an invitation, and went there regularly. Before long I became well acquainted with Henslow, and during the latter half of my time at Cambridge took long walks with him on most days; so that I was called by some of the dons "the man who walks with Henslow"; and in the evening I was very often asked to join his family dinner. His knowledge was great in botany, entomology, chemistry, mineralogy, and geology. His strongest taste was to draw conclusions from long-continued minute observations. His judgment was excellent, and his whole mind well-balanced /.../ His moral qualities were in every way admirable. He was free from every tinge of vanity or other petty feeling; and I never saw a man who thought so little about himself or his own concerns. His temper was imperturbably good, with the most winning and courteous manners."

Through his enthusiasm and prowess for natural history, Charles got to know a number of older distinguished men through Henslow. These men took take distant excursions into the country, which Charles was allowed to join and which he much enjoyed.

*“Upon the whole the three years which I spent at Cambridge were the most joyful in my happy life; for I was then in excellent health, and almost always in high spirits.”*

During his last year at Cambridge, Charles read with care and profound interest Humboldt’s *Personal Narrative*. *“This work and Sir J. Herschel’s Introduction to the Study of Natural Philosophy stirred up in me a burning zeal to add even the most humble contribution to the noble structure of Natural Science. No one or a dozen other books influenced me nearly so much as these two.”* Influenced by these books, he planned an excursion to Teneriffe in the Canary Islands *“but the scheme was of course knocked on the head by the voyage of the Beagle”*.

Charles had to remain two more terms at Cambridge after passing his degree examinations before he could graduate. Professor Henslow persuaded Charles to begin the study of geology.

*“Therefore on my return to Shropshire I examined sections and coloured a map of parts round Shrewsbury. Professor Sedgwick intended to visit N. Wales in the beginning of August to pursue his famous geological investigation amongst the older rocks, and Henslow asked him to allow me to accompany him. Accordingly he came and slept at my Father’s house.”*

This was a valuable experience for Charles. A discussion about the significance of a shell found in a nearby gravel pit opened Charles’s eyes to scientific method:

*“Nothing before had ever made me thoroughly realise, though I had read various scientific books, that science consists in grouping facts so that general laws or conclusions may be drawn from them.”*

A geological tour of North Wales with Professor Sedgwick that followed *“was of decided use in teaching me a little how to make out the geology of a country. Sedgwick often sent me on a line parallel to his, telling me to bring back specimens of the rocks and to mark the stratification on a map. I have little doubt that he did this for my good, as I was too ignorant to have aided him.”*

Eventually, Charles left Sedgwick and went in a straight line by compass and map across the mountains to Barmouth, *“never following any track unless it coincided with my course. I thus came on some strange wild places and enjoyed much this manner of travelling. I visited Barmouth to see some Cambridge friends who were reading there, and thence returned to Shrewsbury and to Maer for shooting;*

*for at that time I should have thought myself mad to give up the first days of partridge-shooting for geology or any other science.”*

On returning home from his short geological tour in N. Wales, Charles found a letter from Professor Henslow, informing him that *“Captain Fitz-Roy [Robert Fitz-Roy 1805–1865] was willing to give up part of his own cabin to any young man who would volunteer to go with him without pay as naturalist to the Voyage of the Beagle”*. Charles was instantly eager to accept the offer, *“but my father strongly objected, adding the words fortunate for me,—”If you can find any man of common sense, who advises you to go, I will give my consent”*.

Therefore, Charles wrote that evening and refused the offer. However, on the next morning he went to Maer and whilst out shooting, his uncle Josiah Wedgwood sent for him, offering to drive me over to Shrewsbury and talk with his father.

*“As my uncle thought it would be wise in me to accept the offer, and as my father always maintained that he was one of the most sensible men in the world, he at once consented in the kindest manner. I had been rather extravagant at Cambridge and to console my father said, “that I should be deuced [extremely] clever to spend more than my allowance whilst on board the Beagle”; but he answered with a smile, “But they all tell me you are very clever.”*

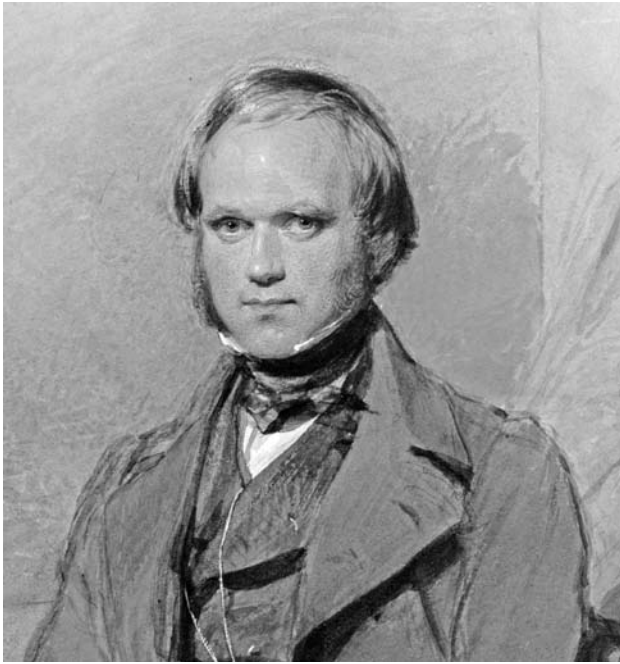
It was agreed that he should go and Charles left for Cambridge the next day to see Professor Henslow, and then on to London to see Fitz-Roy. At a later date, Fitz-Roy told Charles that he was nearly rejected because of the shape of his nose!

*“He was convinced that he could judge a man’s character by the outline of his features; and he doubted whether anyone with my nose could possess sufficient energy and determination for the voyage. But I think he was afterwards well-satisfied that my nose had spoken falsely.”*

This is not the place to discuss the subsequent voyage on the Beagle. The main purpose of this paper was to describe the circumstances of his upbringing as a child in Shrewsbury and a student at university which brought Charles Darwin to undertake a voyage that would change his life and eventually lead to publication of *On the Origin of Species* 150 years ago in 1859.

He was not the ideal student of the time at school or university. He was not supported by the education system of that time but his self-motivated research and support of family, friends and, finally, his university lecturers at Cambridge, gave him the opportunities to develop his particular skills.

## Charles Darwin's Children



**Figure 10:** Charles Darwin in 1840 at the age of 31 years. [© English Heritage Photo Library. By kind permission of Darwin Heirlooms Trust].

Charles married his cousin Emma Wedgwood (1808–1896) in 1839. Although they lived in London for a short time they moved to Down House in Kent which remained their home for the rest of their lives. They had ten children but only seven of them survived to become adults.

- William Erasmus 1839–1914
- Anne Elizabeth 1841–1851 ('Annie' whose death at 10 years affected Charles particularly badly)
- Mary Eleanor 1842 (died as an infant)
- Henrietta Emma 1843–1929
- George Howard 1845–1912
- Elizabeth 1847–1926
- Francis 1848–1925
- Leonard 1850–1943
- Horace 1851–1928
- Charles Waring 1856–1858 (died as a baby)

Charles was a loving father. He died in 1882.

## The main publications of Charles Darwin (excluding his numerous scientific papers)

Charles Darwin was prolific researcher and writer. He wrote numerous scientific papers during his life after his return from *The Beagle* voyage but also many important books:

- 1838 First part of *The Zoology of the Voyage of HMS Beagle, under the Command of Captain FitzRoy, during the Years 1832 to 1836.*
- 1839 *Narrative of the Surveying Voyage of His Majesty's Ships Adventure and Beagle. Vol. III. Journal and Remarks, 1832–1836* published, June 1; issued separately as *Journal of Researches into the Geology and Natural History of the Various Countries Visited by HMS Beagle*.
- 1842 *The Structure and Distribution of Coral Reefs. Being the First Part of the Geology of the Voyage of the Beagle, under the Command of Capt. FitzRoy, RN during the Years 1832 to 1836.*
- 1844 *Geological Observations on the Volcanic Islands Visited during the Voyage of HMS Beagle, Together with Some Brief Notices of the Geology of Australia and the Cape of Good Hope. Being the Second Part of the Geology of the Voyage of the Beagle, under the Command of Capt. FitzRoy, RN during the Years 1832 to 1836.*
- 1846 *Geological Observations on South America. Being the Third Part of the Geology of the Voyage of the Beagle, under the Command of Capt. FitzRoy, RN during the Years 1832 to 1836.*
- 1851 *A Monograph of Subclass Cirripedia, with Figures of All the Species. The Lepadidae; or Pedunculated Cirripedes.*  
*A Monograph of the Fossil Lepadidae, or Pedunculated Cirripedes of Great Britain.*
- 1854 *A Monograph of the Subclass Cirripedia, with Figures of all the Species. The Balanidae, (or Sessile Cirripedes); the Verrucidae, etc., etc., etc.,*  
*A Monograph of the Fossil Balanidae and Verrucidae of Great Britain.*
- 1858 *On the tendency of species to form varieties, and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection* by Darwin and Wallace, read at a meeting of the Linnean Society, July 1, published August 30.
- 1859 *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life.*
- 1862 *On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects, and on the Good Effects of Intercrossing.*
- 1865 *On the Movements and Habits of Climbing Plants.*
- 1868 *The Variation of Animals and Plants under Domestication* published.

- 1871 *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex.*
- 1872 *The Expression of the Emotions in Man and Animals.*
- 1875 *Insectivorous Plants.*
- 1876 *The Effects of Cross and Self-Fertilisation in the Vegetable Kingdom.*
- 1877 *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species.*
- 1880 *The Power of Movement in Plants.*
- 1881 *The Formation of Vegetable Mould, through the Action of Worms, with Observations on Their Habits.*

Charles Darwin died at Down, April 19<sup>th</sup> 1882

### Charles Darwin's autobiography and other sources of information for details of his early life

The main sources for an account of Charles Darwin's childhood and his life as a student have been published in print and online.

Charles started his autobiography late in his life, adding to and correcting it over many years. It was written for members of his family and he did not intend it to be published. However, five years after his death in 1887, Francis Darwin (one of his sons) included an edited version of the autobiography in his book *The life and letters of Charles Darwin, including an autobiographical chapter*. Francis omitted sections of the original manuscript that other members of the family did not wish to be published. This book was republished a number of times and translated into different languages.

However, in 1958, Nora Barlow, a grand-daughter of Charles Darwin, published the complete manuscript of his autobiography in *The autobiography of Charles Darwin 1809–1882. With the original omissions restored. Edited and with appendix and notes by his grand-daughter Nora Barlow*. This is available online in the invaluable website *The Complete Works of Charles Darwin Online* at <http://darwin-online.org.uk>.

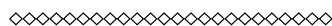
The voluminous correspondence between Charles and members of his family, friends and fellow scientists has been published as the *Correspondence of Charles Darwin* in several volumes by Cambridge University Press and online by the *Darwin Correspondence Project* at <http://www.darwinproject.ac.uk>.

Charles would have loved email but we would probably know less about him if email had existed during his time – his emails would not have survived like his letters have!

The present author has carried out original research into the Darwin Family in Shrewsbury, particularly their gardening activities – available online at <http://www.peterboyd.com/darwin.htm>.

### REFERENCES

- Boyd P. D. A. (2006): *'The Darwin Family and their Plants at The Mount in Shrewsbury'*. NCCPG Shropshire Group Newsletter Autumn 2006. Available online at: <http://www.peterboyd.com/darwingard3.htm>.
- Boyd P. D. A. (2003): 'Shrewsbury, Shropshire: Birthplace of Charles Darwin and Darwin Country'. In Special Publication of Darwin Day Program *'The Single Best Idea Ever'* edited by Amanda Chesworth et al. *Tangled Bank Press*, 35-43. Available at <http://www.peterboyd.com/darwinshrews.htm>.
- Boyd P. D. A. (2000): *Darwin Garden Project – Sale of The Mount in 1866*. Shropshire Parks and Gardens Trust Newsletter. Available at <http://www.peterboyd.com/darwingard2.htm>.
- Boyd P. D. A. (1999): Darwin Garden Project. Shropshire Parks and Gardens Trust Newsletter. Available at <http://www.peterboyd.com/darwingard1.htm>.
- Complete Works of Charles Darwin Online at <http://darwin-online.org.uk>.
- Correspondence of Charles Darwin* Vol. 1 1821–1836. Cambridge University Press.
- Correspondence of Charles Darwin* Vol. 2 1837–1843. Cambridge University Press.
- Darwin F. (ed.) (1887): *The life and letters of Charles Darwin, including an autobiographical chapter*. London: John Murray.
- Darwin C. R. (1958). *The autobiography of Charles Darwin 1809–1882. With the original omissions restored. Edited and with appendix and notes by his grand-daughter Nora Barlow*. London: Collins. Available online at <http://darwin-online.org.uk>.
- Darwin Country website at <http://www.darwincountry.org> (Shrewsbury Museums).
- Freeman R. B. (1977): *The works of Charles Darwin: an annotated bibliographical handlist*. 2d ed. Dawson: Folkstone. Available online at <http://darwin-online.org.uk>.



*Peter Boyd is Curator (Shrewsbury Museums) for Shropshire Museum Service, responsible for the museum collections of three museums and the Darwin Country website at [www.darwincountry.org](http://www.darwincountry.org). He was a naturalist, gardener and amateur archaeologist from an early age but he graduated with an Honours Degree in Geology from Aberdeen University in 1970 followed by four years of post-graduate research at Sheffield University on the palaeoecology and micropalaeontology of Middle Jurassic rocks in Scotland. He obtained a Post-graduate Certificate in Education (PGCE) with teaching qualification in Biology, Geology and Environmental Studies at the University of Sheffield in 1975 and taught in a secondary school full-time for two years and as a part-time tutor for The Open University, the University of London and the University of Exeter for several years. However, he was full-time Archaeological Scientist (Environmental Archaeologist) at the Department of Human Environment, University of London Institute of Archaeology/Department of Urban Archaeology, Museum of London 1977–81 and The Mary Rose Trust (the wreck of Henry VIII's warship) 1981–82. He became Assistant Curator at the Chelmsford and Essex Museum 1983–86 and Museums Officer and Curator, North Devon Museums Service 1986-1993. He was Museum Collections Manager for Shrewsbury Museums Service 1994–2009 and Curator for Shropshire Museum Service since April 2009. He has published papers on a diverse range of subjects including Charles Darwin, Environmental Archaeology, Pteridomania, Scots Roses, Decorative Arts, Biographies, Garden History and database-driven websites (online versions of most at [www.peterboyd.com](http://www.peterboyd.com) ). He has lectured in several European countries and North America about Charles Darwin and also Scots Roses. He is writing a monograph on *Rosa spinosissima* and Scots Roses. He has advised at the Europa-Rosarium at Sangerhausen in Germany, the Roseraie du Val-de-Marne at l'Hay in France and elsewhere. He represents Northern Europe on the Heritage Rose Committee of the World Federation of Rose Societies and is a Member of Council of the National Council for the Conservation of Plants and Gardens (NCCPG) in the United Kingdom.*

## Razvoj biološke misli *Development of Biological Thought*

**Igor Jerman**

Inštitut Bion (*Bion Institute*), Stegne 21, SI-1000 Ljubljana; igor.jerman@bion.si

**Izvleček:** Kot vsaka znanost tudi biologija pozna razvoj svoje teoretične misli. Ta se je začela že v antiki, mnogo pred nastankom biologije, in je že od takrat razpeta na dva zelo različna pogleda: redukcionističnega (Demokrit) in organicističnega (Aristotel). Skozi novi vek sta se oba pogleda na življenje nenehno prepletala, s tem da je v enem obdobju prevladoval eden, v naslednjem pa drugi. Biologija, kakršna je danes, ni samo rezultat empiričnih raziskav, temveč tudi tega zgodovinskega prepletanja svoje misli. V sodobnem času je močno utrjen redukcionizem, ki pa ga postopoma vse bolj »ogroža« bogat razvoj – tako teoretičen kot empiričen – na organicistični strani.

**Abstract:** As any science biology demonstrates the development of its theoretical thought. It began in Antiquity, long before the foundation of biology as a distinctive science and included two very different views: reductionist (Democritus) and organicist (Aristotle). Throughout the new age these two views constantly interweaved; at one time one was in power, at the next time the other. Biology as known today is not only the result of its positive empirical development, but also of the historical development of its own theoretical perception of life. In contemporary times reductionism is very much in power, yet it is progressively “endangered” by the steady empirical as well as theoretical growth of organicistic biology.

### Uvod

Kot vsaka znanost ima tudi biologija svoj razvoj, ki se ne kaže samo v nenehni rasti znanja in v izostrovanju metodologije, temveč tudi v izpopolnjevanju temeljnih konceptov. Kar je zanimivo pri biologiji, je, da sta se dva temeljna biološka koncepta, tj. dva temeljno različna pogleda na življenje, izmenjevala skozi celotno zgodovino. Obstajala sta celo v času, ko biologije kot znanosti sploh še ni bilo. Skozi zgodovino sta seveda doživela določene modifikacije, toda v temelju ju lahko identificiramo kot redukcionistični (mehanicistični) in emergentistični (organicistični) pogled na življenje. Oba koreninita v antiki: prvi pri Demokritu (ok. 460–ok. 370), drugi pri Aristotelu (384–322). Res je, da je bil drugi pogled do 20. stoletja bolj ali manj prepleten z vitalizmom, toda vseeno je njegova poglavitna značilnost, da organizme obravnava kot integrirane in avtonomne celote. Pa si pogledjmo izvor obeh razlag življenja nekoliko pogloblje.

Atomist Demokrit je trdil, da so živa bitja le kombinacije atomov, ki se gibajo po slepi notranji nuji – danes bi rekli mehanično (Vorlaender, 1986). S tem je življenje pravzaprav zreduciral na deterministično, vnaprej povsem določeno gibanje atomov v živih bitjih. Ker je vsa gibanja v organizmih in tudi organizmov kot celot zreduciral na gibanje atomov, takemu pogledu na življenje pravimo tudi **redukcionizem** oziroma *mehanicizem*, saj je v takem pogledu gibanje celote le mehaničen seštevek gibanja njenih delov. Organizem kot celota tako nima avtonomije oziroma svo-

jih lastnih načel delovanja, gibanja. Nima svojih vzročnih moči, temveč je le posledica ali *epifenomen*, podobno kot je senca le posledica gibanja predmeta. Tudi če imamo sistem z več hierarhičnimi ravnmi, kot na primer organizem, je v vzročnem smislu pomembna le najnižja raven, vse druge so le njena posledica. Poznati sistem torej pomeni poznati njegove temeljne sestavne dele (na primer gene v organizmih) in njihovo interakcijo. Po takem pogledu pomeni na primer poznati molekule (zlasti gene) in njihove lastnosti poznavanje organizma. Organizem sam po sebi kot nekaj, kar bi preraščalo svoje dele, sploh ne obstaja.

Tej v veliki meri nasprotno – Aristotelovo smer razmišljanja o življenju po navadi poimenujemo **vitalistična** in tudi **organicistična** oziroma *emergentistična* (Singer, 1959). Oba biološka pogleda se strinjata, da organizme vodijo tudi mehanski vzroki, toda za redukcionizem je to tudi vse, medtem ko je za organicistično smer mišljenja za vedenje organizmov pomemben še vsaj t. i. formalni Aristotelov vzrok, za vitalistične različice pa tudi (in predvsem) teleološki (smotnostni). V nasprotju z redukcionizmom organizem predpostavlja, da je **celota več od seštevka svojih delov**. Deli so potrebni za obstoj celote, to je jasno, toda – ravno obratno kot pri mehanicizmu – so le pogoj za delovanje celote. Beseda *emergentizem* dejansko pomeni vznik novih lastnosti in zakonitosti na višji ravni organizacije (združevanja) elementov nižje ravni (npr. ko se molekule organizirajo v organele, organeli v celice ...). Pri hierarhični zgradbi sistema ima torej vsaka višja raven načeloma



svoje posebne lastnosti in zakonitosti. Sam emergentizem sploh ni omejen na biologijo in že po tej plati ne more biti povsem istoveten z organicizmom, ki pa je povsem biološki pojem. V fiziki na primer razlikujejo navidezni in pravi emergentizem. Pri prvem je načeloma mogoča redukcija sistema na njegove sestavne dele; lastnosti vode na primer lahko izpeljemo iz lastnosti in interakcije vodnih molekul. Po drugi strani pa superfluidnosti helija, ki pride na dan pri ohlaiditvi pod 4 °K, ne moremo izvajati (in s tem razumeti) iz lastnosti atomov He in njihovih interakcij. Superfluidnost helija je torej prava emergentna lastnost. Emergentizem se torej pojavi, ko se elementi nižje ravni tako povežejo med seboj, da njihovega skupnega delovanja ne moremo več razumeti oziroma izračunati kot seštevek ali zmnožek delovanja posamičnih elementov.

## Kratek zgodovinski pregled razvoja biološke misli

### Renesančni pogled na življenje

V obdobju renesanse, ko je po dolgem obdobju srednjega veka spet začela kliti znanstvena misel, je pogled na življenje sledil predvsem Aristotelu in deloma takrat še zelo prevladujočemu krščanskemu razumevanju sveta. V organizmih, zlasti v njihovi obliki, so tedaj videli predvsem utelešenje skritega namena Boga. Cilj raziskovanja je bil odkriti ta namen, in sicer s študijem analogij oziroma različnih znakov. Posebne razlike med živim in neživim še niso videli, saj je bila v določenem smislu vsa narava živa. Pri organizmih je bila poudarjena vidna struktura kot znamenje notranje ideje, namena.

Tu zlahka prepoznamo, da je prednjačil smotrnostni vzrok, saj naj bi bilo vse posledica Stvarnikovega namena, naloga znanosti pa ta namen odkriti. Ker se smotrnostni vzrok povezuje z inteligenco (namen ima lahko samo inteligentno bitje), ima renesančni pogled na življenje – biologije kot znanosti takrat še ni bilo – močne stične točke z mitološkim načinom mišljenja.

### Pogled na življenje v začetku novega veka

V 17. stoletju, po renesansi so pod vplivom Galilea Galileja začeli znanstveniki in filozofi na celotno (živo in neživo) naravo gledati kot na nekaj mehničnega. Tudi živa bitja naj bi vodila mehanska sila (učinkujoči vzrok), podobno kot na primer delovanje ure (Jacob, 1974). Med kalitvijo semena in tekom ure niso videli nobene bistvene razlike. Gre torej za smer, ki sledi redukcionizmu in determinizmu Demokrita. Opis delovanja delov naj bi povsem zadoščal za razumevanje in razlago delovanja celega organizma. Kot posledica tega so na področju življenja raziskovali predvsem mehaniko delovanja (na primer Harveyjeva (1578–1657)

disertacija o mehanizmu krvnega obtoka). Šlo je torej za tipični mehanicizem oziroma redukcionizem. Prvo zaradi tega, ker naj bi gibanje celote vodile stično delujoče sile med delci (podobno kot pri Demokritu), drugo pa zato, ker celota izgubi sleherno avtonomijo – vse njeno dogajanje je le odsev dogajanja med delci. Celota je torej reducirana na mehaničen sklop delov in delcev, njeno vedenje pa je mehanski seštevek njihovega gibanja.

Na obrobju so nekateri raziskovalci življenja vendarle gojili tudi vitalistično misel, da vodi živa bitja posebna inteligenca ali višja sila, vis vitalis, anima. Uvideli so namreč, da življenja ne vodijo le mehanski zakoni oziroma da je med organizmi in neživimi predmeti velika razlika – in tu so imeli prav. Vis vitalis, ki omogoča živost, ki naj bi bila povsem drugačna od znanih sil narave (takrat so poznali v glavnem le gravitacijo in mehanske sile) in naj bi vsebovala namen, smotrnost. Posebnega vpliva na razvoj takratne biologije vitalisti niso imeli; s sklicevanjem na nadnaravne sile so se sami izločili iz znanosti, saj bi moralo biti bistvo življenja nedostopno kakršnemu koli empiričnemu raziskovanju.

### Organicistično obdobje na prehodu iz 18. v 19. stoletje

#### Uvod

Pri idejni utemeljitvi tega obdobja – postavljanju vrednostnega sistema – sta pomagala dva misleca, ki ju sicer ne povezujemo z biologijo. To sta bila filozof Immanuel Kant (1724–1804) in vsestranski ustvarjalec Johann Wolfgang Goethe (1749–1832). Prvi je uvidel veliko razliko med živo in neživo naravo, ki je bila tuja dotedanjemu pogledu. Tako je trdil, da lažje razložimo nastanek sveta kot nastanek ene same gosenice (Singer, 1959). Na organizme je začel gledati kot na celote, sestavljene iz delov, ki imajo v okviru svoje celote funkcijo. Skozi funkcijo so deli vpeti v celoto; slednja je primarna, saj daje delom smisel obstoja. Funkcionalna razlaga je na liniji smotrnostnega vzroka. Slednja pa implicira (vključuje) cilj; ciljnost torej spet postane temelj življenja. S takim pojmovanjem je Kant znova obudil aristotelovski pogled na življenje in organizme. Goethe pa je bil pri opazovanju organizmov zlasti pozoren na uniformiranost anatomskega načrta (Jacob, 1974). Temeljna struktura ali tudi taksonomski red (ordo) sta mu izražala idejo, konkretna struktura oziroma taksonomska vrsta (species) pa realizacijo ideje, v čemer je viden vpliv Platona; od Aristotelovih tipov vzrokov je zlasti obudil formalnega (ideja oblike, arhetip kot udejanjajoči tip vzroka). Tako je na primer spoznal, da so deli cveta le modifikacije listov. Skoval je besedo morfologija in postavil temelje za to znanstveno disciplino.

Poleg teh dveh mislecev in njune filozofije narave so na renesanso organicistične misli v biologiji vplivala tudi konkretna odkritja nekaterih naravoslovcev, zlasti kemikov o vzajemnem delovanju organskih sistemov. Zlasti pomemben je bil francoski kemik Lavoisier (1743–1794), ki je genialno uvidel, da gre pri dihanju za isto načelo kot pri gorenju in da je hrana ekvivalent goriva – prvič nastane tu revolucionaren koncept (paradigma) o življenju kot počasnem gorenju, ki zahteva sodelovanje različnih organov, na primer pljuč, prebavil, kože. Postajalo je jasno, da so posamezni organi med seboj globlje povezani, usklajeni. Začeli so dobivati funkcije in ne le mehanske, to pa implicira celoto.

### Pravo organicistično obdobje

V organicističnem obdobju se je prav razcvetel organicistični biološki nazor, ki je imel še določene vitalistične primesi. Bistveni teoretični temelj tega obdobja je bila ideja o notranji usklajenosti funkcij in o usklajenosti zgradbe organizmov (anatomski načrt). Tako so znanstveniki spet iskali vzporednice med organizmi, homologije in analogije, podobno kot v renesansi, vendar na mnogo višji znanstveni ravni. Namesto vidne strukture so postali pomembni odnosi (struktura anatomskega načrta, hierarhičnost, funkcija, organizacija). Najpomembnejši biolog tega obdobja je bil Jean Baptiste Lamarck (1744–1829; Schlesinger, 1994). Med drugim je neposredno vplival na osamosvojitve biologije od drugega naravoslovja. V organizmih je skušal predvsem videti organizacijo, torej urejen sistem odnosov. Notranja organizacija naj bi določala odnose med deli (organi organizma) in bila odgovorna za zunanjo strukturo, to je osrednjo raziskovalno raven prejšnjih dveh obdobj. V ozadju notranje organizacije je Lamarck videl neki namen, telos, česar v neživi naravi ni (jasna navezava na Aristotela). Ciljnost obstaja kot organizmu lastna notranja bitnost, ki žene organizme v njihovem gibanju in razvoju. Organizmi torej niso stroji, ki jih mora kot nemočne, pasivne, objekte poganjati zunanja sila, temveč imajo poleg gibalne sile (mehanski vzrok) tudi oblikovalno in regulacijsko. Življenje je notranje<sup>1</sup> načelo akcije, je načelo boja proti dezorganizaciji, je sila, ki kljubuje zakonom neživega sveta. Tu ni bilo več animizma prejšnje dobe, saj ni šlo za transcendentni izvor živosti.

Organizem je po tem gledanju postal: 1 – integrirana celota organov in njihovih funkcij; prej naj bi bil le mehanski agregat svojih delov, nemočen; zdaj je kot celota avtonomen (ima vzročno moč, svoje zakonitosti); 2 – integriran z naravo, saj mora notranji harmoniji ustrezati tudi harmonija v naravi. Poleg tega dvojega pa je nastane ostra ločnica

1 Pojem notranji se tu nanaša na organizacijo, ki ni preprosto opazna, temveč jo razkrije šele poglobljeno raziskovanje.

med živim in neživim. Iz naravoslovja se osamosvoji biologija kot znanost, ki proučuje splošne in posebne značilnosti rastlin in živali.

Svojo veliko praktično potrditev je Lamarckova biologija doživela v paleontologiji v navezavi na primerjalno anatomijo (npr. Georges Cuvier (1769–1832)). Primerjalni anatomski so verjeli v Lamarckovo tezo o celostni harmoniji zgradbe organizmov. V zvezi s tem je moral biti vsak del popolnoma prilagojen drugim in je na svoj način odseval druge. Sprememba ene komponente torej vpliva na spremembo vseh drugih. Taka ideja je omogočila paleontologijo, v kateri so iz delov okostja lahko izpeljali ves skelet. Zlasti so bili fascinantni uspehi Cuvierja, ko je iz posamezne najdene fosilne kosti sklepal na ogrodje, kar se je kasneje, ob odkritju vsega ali večjega dela ogrodja tega organizma, tudi potrdilo.

### Evolucijska misel

Vzporedno s tem dogajanjem se je razvijala še evolucijska misel, ki sicer v svojih zametkih tudi seže v antiko. Prva evolucionista sta bila že obravnavani Francoz Lamarck in Nemeec Treviranus<sup>2</sup>, čigar nekatere zamisli so bile vsaj deloma pravilne, mnoge pa je kasnejša biologija zavrnila. Sledila sta mu Darwin in Wallace, katerih teorija je v temeljih še vedno v veljavi. Več o tem kje drugje.

### Sodobna biološka misel

#### Sodobni redukcionizem

#### Vnovični vzpon mehanicizma

Kljub dejstvu, da je utemeljila biologijo kot posebno znanost, organicistična biologija z začetka 19. stoletja ni dolgo trajala. Že proti sredi 19. stoletja so jo začele napadati različne biološke discipline. Najprej je bila to celična teorija življenja, ki je predvidevala, da organizmi niso avtonomne celote, temveč celični agregati, da se jih da torej reducirati na celice (Jacob, 1974). Proti koncu 19. stoletja in začetku 20. so se pojavili novi konflikti med organicistično metodo raziskovanja – ki je prepovedovala seciranje ali drugačno poseganje v celostnost organizmov, češ da življenje temelji na celostnosti – in eksperimentalno biologijo, ki ni prenesla nobenih omejitev pri poseganju v organizme. Organicisti so vsako poseganje v celostnost organizmov označevali kot krnitev življenja oziroma doseganje artefaktov.

Organicistični prepovedi analitičnega raziskovanja organizmov so se kmalu začeli upirati fiziologi (na primer Claude Bernard (1813–1878)), ki so hoteli eksperimentirati z or-

2 Istostčasno sta objavila ime biologija za znanost o življenju in hkrati – vendar neodvisno – tudi evolucionistične zamisli.

ganizmi. Podobno je veljalo za genetiko.<sup>3</sup> Gregor Mendel je na primer ugotovil, da gre pri dedovanju s staršev na potomce za prenos neodvisnih faktorjev (ki bi jim danes rekli geni). Organizme torej oblikujejo ti "atomizirani" in neodvisni<sup>4</sup> faktorji, ne pa neka celostna organizacija. Konec 19. stoletja je August Weissmann (1834–1914) odkril, da gre iz roda v rod le ključna linija, celotna somatska linija potemtakem služi le nadaljevanju (kontinuiteti) ključne linije; organizmi so postali v očeh biologov le še njeni začasni priveski in nosilci. Razdelitev organizmov na obe liniji se je kasneje pokazala v ostri ločitvi med genotipom in fenotipom.

Organicizmu je zadal nadaljnji udarec razvoj biokemije, saj so – in to ravno v hudem sporu z organicisti – biokemiki spoznavali, da vse življenje temelji na natanko določenih in kompleksnih in kataliziranih molekularnih interakcijah. Organicisti so ugovarjali takim izsledkom, češ da spoznana reakcija zunaj organizma ni več tisto kot znotraj, a po načelu krepostnega kroga so čedalje bolj zmagovali biokemiki. Vsako njihovo novo spoznanje jim je namreč dalo novo težo in po drugi strani ošibilo organiciste; pri tem so bila zlasti pomembna odkritja encimov kot konkretnih usmerjevalcev kemijskih reakcij. Organiziranost živega se je izkazala kot utemeljena v kompleksni organizaciji molekularnih interakcij, ki jih urejajo encimi. Pokazalo se je, da lahko dinamično organizacijo organizmov povsem zadovoljivo razlagamo s stališča njihovih sestavnih delov – molekul. Celota je v tem pogledu izgubila svojo avtonomijo, vse biološko dogajanje naj bi se odvijalo le po zaslugi drobnih organizmovih delčkov – molekul. Redukcija je tu mnogo bolj radikalna kot pri celični teoriji, saj načeloma reducira tudi biologijo na kemijo in organizme na zapletene molekularne agregate.

Verjetno največji udarec za organicistično misel pa je pomenila uveljavitev Darwin-Wallaceove evolucijske teorije. Po njej razvoja živih bitij ni več vodil notranji smoter, temveč kombinacija treh "slepih" dejavnikov: hiperprodukcije, dedne variabilnosti in neizprosne selekcije ob boju za obstanek. Če so organizmi posledica delovanja teh sil in ne notranjih smotrov, potem so slednji nepotrebni in jih je po Newtonovem načelu ekonomičnosti znanstvenega mišljenja treba odstraniti. S tem je bilo dokončno poraženo Lamarckovo organicistično vitalistično pojmovanje organizmov in življenja.

3 Genetika se je prvič pojavila v drugi polovici 19. stoletja, ko je nje ne prve zakonitosti odkril Gregor Mendel (1822–1884). Žal je ostal povsem nerazumljen in neopažen od svojih sodobnikov, tako da so ga odkrili šele na začetku 20. stoletja, ko se je genetika dokončno izoblikovala.

4 Danes seveda vemo, da niso vsi tako neodvisni, a to ne spreminja bistvenega argumenta.

## Sodobni molekularski redukcionizem

Pravkar obravnavani redukcionizem s konca 19. in začetka 20. stoletja se je postopoma izpopolnil v po večini<sup>5</sup> molekularni mehanicizem. Mehanicizma tu seveda ne smemo razumeti v smislu fizikalnega mehanicizma 18. stoletja, ko so dejansko verjeli, da organizme v celoti vodijo mehanske sile. Danes je mehanicizem oznaka za pojmovanje, da organizme vodijo fizikalno-kemijske zakonitosti, ki zadoščajo za razlago bioloških pojavov. Sodobna biološka razlaga je zavzela nekako tako stališče. Za zunanjo strukturo organizmov in njihovo vedenje je odgovorna zelo kompleksna in pretanjena notranja organizacija bioloških procesov. Njo raziskuje tako imenovana funkcionalna biologija ali biologija bližnje vzročnosti (na primer fiziologija). Za organizacijo zdaj ni odgovoren vitalistični dejavnik, temveč informacija, osredotočena v celoti organizmovih genov, to je *genomu*. Oblikovanje te informacije pa temelji na dolgi zgodovini evolucije organizmov, pri čemer sta kot osrednji "sili" delovali spontana variabilnost in neizprosna selekcija najbolj prilagojenih organizmov; to naj bi raziskovala tako imenovana evolucijska biologija ali biologija oddaljene vzročnosti (Mayr, 1984). Tako imamo štiri temeljne ravni biološke vzročnosti. Raven zunanje strukture se kaže kot raven posledic, raven filogenetskega razvoja pa kot raven najglobljih, skrajnih in ireducibilnih vzrokov. Vmesni ravni imata nekatere avtonomne vzročne in tudi posledične momente. Če odštejemo zgodovino in obravnavamo organizme le z vidika trenutnega obstoja (se pravi, če se omejimo le na funkcionalno biologijo), o vseh za življenje bistvenih procesih odloča molekularna raven: tako beljakovine kot nukleinske kisline. Vse bistvene poteze organizmov naj bi bile določene v genih. Morfogenez in razvoj organizacije sta le avtomatični posledici spontane agregacije genskih produktov. Sodobna biologija torej spet prisega na demokritovski redukcionizem. Organizem postane tako rekoč samo nemočen genski konstrukt, ki rabi kot trenutno preživetveno okolje za svoje stvarnike – gene in se tudi nenehno bori za njihov nadaljnji obstoj. Tako genocentrično biološko pojmovanje je danes v svetu biologije in medicine zelo močno uveljavljeno, njegov najznamenitejši zagovornik pa je Richard Dawkins s svojo teorijo sebičnega gena (Dawkins, 1976).

## Sodobne organicistične usmeritve

### Vitalizem 19. in 20. stoletja

Kljub zmagovitemu prodiranju mehanicistično-redukcioniističnega nazora v biologiji se je v zaledju spet pojavil vita-

5 Biologija je tako razvejena veda, da je tudi v smislu nekega širšega pogleda (npr. redukcioniističnega) ne moremo obravnavati povsem enotno. V marsikateri sodobni disciplini je pravi molekularni redukcionizem (še) nemogoč, toda biološka razlaga v vseh disciplinah se vsekakor razvija v tej smeri.

lizem, ki danes ne predstavlja več kake resne smeri v biologiji. Pobudo je dobil tako s Pasteurjevim eksperimentom, ki je dokazal, da živo izhaja le iz živega, in je postavil pod vprašaj nastanek prvega organizma. Eden od kandidatov za to stvaritev je bila seveda tudi višja sila. Drugo področje novega oporišča vitalizma je bilo biokemijsko odkritje, da nastopajo v organizmih optično aktivne spojine, na primer skoraj izključno L-aminokislina in D-sladkorji, v naravi pa nastajajo le racemne oblike. Spet bi naj bila za biološko optično aktivnost odgovorna višja sila. Tretje pomembno oporišče neovitalizma je bilo odkritje embriologa Hansa Driescha (1867–1941) na začetku 20. stoletja, da dá zigota morskega ježka, če jo razdelimo po prvi delitvi, spet dva manjša cela ježka in ne dveh ježkovih polovic. Ker takrat še niso poznali regulacijskih sistemov, so se nekateri biologi (prvi seveda Driesch sam) odločili za razlago, da vodi embriogenezo ježka notranji smoter (t. i. entelehija), ki ve, kakšen mora biti končni rezultat (princip ekvifinalnosti; Lipkind, 1992). Prav morfogeneza je še danes najmočnejše oporišče nasprotnikov sodobne redukcionistične biologije.

### Bertalanffyjev organicizem

V tridesetih letih 20. stoletja se je začel ob prej obravnavanem vitalizmu in utrjenem redukcionizmu spet razvijati organicizem kot **tretja** biološka miselna smer, ki ni bila več obremenjena z vitalizmom oziroma smotrnostnim vzrokom. Uvedel jo je Ludwig von Bertalanffy (1901–1972), ki ga lahko štejemo tudi za očeta teoretične biologije (Bertalanffy, 1952). V konkretnem osnutku teoretične biologije je skušal opredeliti organizme kot *“sisteme, organizirane v hierarhični red, ki so sestavljeni iz različnega števila različnih delov; številni procesi v njih pa so urejeni tako, da se skozi njihove močno vzajemne odnose pri nenehnem spreminjanju ... snovi in energije, kot tudi pri motnji od zunaj, sistem ohranja v lastnem stanju, ali se proizvede ali pa vodijo ti procesi k nastanku podobnih sistemov”*. Iz te nekoliko zapletene definicije lahko povzamemo nekatere bistvene točke Bertalanffyjevega organicizma, namreč da je organizem sistem vzajemno povezanih in urejenih odnosov ter da njegovo ohranjanje in reprodukcija izhajata prav iz teh odnosov. Poudarek je, podobno kot Lamarck, postavil na omrežje odnosov in ne na dele (na primer gene, molekule, celice), kot to delajo redukcionisti. Trdil je, da je organizem nad ravnijo atomov, molekul in koloidnih raztopin ter da je povsem naravno pričakovati, da nastopajo poleg “anorganskih” zakonov tudi povsem novi, ki so specifični za organizem. V tem smislu se je pokazal kot povsem jasen emergentist. Po Bertalanffyju naj bi bila naloga teoretične biologije prav ugotavljanje teh novih zakonov, ki so ireducibilni na dele organizmov. V splošnem pojmuje Bertalanffy organizme kot celote, ki niso seštevek svojih delov; kot dinamične sisteme; in kot primarno aktivne – in

ne reaktivne. V življenju pa je identificiral dve osrednji načeli: ohranjanje ravnovesja in hierarhično organizacijo.

### Sodobne smeri organicističnega pojmovanja življenja

Organicizem je po Bertalanffyju zavzel nekako dve glavni smeri: ena se ožje navezuje na Bertalanffyjevo delo, druga pa predvsem na Driescha oziroma embriologijo. Med njima je sicer tudi povezava. Prva smer, ki bi ji lahko rekli sistemski emergentizem, skuša ugotoviti splošne sistemske značilnosti kompleksnih dinamičnih sistemov, kakršni so (med drugim) organizmi. Pri tem uporablja računalniške programe (na primer dinamične Boolove mreže za modeliranje genetskih procesov) in matematiko. Vodilni biolog tega področja je Stuart Kauffman. Ugotovitve sodobnega emergentizma se ne tičejo samo splošnih spoznanj o naravi življenja, temveč posegajo tako na področje evolucije (na primer problem adaptacijske pokrajine) kot čisto praktična področja modeliranja delovanja ekosistemov in genetskih mrež. Kauffmanov emergentizem ne zanika pridobitev sodobne redukcionistične biologije, jih pa vsekakor skuša poglobiti in postaviti v kontekst temeljnih zakonitosti živih sistemov, ki jih šele začenjamo spoznavati. Izsledki te veje teoretične biologije so spodbudni in kažejo na miren prehod od redukcionizma k ponovnemu vzponu in razvoju organicizma. S seboj bo verjetno prinesel tudi spoznanja o nagubani topografiji evolucijskega prostora, kar pomeni, da tudi čisto biološko gledano niso vse evolucijske smeri iz dane točke (to je stanja obravnavane species) enako možne in da o konkretni smeri odločajo le selekcijski pritiski (čeprav imajo nanjo gotovo močan vpliv). O evoluciji v primeru nagubane evolucijske topografije odločajo tudi endogene biološke zakonitosti. Predvidevam, da nas na tem področju čakajo še marsikatera nova spoznanja o zakonitostih evolucije.

Če je ta smer v temelju bolj teoretična in matematična, je organicizem embriološkega porekla precej bolj praktičen, izhaja iz neposrednih izkušenj pri delu z zarodki. Vodilni znanstvenik te smeri je teoretični biolog in embriolog Brian Goodwin. V skladu s svojimi opazovanji ti organicisti trdijo, da celota ni le ireducibilna na svoje sestavne dele, temveč da je tudi – vsaj v ontogenetskem smislu – prvotna. V ontogenezi mnogoceličarjev se dejansko deli organizma izdiferencirajo iz prej homogene celote – oplojene jajčne celice. Deli organizma so torej produkt heterogenizacije celote in so tako sekundarni. Ta smer je precej kritična do neodarvinizma in sodobnega redukcionizma, saj trdi, da imajo organizmi lastna načela delovanja, zaradi katerih je prvič nemogoča popolna redukcija na molekule ali gene, drugič pa te zakonitosti nedvomno vplivajo tudi na evolucijska nagnjenja oziroma na to, da potencialna evolucijska pokrajina ni ravna (možne bi tedaj bile vse oblike, ki jih dopuščajo fizikalno kemijski zakoni), temveč je nagubana. V slednjem primeru so stabilne oblike (to je oblike orga-

nizmov, ki se ohranijo vsaj nekaj časa v filogenetskem smislu), pa najsi gre za species, genus, famulijo ali še višje taksonomske kategorije, vendarle vsaj do neke mere zakonito določne in niso le posledica naključnih variacij in muhavo spreminjajočih se razmer v okolju. Iz takega pojmovanja izhaja tudi zanimiva možnost, da bi imeli poleg sedanje filogenetske taksonomije tudi t. i. racionalno, v okviru katere bi razumeli vrste (ali višje taksonomske kategorije) kot rezultat določenih endogenih zakonitosti žive materije<sup>6</sup> (Goodwin, 1982; Webster, 1984). Iz enega stabilnega področja v drugo pa načeloma ne peljejo postopne, zvezne poti, temveč lahko pričakujemo večje ali manjše skoke iz ene »kotanje« v drugo. To je lahko tudi povsem nekreacionistični razlog, da včasih manjkajo vmesni členi pri paleontoloških rekonstrukcijah filogeneze.

V zadnjem času se neodvisno od obeh prejšnjih smeri oblikuje še tretja, ki utemljuje urejenost življenja na endogenem elektromagnetnem polju organizmov. To polje je teoretično predpostavljeno tako s strani klasične elektrodinamike (Fröhlich, 1988) kot s strani kvantne teorije polja (Giudice, 1988). Ima tudi nekaj raznorodnih empiričnih potrditvev (Smith, 1988; Pollock Poll, 1988; Pokorny, 2001). Tudi tu prihaja v ospredje celota in njena nereducibilnost na molekule ali druge dele. To celoto v prvi vrsti predstavlja ravno prej omenjeno endogeno polje, ki sodeluje pri urejanju neštetihi biokemijskih reakcij v celici, ima pa prek mikrotubulov določen vpliv tudi na orientacijo delitvenega vretena in s tem na morfogenezo. Če so v ozadju prve smeri predvsem teoretiki sistemov in matematiki ter v ozadju druge predvsem embriologi, so v ozadju tretje smeri predvsem biofiziki.

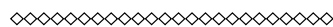
Tako se kaže, da ima biološka znanost pestro zgodovino razvoja svoje zaznave organizmov in življenja, prav tako pa ni dolgčas v sedanosti, ko imamo eno zelo utrjeno, pretežno redukcionistično razlago, ob njej pa se razvijajo

vsaj tri različne smeri, ki prvič po Lamarckovem obdobju spet skušajo uveljaviti organicizem, seveda na podlagi vsega pozitivnega biološkega znanja. Prav zaradi te dinamike je dobro poznati preteklost in sedanje dileme, da se bomo znali orientirati ob novih izzivih zaznave življenja in organizmov.

## LITERATURA

- Bertalanffy L. (1952): *Problems of life*. Watts & Comp., London.
- Dawkins R. (1976, 1990): *The selfish gene*. Oxford University Press, Oxford.
- Giudice E. del, Doglia A., Milani M., Vitello G. (1988): Structures, correlations and electromagnetic interactions in living matter. V: Fröhlich H. F. (ur.): *Biological Coherence and Response to External Stimuli*. Springer Verlag, Berlin, 49–64.
- Fröhlich H. (1988): Theoretical physics and biology. V: Fröhlich, H. F. (ur.): *Biological Coherence and Response to External Stimuli*. Springer Verlag, Berlin, 1–24.
- Goodwin B. C. (1982): Development and evolution. *J. Theor. Biol.* 97(1): 43–55.
- Jacob F. (1974): *The logic of living systems*. Allen Lane, London.
- Lipkind M. (1992): Can the vitalistic entelechia be a working instrument? V: Popp F. A. Li K. H. Gu Q. (ur.): *Recent advances in biophoton research and its applications*. World Scientific, Singapore, 469–94.
- Mayr E. (1984): How Biology Differs from Physical Sciences, V: Depew D. J., Weber B. H. (ur.) *Evolution at a Crossroads*. Bradford Book, Cambridge, 43–63.
- Pokorny J., Hašek J., Jelinek F., Šaroch J., Balaban B. (2001): Electromagnetic activity of yeast in the M phase. *Electromagnetic Biology and Medicine* 20: 371–396.
- Pollock J. K., Pohl D. G. (1988): Emission of Radiation of Active Cells. V: Fröhlich H. F. (ur.): *Biological Coherence and Response to External Stimuli*. Springer Verlag, Berlin, 139–47.
- Schlesinger A. B. (1994): *Explaining life*. Mc Graw Hill, Inc., New York.
- Singer C. (1959): *A History of Biology*. Abelard-Schuman, London.
- Smith C. W. (1988): Electromagnetic Effects in Humans. V: Fröhlich H. F. (ur.): *Biological Coherence and Response to External Stimuli*. Springer Verlag, Berlin, 205–32.
- Vorlaender K. (1968): *Zgodovina filozofije*. Slovenska matica, Ljubljana.
- Webster G. (1984): The relations of natural forms. V: Ho M.-W., Saunders P. T. (ur.): *Beyond NeoDarwinism*. Academic Press, London, 193–217.

6 Podoben taksonomski sistem imajo kemiki, ki jih ne zanima zgodovinsko poreklo elementa, ampak njegove notranje lastnosti.



Dr. Igor Jerman, rojen leta 1957 v Ljubljani, je redni profesor za področje teroretične biologije in evolucije. Na Biotehniški fakulteti Univerze v Ljubljani predava predmete: evolucija in teoretična biologija; metodologija znanstvenega dela in bioelektromagnetika. Je strokovni direktor Inštituta za bioelektromagnetiko in novo biologijo – Inštituta Bion, ki vodi in izvaja predvsem temeljne in uporabne raziskave na področju teoretične biologije in bioelektromagnetike, kamor sodi preučevanje interakcij endogenega bioelektromagnetnega polja organizmov z okoljskimi in molekulkimi elektromagnetnimi polji. Ukvarja se tudi s širšim področjem teoretične biologije in evolucije.

*Dr. Igor Jerman, born in Ljubljana in 1957, is a Professor of Theoretical biology an evolution. At the Biotechnical Faculty, University of Ljubljana, he gives lectures of Evolution and Theoretical Biology, Scientific Methodology and Bioelectromagnetics. He is the professional director of the Institute for Bioelectromagnetics and New Biology – the Bion Institute which is mainly oriented to basic and applied research in the field of theoretical biology as well as bioelectromagnetics, including the research of interactions between endogenous bioelectromagnetic field of organisms and environmental and molecular electromagnetic fields.*

## Razvoj kulture v naravoslovju in družboslovju – je to eno in isto in kaj, če ni?

### *The Evolution of Culture in Natural and Social Sciences: Is it the same Thing, and What if it isn't?*

**Jože Vogrinc**

Univerza v Ljubljani, Filozofska fakulteta (*University of Ljubljana, Faculty of Arts*), Aškerčeva 2, SI-1000 Ljubljana;  
joze.vogrinc@ff.uni-lj.si

**Izvleček:** Spoznanje, da kulturno vedenje ni značilno le za našo vrsto, zahteva sodelovanje med biologijo in družbenimi vedami. Razlogi, zakaj ni bolj razvito, so povezani s tematiko samo. Evolucijska biologija zahteva perspektivo, v kateri se kulturno vedenje razvije kot specifična prilagoditev. Vedenjski ekologi na terenu pa si prizadevajo razločiti kulturno vedenje od togo okoljsko in gensko določenega. Zato zahtevajo širšo definicijo kulture od tiste, ki so jo prevzeli od družboslovja. Hkrati je raziskovanje izumrlih človeških prednikov in sorodnikov pretežno motivirano s prepoznavanjem človeških kulturnih vzorcev. V besedilu poskušam utečene prakse postaviti pod vprašaj. Ker kultura ni več operativen znanstveni koncept v družboslovju, se zavzemam za sodelovanje med naravoslovjem ter družboslovjem in humanistiko, kjer je biološka problematika jasno ločena od humanističnih podmen.

**Abstract:** Ever since it was discovered that *Homo sapiens* is not the only species behaving culturally, a growth of collaboration between biology and social sciences and humanities could be expected. But it has not happened. The reasons have to do with the topic itself. Evolutionary biology demands a research perspective where culture is viewed as a special kind of adaptation. Behavioral ecologists, on the other hand, try to unravel cultural behavior from environmentally and genetically fixed behavioral patterns. They feel they need a broader definition of culture from the one taken over from social sciences and humanities. At the same time the research of the remains of our extinct ancestors and relatives is still motivated by the wish to recognize distinctly human behavioral patterns. These practices are being questioned in the text. As culture ceased functioning as an operative concept in social sciences and humanities, it is argued that the collaboration between natural sciences and social sciences with humanities would be better if problems of biology would be held distinct from humanist presuppositions.

Naravoslovci in družboslovci soglašajo, da je ena izmed značilnosti naše biološke vrste, morda kar najpomembnejša, da ima močno razvito kulturo. Toda – ali le naša vrsta? Opazovalci mnogih vrst sesalcev in ptičev v divjini so nedvoumno dokazali, da je mogoče vsaj nekatere prvine kulturnega vedenja najti tudi pri drugih danes živečih vrstah, in to ne samo pri nam najbližjih velikih opicah (Beck, 1980; Hunt in Gray, 2004; Gašperšič, 2008). Prav tako so arheologi skupaj s paleontologi pokazali, da so naši izumrli predniki ali sorodniki že pred skoraj dvema milijonoma let izdelovali kamnito orodje in da so najbrž že pred več kakor milijonom let kurili ogenj (Klein in Edgar, 2002; Gamble, 1999). S temi spoznanji je kultura prenehala biti izključna posest vrste *Homo sapiens* in zato tudi ne more več pomeniti ločnice med človekom in živalmi.

Vsiljuje se torej vprašanje, kako se je kultura razvila. Zdelo bi se, da je evolucija kulturnega vedenja tematika, pri kateri bi lahko naravoslovci in družboslovci plodno sode-

lovali. V resnici je takega sodelovanja presenetljivo malo. Poskušal bom pokazati na nekaj vzrokov za to in na nekaj medsebojnih nesporazumov, ki sodelovanje ovirajo. Razvoja človeške kulture še ne moremo opisati po jasnih etapah, ki bi nas pripeljale od kulturne ravni našega skupnega prednika s šimpanzi prek razvoja, denimo, jezika, izdelovanja orodij, obvladovanja ognja, prepovedi incesta in družine, torej vsaj nekako do preprostih družb lovcev in nabiralk, kakršne z našo pomočjo danes prav tako izumirajo, kakor sta izumrla mamut ali alk. O tem vemo še bistveno premalo.

Naravoslovci in družboslovci se razvoju kulture bližajo vsak s svojega konca. Etologi oziroma vedenjski ekologi, se pravi, opazovalci vedenja živali v naravnem okolju ali v ujetništvu, so opisali številne primere vedenja, ki ga imenujejo kulturno. Tako mu rečejo, ker nima togih genskih in okoljskih vzrokov, marveč si ga posamezni organizmi pridobijo z učenjem od drugih pripadnikov vrste (najpogo-

steje mladiči od mater) in ga prenašajo iz roda v rod. Nekateri vzorci vedenja pri šimpanzih se razlikujejo od populacije do populacije, čeprav se dejavniki okolja, na katere se vzorec nanaša, med populacijama ne razlikujejo: eni treje orehe, drugi ne, čeprav so v okolju na voljo; eni lovijo termite na en način, drugi na drugega; eni se pri srečanju pozdravijo z malce drugačnimi gibi kakor drugi (Wrangham *et al.*, 1994; Whiten *et al.*, 1999). Skratka, v tem primeru spominjajo različne populacije šimpanzov na različne človeške skupnosti, ki so kljub primerljivim pogojem bivanja razvile kulturne posebnosti, po katerih se pripadniki ene populacije jasno ločijo od pripadnikov druge.

Vse to je znano. Opozorila vredno pa je, da ko vedenjski ekologi opisujejo kulturno vedenje drugih vrst, uporabljajo pojme, ki so se dolgo uporabljali izključno za opisovanje ljudi in človeških skupnosti. Gre torej za pojme, ki izvirajo iz humanistike in družboslovja in jih ta dediščina obremenjuje. Biologi s tem niso zadovoljni in zdi se, da pričakujejo od družboslovcev pomoč v obliki drugačnih konceptov – takih, ki bodo biologiji omogočali ustreznejše opisovanje in razumevanje vedenja, na katerega naletijo.

Nasprotno pa paleontologi in arheologi uporabljajo vrsto naravoslovnih tehnik pri odgovarjanju na vprašanja, ki jih vsaj arheologi, večinoma pa tudi fizični antropologi, postavljajo iz perspektive humanistike in družboslovja: kdaj v času, kje v prostoru, v katerih posebnostih bioloških najdb in v katerih značilnostih ostankov materialne kulture že lahko prepoznamo človeka (Klein in Elgar, 2002; Gamble, 1999)? Kje in kako lahko prepoznamo kulturo, uporabo jezika, religioznost? Gre za perspektivo, ki je antropocentrična in antropomorfna, v središču zanimanja smo mi sami, pa čeprav gre za šimpanza ali avstralopiteka. S prizadevanjem, prepoznati v stotisoče let starem skeletu ali predmetu nas same ali nam podobne druge, pogojno prisojamo kulturo drugim vrstam z mero, ki smo jo vzeli pri sebi. To, da smo v prepoznavanju samih sebe sestopili globlje v preteklost, kakor bi si bil upal misliti Darwin, ne spremeni te perspektive same.

Glavna napaka, h kateri smo nagnjeni, ko je beseda o evoluciji naše vrste in njenih značilnosti, zlasti kulture, jezika in izdelave orodij, je napaka, ki ji filozofi pravijo teleologija, po grški besedi telos (cilj, smoter). Vedemo se, kakor da razvoj pelje v smer, določeno vnaprej, in sicer nikamor drugam kakor k človeku, h kulturi, v našo sedanost. Antropomorfizem (oblikovanje predstav o drugih vrstah po človekovem zgledu) in antropocentrizem (postavljanje človeka v središče in izhodišče raziskovalnih zanimanj) sta razumljiva, nista pa znanstvena. Znanstvena je v tem primeru samo zvestoba Darwinovim temeljnim izhodiščem: kakor vse druge žive vrste je tudi naša, z vsemi svojimi značilnostmi, morala nastati v boju za obstanek, z iskanjem novih okoljskih niš, v interakciji z drugim živim in

neživim svetom. Nikamor ni bila namenjena in nič bolj in nič manj enkratna ni od drugih (Foley, 1987). Od tod pa sledi, da je tudi razvoj kulture nasploh – pri kateri koli živali, ne le pri človeku – navsezadnje treba biološko pojasniti kot naraven evolucijski proces – proces naravne selekcije, s katerim si je, če parafraziram Bonnerja (Bonner, 1980), naša vrsta odprla novo preživetveno nišo, namreč kulturno transformacijo danih okolij v nova okolja, prilagojena kulturnim oblikam človeških skupin.

V biologiji pa se od Darwinovih naslednikov dalje pojavlja tudi še splošnejša oblika teleološkega razmišljanja o evoluciji, namreč poskus, da bi reducirali naravno selekcijo na neko težnjo, ki da se uveljavlja kot nekakšna stalna zunanja ali notranja sila, ki pritiska na organizme ali pa jih nekam žene, kakor tlak ali težnost na trdna telesa na Zemlji. To najdete še pri Dawkinsu (Dawkins, 2006, str. 38), ki vidi v genih izraz splošne težnje k stabilnosti, ki naj bi bila značilna za vso naravo. Teorija, ki jo dolgujemo Darwinu, pa ne potrebuje podmene o taki težnji. Naravni izbor ni ime za neko silo, ki bi kot posebna bitnost tičala nekje v naravi. Darwin (1859) je uporabil to metaforo zato, da bi s pomočjo analogije z umetnim izborom lastnosti domačih živali in rastlin približal ljudem idejo o naravnih procesih, katerih dolgoročni rezultat je zaradi dedovanja modifikacij, ki so organizme doletele v času njihovega življenja in se prenesle na potomce, raznovrstnost živega sveta danes in prilagojenost osebkov vsake vrste okolju, v katerem živijo. Takoj pa, ko se vprašamo, kako se naravni izbor uveljavlja, smo v problematiki, ki je vseskozi ne le genetska, ampak tudi ontogenetska (razvojna) in zlasti ekološka. Samo dejanske interakcije živih bitij med seboj v skupnem živem in neživem svetu zares obstajajo, zunaj njih ni nikakršne sile, ki bi izbirala, in v njih nikakršne posebne težnje; so samo procesi, ki se odvijajo v njih in z njimi.

Verjetno večina biologov o evoluciji kulture še vedno razmišlja bolj ali manj v skladu z J. T. Bonnerjem (Bonner, 1980). Razmišljanja se ni lotil na slepo, saj je kot teoretik evolucije znan predvsem po raziskovanju razvoja kompleksnosti pri živih bitjih. Zanj je kultura oblika vedenja živali, ki ni le gensko določena, marveč je oblika vedenja posameznih organizmov (ne npr. kolonij), ki so socialni in pri katerih se informacija v skupini prenaša z osebka na osebek s poučevanjem in učenjem. Čeprav ostro razlikuje kulturno vedenje od togega odzivanja na dražljaje, Bonner zavrača tako poskus redukcije kulturnega vedenja (npr. v obliki »memov«) na vedenje, programirano v genih, kakor poskus razumevanja kulture kot področja realnosti, ki bilo povsem nepovezano z genetsko osnovo vedenja. Zato se Bonner osredotoča na zasledovanje tega, kako je v teku razvoja živalskih organizmov k vedno večji kompleksnosti vedenje postopoma postajalo vse manj odvisno od neposredne informacije, vsebovane v genih, in vedno bolj od sposobnosti možganov. Možgane razume kot simbiot ge-

noma, ki prejme od genoma vrstno specifični potencial za učenje, ta pa se v ontogenetskem razvoju realizira skozi interakcije med pripadniki vrste, torej s poučevanjem in učenjem, skratka, kulturno. Bonnerjeva koncepcija je trezna in gradualistična in je posebej prepričljiva v dokazovanju, da se kultura pač ni mogla razviti kot strela z jasnega pred enim ali dvema milijonom let pri prednikih naše vrste, marveč je rezultat veliko daljše evolucije, primerjava vedenjskih oblik in načinov posredovanja informacije pa lahko pokaže na homologije in analogije s taksoni, s katerimi nismo v bližnjem sorodstvu.

Tako široka zastavitev je sicer pomagala utrditi spoznanje, da je kulturno vedenje rezultat naravnega izbora, ni pa mogla pomagati raziskovalcem vedenja primatov (pa tudi povsem nesorodnih vrst, npr. kitov ali papig) pri izdelavi natančnih meril, kdaj je mogoče neko vedenje nedvomno priznati za kulturno. Tako ali drugače poskusi določitve zadenejo ob kopito človeške kulture.

To kopito pa je neprimerno zaradi kompleksnosti človeške družbe in medsebojne različnosti človeških kultur. Poskusimo to natančneje pojasniti s tem, da pogledamo, kaj natančno pričakujejo od pojma kulture primatologi in zakaj pojem, kakršnega so si sposodili od socialne in kulturne antropologije, ne ustreza najbolje!

Ponovimo, da je za primatologe kultura tip vedenja, ki se od drugih vedenjskih oblik pri živalih loči po tem, da gre za vedenje, ki se ga osebki nauči od drugih pripadnikov skupine. Določilo izhaja iz temeljnega pristopa etologije oziroma vedenjske ekologije, namreč iz (po možnosti) dolgotrajnega opazovanja družabnega življenja skupine oziroma populacije v divjini. Opozorimo že zdaj, da se humanistika in družboslovje pri svojem raziskovanju kulture večinoma opirata na popolnoma drugačne vire znanja, največkrat na izrečene ali zapisane izjave samih udeležencev dogajanja. Ker je bilo še pred nekaj desetletji prepričanje, da je človek edina kulturna žival, vsaj v zahodnem svetu in med njegovimi učenjaki tako rekoč soglasno, je bila metodološka ost preučevanja kulturnega vedenja pri šimpanzih, gorilah, orangutanah, pa tudi pri makakih, kapucinkah, morskih vidrah ali delfinih, usmerjena zlasti v dokazovanje, da gre v danem primeru res za vedenje, ki je kulturno (Whiten *et al.*, 1999; McGrew, 2004).

Kaj je za vedenjske ekologe minimalni pogoj, da neka vedenjska oblika velja za naučeno (gl. tudi tabelo 1)? Kajpak izločitev možnosti, da je docela genetsko determinirana. Na ta način so npr. pri nekaterih pticah pevkah, ki so se izvalile in so skrbeli zanje v izolaciji od odraslih osebki iste vrste, lahko ugotovili, da je oglašanje v osnovi prirojeno, da pa se v običajnih pogojih osebki naučijo peti od starejših in se naučijo dialekta lastne populacije, medtem ko si pridobijo ptiči, vzrejeni v osami, le okrnjeno obliko (Bonner, 1980).

**Tabela 1:** Pogoji, ki jih mora izpolnjevati kulturno vedenje v klasični kulturni antropologiji (Kroeber, 1928), na zgledu šimpanzov v divjini (Mc Grew, 2004)

| Merilo          | Značilnost  | Zgled   |
|-----------------|---|---|
| inovacija       | izum novega vedenjskega vzorca ali modifikacija starega | tolčenje s pestnjakom ( <i>pestle pound</i> )                                   |
| diseminacija    | naučenje vzorca od drugega osebk v skupini              | medsebojno čohanje ( <i>social scratch</i> )                                    |
| standardizacija | vzorec stalen oz. stiliziran                            | lov na mravlje s pomakanjem šibe ( <i>ant dip</i> )                             |
| trajnost        | vzorec vztraja brez navzočnosti drugega                 | raba lista kot pivnika za vodo ( <i>leaf sponge</i> )                           |
| tradicija       | vzorec se prenaša iz roda v rod                         | trenje orehov ( <i>nut crack</i> )  |
| difuzija        | razširitev vzorca med skupinami                         | pozdrav s prijemom dlani rok, iztegnjenih v zrak ( <i>grooming hand-clasp</i> ) |

A če je npr. petje pri slavcu ali spletanje gnezd pri orangutanu nedvomno socialna veščina, ki terja daljši čas učenja, je za močnejši dokaz kulturnosti neke oblike po prepričanju raziskovalcev živalskih kultur treba pokazati še več, namreč: 1) treba je dejansko slediti vzorcem prenašanja znanja neke kulturne poteze z osebka na osebki v skupini, v kateri živi, skozi čas; 2) po možnosti je treba pokazati, da se posamezne populacije iste vrste razlikujejo bodisi po tem, da ena počne nekaj, česar druga ne, bodisi po tem, da isto počnejo na nekoliko različne načine, ki pa so med seboj funkcionalno enakovredni; 3) pri tem si opazovalci prizadevajo izločiti vedenjske oblike, ki so pri neki populaciji »izsiljene od okolja«. Pozorni so na oblike vedenja, kjer vse kaže, da so se pripadniki preučevane populacije naučili ene izmed potencialno možnih oblik, ki je postala za to populacijo značilna, ker se med njimi prenaša s poučevanjem in učenjem.

Tako je znano, da šimpanzi v nekaterih populacijah trejo oreške, drugod pa ne, čeprav v njihovem okolju tudi uspevajo vrste z užitnimi oreški. Prav tako se med seboj po-



zdravljajo s stiskom iztegnjenih rok na načine, ki so med populacijami različni. V drugem primeru je različnost nedvomno kulturno pogojena, v prvem pa je to zelo verjetno, a ne gotovo, saj je mogoče, da vsaj nekatere populacije trenja oreškov ne prakticirajo preprosto zato, ker imajo v obilju druge hrane, do katere je lažje priti. Razlike med populacijami šimpanzov glede višine, v kateri si naredijo gnezdo, pa je zlahka mogoče pojasniti s posebnostmi okolja: savanski šimpanzi si jih gradijo nižje, gozdni pa višje, ker je v gozdu pač bistveno več visokih dreves (McGrew, 2004, str. 109, a gl. npr. Pruetz *et al.*, 2007). Prav tako so npr. doslej (kolikor sledim podatkom) ugotovili redno trenje in uživanje baobabovih plodov samo pri savanskih šimpanzih iz Fongolija v Senegal, a zaenkrat je to edina stalno opazovana populacija, v kateri so šimpanzi simpatrični z baobabom (Gašperšič, 2008). Ko so Whiten in sodelavci (Whiten *et al.*, 1999) sistematično popisali pestrost oblik kulturnega vedenja pri šimpanzih, so sistematično izločali tiste oblike (ali vsaj opozarjali nanje), ki bi lahko bile izsiljene od okolja.

Vse to sem navedel zato, da opozorim na zanimiv paradoks. Če se strogo držimo darvinističnih načel in skupaj z Bonnerjem vztrajamo pri prilagoditveni vrednosti kulturnega vedenja, potem bi morali pri vrsti, za katero je dokazano, da je kulturnega vedenja sposobna, iskati kulturne oblike *pri vseh tistih dejavnostih, ki so ključne za preživetje*. To pa so prav dejavnosti, pri katerih okolje daje priložnost za iznajdljivost in jo spodbuja, torej *prav tam, kjer »okolje izsiljuje«* ustrezne (ne pa enolično določujoče!) oblike vedenja. To velja tako npr. za prehranjevanje kakor za parjenje in za druženje. Če pa je tako, potem raziskovalno pozornost primatologov očitno še vedno motivira dokazovanje, da ekologija kulturnega vedenja v biologiji sploh ima področje, kjer je kaj raziskovati. Manj pa jo, vsaj še zaenkrat, zanimajo nujne povezave med okoljem, v katerem populacije živijo, in inovativnim ali konservativnim vedenjem kot prilagoditvenim odzivanjem na okolje, se pravi, boljšim izkoriščanjem okoljske niše, na katero so prilagojeni kot kulturne živali.

Doslej smo že lahko ugotovili, da opazovalci vedenja živali ne izhajajo iz problematike evolucijske biologije, ampak se predvsem upirajo ideološkemu prepričanju, ki prevladuje v širši družbi, se pravi, izrecnemu prepričanju, da je kultura naša vrstna specifičnost, in z njim povezanemu prepričanju, da smo zaradi tega več vredni. Pri tem pa je golo dokazovanje, da je neko vedenje pri poljubni živalski vrsti morda kulturno, vedno manj prepričljivo.

Razlogov za to je več in nekateri izhajajo iz rastočega nezadovoljstva s staro biološko paradigmo, ujeta v dilemo *nature/nurture*, značilno še za Bonnerjevo razmišljanje. Nedvomno je fascinantno, da si zna novokaledonska kavka izdelati orodje: ukrivi si primeren košček pandanusove-

ga lista, da z njim pobeza po luknji in izvleče ogrca (Hunt in Gray, 2004). Ampak če variabilne oblike vedenja, ki so naučene, najdete pri nekaj sto vrstah, ki segajo od primatov čez kite, delfine, vidre in podgane do papig, vran in kavk, bo pojem kulture preprosto zvođenel. Ni videti, kako bi kavkino vedenje pomagalo pojasniti nastanek človeške kulture, medtem ko od preučevanja šimpanzov pričakujemo tudi to ali celo predvsem to. Znanstvena paradigma v biologiji, ki se imenuje teorija razvojnih sistemov (*DST – developmental systems theory*), zavrača togo ločevanje okoljskih in genetskih vzročnih dejavnikov. Zanj enačenje med kulturnim in genetsko nedoločenim vedenjem sploh ni več sprejemljivo, ker je kratko malo veliko pregrebo (Oyama, 2000; Griffiths in Gray, 2005).

Kot sociolog kulture se bom bolj zadržal pri stvareh, ki jih poznam bolje. Ali imajo primatologi in drugi biologi kulture (če jim lahko tako rečem) sploh prav, ko trdijo, da družboslovci pripisujejo kulturo samo človeku? Vsaj primatologi soglašajo, da je vir družboslovne okzozročnosti, kar zadeva kulturnost drugih vrst, v socialni in kulturni antropologiji. Če pogledate, s čim se ukvarja večina kulturnih in socialnih antropologov danes, boste presenečeni ugotovili, da pojem kulture v njihovem raziskovanju nima več nikakršne operativne vrednosti. To je opuščen pojem (Rapport in Overing, 2007). Očitki primatologov se nanašajo na preteklo stanje, in sicer na pionirje socialne antropologije v 19. stoletju, zlasti Tylorja (Tylor, 1881), in na kulturne antropologe 20. stoletja v ZDA, npr. Kroeberja (Kroeber, 1952), ki so razumeli družbeni razvoj kot naraščanje družbene kompleksnosti, kulturo pa so raziskovali etnološko. To se pravi, da so poskušali razumeti življenje nekega ljudstva kot povezano celoto, kjer je način, kako pripadniki nekaj počnejo (ne le umetnost ali šege, ampak tudi tehnike in celo opravljanje telesnih funkcij, kakor so počivanje, ljubljenje ali plavanje), izraz kulture te družbe in zanjo specifičen (vzor za monografske standarde v socialni antropologiji in etnologiji 20. stoletja je postavil Malinowski 1923; za pojmovanje kulture gl.: Malinowski, 1995). Različne kulture so bile dojete kot »paketi«, ki demonstirajo, da pripadniki naše vrste ustvarjajo lastna kulturna okolja, ki so med seboj vrednostno enakovredna v tem smislu, da nobena kultura ni bolj ali manj kulturna od druge. Danes, v svetu globalizacije, tako zapakiranih kultur ni več in terenske raziskovalce veliko bolj zanimajo mešanje kultur, kulturne izposoje, dejavno izumljanje in nenehno spreminjanje vedenjskih vzorcev posameznikov in manjših skupin.

V resnici so korenine zahodnjaškega prepričanja o človeški kulturni izjemnosti veliko starejše, predvsem pa zanje v preteklosti nikoli ni bilo odločilno, koliko vedo ljudje o drugih živih bitjih, ampak to, kako vidijo mesto človeka v vesolju. To pa je povezano tako z načinom produkcije v neki družbi kakor z njenim religijskim izročilom, to dvojje

pa je povezano ohlapno in ne enolično. Lovske in nabiral-ske družbe niso poznale niti pojma človeka nasploh niti živali ali rastline nasploh, vsekakor pa so razumele svojo odvisnost od živega sveta in povezanost posameznika in skupine s konkretnimi bitji, ki so jih imeli za živa, in so poleg posameznih živalskih vrst ali posameznih bitij lahko zajemala še npr. drevesa, skale, vode, nebesna telesa (gl. npr. Descola, 1996). Hinduizem in budizem z naukom o reinkarnaciji človeka ne izvzemata iz prepletenosti življenja in implicirata temeljno spoštovanje do vseh živali. Pač pa judovstvo v pristni maniri zemljiškega posestnika in lastnika čred Abrahama v človeku nedvomno vidi gospodarja narave. Krščanstvo je na to cepilo še zaničevanje telesnosti, zaradi katerega se človek ni le odtrgal od drugih živih bitij, ampak se z njim dobro ujema tudi npr. Descartesova (Descartes, 1957) redukcija telesa na stroj in odrekanje duše živalim.

19. in 20. stoletje sta z ideologijo napredka s pomočjo znanosti in tehnike postavila v ospredje idejo razvoja, pa naj gre za vesolje, Zemljo, živa bitja ali človeka. A to je obenem pomenilo najprej, da je ideja o izjemnosti človeka dobila obliko pripovedi o tem, kako smo se razvili ne le iz živali v človeka, ampak tudi iz opice prek divjaštva in barbarstva v civilizirane Evropejce. Znanstveno preučevanje učlovečenja je bilo obremenjeno s teleologijo (razvoj pelje k nam, mi smo njegov vrhunec ali pa bomo vsaj vsak hip, če premagamo še zadnje ostanke neciviliziranosti, ki jih utelešajo drugi) in z iskanjem ločnic: Kdaj smo nehali biti živali kakor so druge, kdaj smo postali ljudje? Kaj, česar živali ne počnejo, je iz nas naredilo ljudi? In seveda so menihi odgovarjali: »Molitev!«, humanisti »Jezik!« ali »Kultura!«. Marx in Engels (1971) sta stavila na delo; človek se je učlovečil, ko je začel producirati, torej aktivno spreminjati, naravo in lastno družbo, ne le pasivno sprejemati darove narave. V sodobni humanistiki so še vedno najvplivnejši misleci ločnice: za Lévi-Straussa (Lévi-Strauss, 1949) pomeni prepoved incesta prehod človeštva iz naravnega stanja v družbo oziroma iz narave v kulturo, za Lacana pa človeška govorica strukturira tudi naše nagonsko življenje na način, s katerim vedenje živali ni primerljivo.

Poudariti moram, da vlečenje takih ločnic nikakor nima zavestnega cilja, vreči druga bitja ven iz kulture. Če kaj, ima skromen epistemološki cilj, omejiti raziskovalno polje tako, da bomo ustrezno zajeli človeškost človeka: da iz človeške kulture ne izpustimo nič, kar je zanjo bistveno, in da opredelimo polje raziskovanja tako, da bo zajelo brez diskriminacije vse človeške skupine.

Napačna izpeljava takih postopkov pa je govorjenje, da je človek »izstopil iz narave« ali »prestopil iz narave v družbo« ali pa, da se je z učlovečenjem nehala naša biološka evolucija in se je začel naš družbeni in kulturni razvoj. To so neumnosti! Noben naravni zakon za našo vrsto ni ne-

hal veljati. Sposobnost tehničnega preoblikovanja narave in družbe k večjemu pomeni, da smo sodobni ljudje hitrim spremembam naših teles podvrženi še veliko bolj kakor nekoč. Mi sami delujemo kot pretežno nezavedna sila okoljskega determinizma, ko vpeljujemo nove prehranjevalne navade, treniramo, hujšamo, spreminjamo lastno fiziologijo in anatomijo z zdravili, drogami, protezami, lepotnimi operacijami, da ne govorim o kemijskih in radioloških spremembah v ozračju, v vodi, v prsti, v živih bitjih in v nas samih (Crosby, 2006; Vogrinc, 2006). – Veliko razlogov torej imamo, da bi repertoar zanimanj klasične fizične antropologije kot pomožne medicinske vede zamenjali s sodelovanjem med sociologijo in biologijo in začeli resno razvijati multidisciplinarno biologijo (posledic) družbenega razvoja.

Perspektiva biologije (posledic) družbenega razvoja bi torej morala izhajati iz podmene, da družbeni razvoj *pospeši* in zakomplicira biološki razvoj v ontogenetskem in filogenetskem smislu in da so torej kulturne in biološke spremembe nerazrešljivo vpete ene v druge. Bistveno spoznanje za sodobno raziskovanje procesa učlovečenja pa bi moralo biti nasprotno to, kako *počasen* je bil ta razvoj. Poglejte zgodovino spoznavanja človeškega razvoja zadnjih 200 let in videli boste, kako sega vedno globlje v preteklost. Še v zadnjih 10 ali 20 letih se je naš skupni prednik z drugimi živimi sorodniki postaral za milijon let ali dva. Zdaj smo nekje pri 6–7 milijonih. Prepričan sem, da miselno ozračje, v katerem znanstveniki razmišljajo o učlovečenju, pa naj bodo paleontologi, okoljski ekologi ali arheologi, preveva upravičeno dejstvo človekove osamljenosti. Gre za preprosto dejstvo, da so vsi drugi izumrli in da smo pri tem imeli vmes ne le prste, ampak tudi orodje, ki so ga prsti držali, in glavo, ki jim je ukazovala. Ni več hobitov s Floresa, Neandertalcev, erekta, avstralopitekov, nikogar ni, razen nas.

Epistemološka posledica te osamljenosti je zatekanje k prepoznovanju kot glavni spoznavni taktiki vseh raziskovalcev, ki se lotevajo razvoja naše vrste s te strani strahotnega časovnega prepada, ki nas loči od mrtvih in živih sorodnikov. Kdo med mrtvimi je prvi spregovoril? Kdaj in kje so prvič naredili kamnit odbitek in naredili prvo modificirano, torej človeško, orodje? Kdaj in kje so prvič pobrali še gorečo trsko in si z njo svetili, se greli, si popekli hrano; kdaj so se naučili ogenj vzdrževati in kdaj in kje so se naučili narediti ga?

Opozarjam, da gre pri vseh odločilnih temah, ki se nanašajo na raziskovanje učlovečenja, v veliki večini primerov še vedno za opazovanje pojavov in njihovo opisovanje. Še vedno si znanstveniki v prvi vrsti prizadevajo prepoznati, ali sledi nekega vedenja že razkrivajo vedenjski vzorec, ki je prepoznavno človeški. Nekaj primerov iz arheologije: Ali je zoglenela plast posledica kurjenja ali naravnega požara?; So vdolbine na kosti jamskega medveda posledica

ugriza ali jo je nekdo izdolbel, da bi naredil piščal in igral nanjo? Prepoznavanje pa je kajpak varljivo. Zelo dolgo so arheologi npr. zgodnja orodja poskušali ločiti na tipe tako, da so jih po njihovi domnevni funkciji primerjali s sodobnimi orodji, in so, denimo, ločili strgalo od dleta ali noža (Bordes, 1961). Ampak kaj je nož? Kako ga definiramo? Mi bi ga najbrž spontano opisali kot orodje za rezanje, sestavljeno iz ročaja in podolgovatega enostranskega rezila. Če se zdi, da je najdeni kamen podolgovat in listast v prerezu, na konici se zoži, če se da lepo prijeti v roko ali natakiniti na ročaj in je videti, kakor da je na eni strani oster, na drugi pa top, ali je torej to nož? Etnologi vam takoj pokažejo nože drugačnih oblik: obredni kovinski nož v starem Peruju je imel polkrožno rezilo. Turkane v severozahodni Keniji imajo borilne nože z majhnim srpastim merilom, ki jih držijo med prstoma kot klino britvice, ali pa jo montirajo na obroček, ki si ga nataknejo kakor prstan.

Teh zgledeov nisem navajal za zabavo. Rad bi, da se zaveamo njihove dvoumnosti. Prepoznavanje znanih oblik kot sledi funkcij, ki jih prepoznavamo, ker sami počnemo isto na enak način, je nezanesljivo, varljivo početje. Prehitro je kemijsko identificirati kri na starodavni kamniti konici kot mamutovo in sklepati, da jo je uporabil lovec. Morda je bil samo mrhovinar. Raze na kosteh, ki jih pregleduje tafonom pod elektronskim mikroskopom, so samo raze na kosteh. Povzročili so jih lahko različni naravni procesi, pri katerih človek ni sodeloval. Sodobni arheologi eksperimentalno preizkušajo, kakšne raze puščajo različni tipi domnveno tipičnih človeških dejavnosti, ki bi se domnveno lahko dogajale na kosti, in pridejo do neke operacije, ki pušča sled, na videz identično tej, ki jo je našel tafonom (Schick in Toth, 1993). Sklepajo, da je verjetno ta sled posledica takega početja. Dokler rečemo »verjetno«, si še ne izmišljamo. Vendar pri tem ekonomiziramo na način, ki ni povsem nedolžen. Spoznavanje je podrejeno prepoznavi, saj je podrejeno vprašanju, ali obstajajo eksperimentalno potrjeni človeški preživetveni gibi, ki puščajo tako sled.

Za kontrast napravimo miselni eksperiment in dajmo kost v roke naravoslovcu, ki naj bo za vsak primer enako večč v prepoznavanju geoloških procesov kakor v mehaniki obrabe kamna in še čem. Prepovejmo mu kakršno koli sklepanje o tem, kaj da bi bil lahko s tem počel človek, in mu ukažimo, da identificira kratko in malo mehanske in geološke parametre možnih modifikacij na takem kamnu in potem te, ki so se zgodile, opiše v geoloških in mehanskih terminih, npr. da je prišlo do pritiska take in take velikosti v tej in tej smeri; ne kaže znamenj vetrne in vodne erozije itn. Šele ko bi si bili s tem na jasnem, bi se smeli vprašati, katere živali so fizično in kognitivno sposobne take modifikacije. Šele ko bi imeli odgovor na to vprašanje, bi se smeli vprašati, ali je med njimi tudi človek in ali okoliščine dopuščajo, da je z večjo ali manjšo verjetnostjo to zares bil človek.

Bralka in bralec bosta verjetno pomislila, da opisujem idealiziran naravoslovni postopek, ne dejanskega. Pa vendar je treba najprej priznati, da smo družboslovci veliko prej pripravljeni popustiti lastni neučakanosti ali pa pričakovanjem družbe, ki bi rada od nas odgovore na vprašanja, na katera še ne moremo odgovoriti in se bodo morda celo izkazala za napačna vprašanja, na katera sploh ni smiselno odgovarjati. Napredek znanosti je praviloma v zamenjavi manj pametnih vprašanj z bolj pametnimi, ne v najdenju odgovorov na vprašanja družbe. Vprašanja družbe so praviloma laična, torej ideološka: Mi to koristi ali ne; me osrečuje ali ne?

Dejansko je imel ta miselni eksperiment natančen namen: pokazati, da to, kar znanstveno zares vemo, dopušča samo vprašanja in odgovore, katerih meje postavlja znanstvena vednost, skupaj s tehniko. Prepoznavanje je prehitro in ni znanstvena; kot se lepo sliši v angleščini, je to *jumping to conclusions*. Preskočili smo nujne člene v dokazovanju. V vsakdanjem življenju si s tem pogosto prihranimo čas. V znanosti na žalost ne.

Zakaj torej to počnemo? Prehitro bi sklepali, če bi mislili, da so humanisti in družboslovci, kaj vem zakaj, manj bistri ali potrpežljivi od tehnikov ali naravoslovcev. Gre za veliko splošnejšo, skupno zadrego vseh ljudi. Ker smo ljudje in tvorimo družbo, sami sebe poznamo in se zase zanimamo na drugi kognitivni in čustveni ravni kakor za druga bitja, stvari in pojave. Biti človek se pravi spraševati se o svoji usodi in smislu življenja. Kot člani družbe živimo vprašanja njene usode in smisla. Povedano drugače: identificiramo se z njimi, zato ostanejo nezavedno z nami v vsem našem početju, četudi nas kot znanstvenike zanimajo mikrobi ali valovi. Ko gre za učlovečenje, preskakujemo člene v znanstvenem dokazovanju, ker smo ljudje in ker nas v temelju določa spraševanje o lastni biti in identiteti.

In to je razlog, zakaj se raziskovanje razvoja kulture ne more znebiti obsedenosti s človeško kulturo. Če primatologi pričakujejo od antropologov bolj vključujočo definicijo kulture, ki bi načeloma zajemala tudi druge vrste, so taka pričakovanja napačna. Ne zato, ker bi družboslovci družno verjeli v neprimerljivost človeka. Po Jane Goodall (1986), Dian Fossey (2000) in Biruté Galdikas (1995) lahko kvečjemu verjamemo, da je človeška sposobnost, vživeti se tudi v pripadnike druge vrste, pogoj, da jih zares spoznamo. (A bodimo pozorni: Je sposobnost vživetja znamenje, da so opice podobne človeku ali da je človek opica? Nemara bi bil danes čas, da se človek identificira z rastlinami kot živo bitje in s svojim planetom kot elementarna sila, ki ga soustvarja in soustvarja?)

Manjše presenečenje torej je, da raziskovalci kultur pri ljudeh ne potrebujejo trdne izhodiščne definicije kulture, kakor biologi shajajo brez skupne izhodiščne definicije življenja. Tisti, ki mislijo, da jo potrebujejo, so, nasprotno,

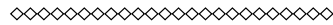
raziskovalci vedenja živali. Videli pa smo, da je od družboslovcev in humanistov ne morejo pričakovati.

Treba pa je iti korak ali dva naprej. Skupne definicije, ki bi zadovoljila biologe in sociologe, v resnici ne potrebujemo ne eni, ne drugi. Ko enkrat vemo, da so živali sposobne kulture, bi morali postavljati druga vprašanja. Kot sem nakazoval ves čas, je to danes predvsem problematika biologije evolucije in evolucijske ekologije: Katere prisile okolja (sprva le »naravnega«, vse bolj pa tudi socialnega in kulturnega) peljejo k nastanku in razvoju kulture kot prilagoditvene prednosti oziroma niše? To, da različne populacije šimpanzov lovijo termite na paličke s kulturno različnimi tehnikami, ne priča o tem, da je kulturno vedenje svoboda od omejitve okolja, ampak, nasprotno, priča o tem, da živa bitja soustvarjajo okolje in sebe. Kulturno vedenje preprosto vpelje nov parameter v na videz inertno, »dano« okolje, ta parameter pa je odvisen od socialnega okolja: za šimpanza, ki ga nihče ni naučil loviti termite s travno bilko, travna bilka ni orodje, termiti pa so zanj manj pomemben vir prehrane kakor za tiste, ki to znajo.

Za sklep lahko ugotovimo, da koristnost družboslovja in humanistike za razumevanje razvoja kulture nikakor ni nujno v nekakšnem poenotenju, v skupni definiciji kulture, ki bi veljala za vse živali. Nasprotno; za pametno sodelovanje je zlasti dobro, če se naučimo razlikovati med biološko in sociološko problematiko. Kot družboslovec lahko biologom svetujem zlasti to, da jim ni treba biti površni kulturologi, če hočejo dobro dojeti evolucijo kulture.

## LITERATURA

- Beck B. B. (1980): *Animal Tool Behavior. The Use and Manufacture of Tools by Animals*. Garland STPM Press, New York.
- Bonner J. T. (1980): *The Evolution of Culture in Animals*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Bordes F. (1961): *Typologie du Paléolithique ancien et moyen*. Delmas, Bordeaux.
- Crosby A. W. jr. (2006): *Ekološki imperializem. Evropska biološka ekspanzija 900–1900*. SH, Ljubljana.
- Darwin C. (1859): *The Origin of Species By Natural Selection*. Murray, London.
- Dawkins R. (2006): *Sebični gen*. Mladinska knjiga Založba, Ljubljana.
- Descartes R. (1957): *Razprava o metodi*. Slovenska matica, Ljubljana.
- Descola P. (1996): *In the Society of Nature*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Foley R. (1987): *Another unique species. Patterns in human evolutionary ecology*. Longman Scientific & Technical, Harlow, Essex, Anglija.
- Fossey D. (2000): *Gorillas in the Mist*. Houghton Mifflin, New York.
- Galdikas B. (1995): *Reflections of Eden. My Life with the Orangutans of Borneo*. Indigo, London.
- Gamble C. (1999): *The Palaeolithic Societies of Europe*. Cambridge University Press, Cambridge idr.
- Gašperšič M. (2008): *Fongoli Chimpanzees (Pan troglodytes verus) and Baobab (Adansonia digitata) Fruits: Modeling the Evolution of Hominin Material Culture on Percussive Technology (Ph.D. thesis)*. Institutum studiorum humanitatis, Ljubljana.
- Goodall J. (1986): *The Chimpanzees of Gombe. Patterns of Behavior*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Griffiths P. E., Gray R. D. (2005): Discussion: Three ways to misunderstand developmental systems theory. *Biology and Philosophy* 20: 417–425.
- Hunt G. R., Gray R. D. (2004): Direct observation of pandanus-tool manufacture and use by a New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*). *Animal Cognition* 7: 114–120.
- Klein R. G., Edgar B. (2002): *The Dawn of Human Culture*. John Wiley, New York.
- Kroeber A., Kluckhohn, C. (1952): *Culture*. Meridian Books, New York.
- Lacan J. (1966): *Écrits*. Seuil, Pariz.
- Lévi-Strauss C. (1949): *Les structures élémentaires de la parenté*. PUF, Pariz.
- Malinowski B. (1922): *Argonauts of the Western Pacific*. Routledge & Kegan Paul, London.
- Malinowski B. (1995): *Znanstvena teorija kulture*. SH, Ljubljana.
- Marx K., Engels F. (1971): *Nemška ideologija, Izbrana dela II: 5–352*. Cankarjeva založba, Ljubljana.
- McGrew W. (2004): *The Cultured Chimpanzee. Reflections on Cultural Primatology*. Cambridge University Press, New York idr.
- Oyama S. (2000): *Evolution's Eye. A Systems View of the Biology-Culture Divide*. Duke University Press, Durham in London.
- Pruetz J. D., Fulton S. J., Marchant L. F., Mc Grew W. C., Schiel M., Waller M. (2007): Arboreal Nesting as Anti-predator adaptation by savanna Chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in Southeastern Senegal. *American Journal of Primatology* 70: 1–9.
- Rapport N., Overing J. (2007): *Social and Cultural Anthropology. The Key Concepts* (Second Edition). Routledge, London in New York.
- Schick K. D., Toth N. (1993): *Making Silent Stones Speak. Human Evolution and the Dawn of Technology*. Weidenfeld & Nicholson, London.
- Tylor E. B. (1881): *Anthropology: an introduction to the study of man and civilization*. Appleton, New York.
- Vogrinc J. (2006): Pozdravljeni na planetu plevela! V: Crosby A. W. jr.: *Ekološki imperializem: 363–394*.
- Whiten A., Goodall J., McGrew W. C., Nishida T., Reynolds C., Sugiyama Y., Tutin C. E. G., Wrangham R. W., Boesch C. (1999): Cultures in Chimpanzees, *Nature* 399: 682–685.
- Wrangham R. W., McGrew W. C., Waal F. B. M., de Heltné P. (1994): *Chimpanzee Cultures*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.



Jože Vogrinc se je rodil 1953 v Celju. Po gimnaziji v Velenju je na Filozofski fakulteti Univerze v Ljubljani diplomiral iz filozofije in sociologije. Na Oddelku za sociologijo iste fakultete je 1993 doktoriral iz sociologije. Na Oddelku za sociologijo že vrsto let predava sociologijo kulture ter sociologijo medijev in komuniciranja. Je soustanovitelj Institutum studiorum humanitatis (ISH), Fakultete za podiplomski humanistični študij v Ljubljani, kjer je nekaj časa vodil Center za medijske študije, in knjižne zbirke prevodov humanistične in družboslovne teorije v slovenščino, *Studia humanitatis*, za katere je napisal vrsto spremnih študij. Od 2009/10 dalje v okviru bolonjskega programa razvija nov predmet, družbene spremembe in razvoj. V tem kontekstu preučuje teorije razvoja, evolucijo kulture in učlovečenje ter perspektive družbenega razvoja in družbene spremembe danes. Glavne objave v zvezi s temi problematikami so »Sociologija in socionomija« v: J. Vogrinc et al. (ur.), *Prestop – Spominski zbornik Iztoka Saksida - Saxa*, FF, Ljubljana, 2000, in spremni študiji k prevodoma »Pozdravljeni na planetu plevela!«, v: A. Crosby jr., *Ekološki imperializem*, SH, Ljubljana, 2006, in »Delitev dela v družbi pri Durkheimu in v sociologiji«, v: E. Durkheim, *Delitev dela v družbi*, SH, Ljubljana, 2009.

*Jože Vogrinc was born in 1953 in Celje. After the grammar school in Velenje he studied Philosophy and Sociology at the Faculty of Arts in Ljubljana. He got his PhD in Sociology in 1993. After that he has been teaching Sociology of culture and Sociology of media and communication at the same department. In 2009/10 he begins teaching a new subject, Social change and development. In this context he has been studying theories of evolution and development, evolution of culture and human evolution, and perspectives of social change and development today. His publications on these topics so far are only available in Slovene language and include an article on relationship between socionomy as a comparative study of animal societies and sociology, and the introductory studies to translations into Slovene of Ecological Imperialism by American historian A. Crosby jr. and The Division of Labour in Society by the classical French sociologist E. Durkheim.*

## Biološka izobrazba za 21. stoletje: izobraževanje nove generacije za družbo prihodnosti

### *Biological education for the 21<sup>st</sup> century: Educating the next generation for tomorrow's society*

**Derek Bell**

The Wellcome Trust (vodja izobraževanja), London, Velika Britanija; D.Bell@wellcome.ac.uk

**Izvleček:** Ob spreminjajočem se svetu in velikem napredku biološke znanosti si v članku zastavljam krovni vprašanji: *Kaj lahko biološko izobraževanje prispeva k splošni izobrazbi mladih v 21. stoletju? in Kako naj zasnujemo biološko izobraževanje, da bo ustrezalo prihodnjim potrebam družbe?* S poučevanjem o biologiji in skozi biologijo lahko prispevamo k splošni izobrazbi mladih, da se bodo uspešno učili ter postali samozavestne osebe in odgovorni državljani. Poleg tega predstavljam nekatere smernice za razvoj učnih načrtov za biologijo, pomen lastnih predstav mladih pri poučevanju in učenju ter ključno vlogo sprotnega preverjanja znanja. Za biološko izobraževanje v 21. stoletju so pomembni sodelovanje med različnimi sektorji (vlado, izobraževanjem, znanostjo in industrijo), razvoj ustvarjalnih pristopov k pedagogiki ter visoka pričakovanja o kakovosti in dosežkih učencev.

**Abstract:** Against the background of a changing world and major developments in biological sciences, this paper addresses two overarching questions: *What can biological education contribute to the general education of young people in 21st Century? and How might we approach biological education in order to meet the future demands of society?* It argues that, by teaching **about** and **through** biology, we can contribute to the general education of young people enabling them to become successful learners, confident individuals and responsible citizens. Furthermore it outlines some principles to guide the development of the biology curriculum, emphasises the importance of young peoples' own ideas in teaching and learning and highlights the key role of formative assessment. In considering biological education for 21st Century the paper emphasises: the need for different sectors (government, education, science and industry) to work together, the need to develop creative approaches to pedagogy and, importantly, the need to hold high expectations for quality and achievement.

### Uvod

Živimo v nenehno spreminjajočem se svetu. To dejstvo samo po sebi ni novo, vendar pa se hitrost spreminjanja vseh vidikov našega življenja – kulturnega in političnega, znanstvenega in tehnološkega, individualnega in globalnega – venomer povečuje. Ta svet se zelo razlikuje od tistega, v katerega so se rodili naši starši in stari starši. Celo v času našega življenja smo bili priča pomembnim spremembam tako v načinu življenja kot v okolju. Ena najbolj presentljivih stvari je morda to, da se vsi mnogo bolj zavedamo, kaj se dogaja v drugih krajih; kakšna ogromna raznolikost obstaja v svetu glede revščine, zdravja, blaginje in svobode. Vsi smo priča tudi eksponentnemu razširjanju našega skupnega znanja in razumevanja narave, njene zgodovine in kulture nas, ki bivamo v njej. Če se ozremo v prihodnost na svet, ki ga bodo podedovali naši otroci in vnuki, lahko pričakujemo nadaljnje spremembe, ki postavljajo nas, učitelje in družbo pred pomemben izziv: “Kako naj pripravimo mlade na njihovo prihodnost v tem raznolikem in hitro spreminjajočem se svetu?”

Menim, da bi se večina strinjala z dejstvom, da bo imelo izobraževanje velik vpliv in bi moralo biti v srčiki načrtovanja prihodnosti, ker bo le dobro razumevanje našega sveta omogočalo uspešen razvoj posameznikov in družbe, tako lokalno kot nacionalno in globalno. Z izobrazbo pridemo do boljšega razumevanja naše dediščine in kulture, kako narava in svet, ki ga je oblikoval človek, medsebojno delujeta ter kako lahko kot posamezniki živimo bolj učinkovito.

V zvezi s tem je bilo napisanih in spregovorjenih že mnogo besed, zato ne nameravam dodajati še svojega prispevka na filozofskem in splošnem nivoju, razen kot osvetlitev dejstva, da je potrebno gledati na biološko izobraževanje v 21. stoletju z upoštevanjem tega zelo širokega ozadja. Moram poudariti, da se veliko prevečkrat osredotočamo na “naše predmete” in izgubimo pogled na “veliko sliko”, in to v škodo mladih, ki jih poučujemo. V tem prispevku se bom osredotočil na dve osrednji vprašanji:

*Kaj lahko biološko izobraževanje prispeva k splošni izobrazbi mladih v 21. stoletju?*

in

*Kako naj zasnujemo biološko izobraževanje, da bo ustrezalo prihodnjim potrebam družbe?*

## Kaj lahko biološko izobraževanje prispeva k splošni izobrazbi mladih v 21. stoletju?

Od vseh predmetov, ki jih učijo v osnovnih in srednjih šolah, se je biologija – ali bolj natančno biološke znanosti (bioznanosti) – v zadnjih 50 letih verjetno najbolj dramatično spremenila. V tem času je kot veda napredovala od večinoma kvalitativne, opisne znanosti, do visoko kvantitativne in matematične v vseh njenih področjih. Pot od preprostega zavedanja o DNA kot glavnem genetskem materialu do določitve njene strukture in zaporedja človeškega genoma je najbrž eden najbolj izrazitih primerov, kako je napredovalo naše razumevanje biološkega sveta. Napredek je sprožil nova vprašanja, ki izzivajo naše razumevanje in zahtevajo od nas, da spremenimo ali zavrremo uveljavljene teorije.

Napredek v biologiji postaja vedno bolj odvisen od informacij in dokazov iz drugih disciplin znanosti, kot so fizika, kemija, geologija, psihologija in mnoge druge. V zameno je biologija prispevala k razumevanju v drugih disciplinah. Na kratko, zapomniti si moramo, ne le da delujemo v hitro spreminjajočem se svetu, temveč tudi v svetu, ki vedno bolj zahteva interdisciplinarne in multidisciplinarne pristope k reševanju problemov. To je predvsem opazno, ko se posvetimo glavnim izzivom, pred katerimi stoji današnji svet, kot so:

- nadzor vplivov sprememb v okolju in podnebnju,
- zagotavljanje zdravja in blagostanja (ekonomskega in socialnega) svetovne populacije,
- vzdrževanje biodiverzitete in trajnostne rabe virov in okolja,
- zagotavljanje zadostnih zalog hrane in vode v svetovnem merilu,
- varovanje globalne stabilnosti in miru.

Jasno je, da bodo imele biološke znanosti osrednjo vlogo v odgovarjanju na te izzive in iskanju rešitev na nastale probleme. Zato se zdi nujno, da bi imeli vsi mladi nekaj razumevanja glede teh vprašanj in njihove znanstvene podlage.

Razvoj v biologiji vpliva na mlade tudi na mnogo bolj osebni ravni v njihovem vsakodnevnem življenju. Na primer, boljše razumevanje biologije človeka jim omogoča, da boljše skrbijo za svoje zdravje in za zdravje svojih družin. V širšem pogledu lahko boljše razumevanje bioloških procesov prispeva k bolj informiranim odločitvam, na primer,

ali cepiti svoje otroke ali ne. Pomaga jim lahko izogniti se zavajanju s trditvami o “čudežnih zdravilih” ali “analizi DNA”, ki naj bi pozdravila določeno bolezen. Prav tako bodo imeli boljše izhodišče za razumevanje argumentov za uporabo in proti uporabi “gensko spremenjenih organizmov (GSO)” ali zarodnih celic v raziskavah. To je tako nadaljnja pot, po kateri lahko biologija prispeva k izobraževanju mladih ljudi.

Še več, biološka izobrazba prispeva k splošni izobrazbi mladih ne samo s specifičnim poučevanjem o biologiji, ampak tudi z učenjem **skozi biologijo** in tako pomagamo mladim postati:

- uspešni učenci, ki uživajo v učenju, napredovanju in dosežkih;
- samozavestni posamezniki, ki so sposobni živeti varno, zdravo in polno življenje;
- odgovorni državljani, ki pozitivno prispevajo k družbi (QCA, 2007).

Natančneje, skozi spoznavanje bioloških znanosti lahko mladi razširijo svoj razpon in uporabo jezika in matematičnih veščin na področja, ki jih ne srečajo pri študiju drugih predmetov. Znanstveni pristop, ki se uporablja v bioznanostih, jim lahko pomaga pri razumevanju pomena trdih dokazov, natančne interpretacije dokazov in potrebe po preverjanju predpostavk, testiranju hipotez in spreminjanju teorij v luči novih dokazov. Nadalje, učenje o in **skozi** biološke tematike spodbuja razmišljanje o njihovih vrednotah in odnosu do zadev, kot so spoštovanje življenja in drugih živih bitij, dileme, ki jih prinašajo nove tehnologije, predvsem v medicini, ter vpliv človekovega delovanja na okolje.

Brez spuščanja v nadaljnje podrobnosti bi rad pokazal, da bo imelo biološko izobraževanje pomembno vlogo v izobrazbi naslednje generacije za družbo prihodnosti. Glavni izziv pa je, kako lahko v polnosti izkoristimo potencial, ki nam ga nudijo bioznanosti, in povečamo vrednost, ki jo lahko dobimo skozi biološko izobraževanje. To nas pripelje k mojemu drugemu vprašanju.

## Kako naj zasnujemo biološko izobraževanje, da bo ustrezalo prihodnjim potrebam družbe?

Ko se lotimo tega vprašanja, se moramo zavedati, da je ta razprava glede biološke izobrazbe del širše skrbi glede znanstvene izobrazbe na splošno. Zdi se, da osredotočenje na naravoslovno izobrazbo, ki ga lahko opazimo v mnogih državah po svetu, izvira iz dveh ločenih, vendar povezanih razlogov. Prvi je trditev, da je (ali bo) znanstvenikov, tehnologov in inženirjev premalo, zato je ogrožena prihodnost ekonomije. V poročilu za britansko vlado je Sir Gareth Roberts (2002) to dejstvo nedvoumno predstavil, rekoč, da

“dostopnost visoko kakovostnih znanstvenikov in inženirjev ne sme ovirati prihodnjih raziskav in razvoja (R&R) in inovativnosti v Veliki Britaniji” ter “... uspeh R&R je kritično odvisen od dostopnosti in nadarjenosti znanstvenikov in inženirjev”.

Drugi razlog je osnovan na trditvi, da se vpliv znanosti na naše vsakodnevno življenje povečuje prek tehnološkega napredka in medijskega poročanja o kontroverznih temah. Za nas kot posameznike to lahko pomeni, da se lahko z zadovoljivim razumevanjem znanosti informirano odločamo na primer o hrani, ki jo jemo. Gledano iz širše perspektive, je opazen močan pritisk [britanske] vlade in drugih, ki spodbuja večje zavedanje in sodelovanje javnosti glede vloge znanosti v družbi. Znanost je del naše kulture in kot trdi britanska akademija znanosti, Royal Society (2004): “V odprti demokraciji si mora znanost prizadevati zagotoviti si široko sprejetost v družbi, da bi lahko uspešno delovala.”

Skrbno preučevanje znanstvenega izobraževanja v luči teh argumentov sproži celo vrsto vprašanj, vendar pa je osrednja dilema zgovorno izražena v *Beyond 2000: Science Education for the future* (1998), kjer je izpostavljeno, da ima “trenutni učni načrt (1998) poudarek na preteklosti iz sredine 20. stoletja in predstavlja znanost kot skupek znanja, ki ni ovrednoteno, je objektivno in odmaknjeno ... [in iz tega sledi] ... naraščajoče trenje med šolsko znanostjo in moderno znanostjo, kot jo predstavljajo mediji, ter med potrebami prihodnjih specialistov in potrebami mladih na splošno pri njihovem delu in kot informiranih državljanov”.

Osrednjo vlogo pri odgovoru na to dilemo imajo učni načrt sam (Kaj naj učimo?), sprejeta pedagogika (Kako naj učimo predmet?) in način ocenjevanja učinka (Kako vemo, kaj se učenci naučijo?).

### a) Kaj naj učimo?

Za Veliko Britanijo je delovna skupina, ki jo je sklicala *Biosciences Federation*, glede tega vprašanja oblikovala naslednja načela, ki bi jih morala sprejeti izobrazba v bioznanostih:

- *Izobraževanje v bioznanostih ne more potekati brez upoštevanja drugih področij znanosti.*
- *Izobraževanje v bioznanostih se mora približati potrebam različnih posameznikov in skupin učencev.*
- *Izobraževanje v bioznanostih mora biti nepretrgano od izkušenj v zgodnjem otroštvu do odrasle dobe.*
- *Izobraževanje v bioznanostih mora razviti primeren nivo veščin, tako znanstvenih kot splošnih, ki pomagajo študentom pri razvijanju lastnega razumevanja in strokovnega znanja, ter pri pozitivnem prispevanju k delu drugih.*

- *Izobraževanje v bioznanostih se mora spoprijeti s socialnimi in etičnimi posledicami, ki so posledica napredka v znanju, razumevanju in tehnologiji.*
- *Izobraževanje v bioznanostih mora učencem omogočiti dobro razumevanje glavnih idej v znanosti, poleg tega pa še poznavanje ključnih konceptov, ki oblikujejo strukturo in delovanje živih sistemov.*
- *Izobraževanje v bioznanostih temelji na navdušenih učiteljih, ki sledijo napredku in lahko popeljejo svoje učence do dobrega razumevanja področja* (Biosciences Federation, 2005).

Sam bi k seznamu dodal še eno vodilo:

*Izobraževanje v bioznanostih mora navduševati in spodbujati mlade k radovednosti, spoštovanju in občudovanju sveta, v katerem živijo.*

V razvoju učnega načrta tem vodilom ni lahko zadostiti in neizogibno se mora prilagajati tudi specifičnim lokalnim potrebam in okoliščinam. V učni načrt je tudi nemogoče in neprimerno vključevati vse posamezne vidike biologije, vendar se moramo vsi truditi vzdrževati ravnovesje med zahtevanimi veščinami (tako praktičnimi kot razumskimi) in znanjem. Natančneje, jasno mora biti, da razvoj veščin in napredek v razumevanju konceptov nista neodvisna; oba napredujeta v povezavi, tako da ko se vsak od njiju izboljšuje, postajata splošno strokovno znanje in poznavanje bioloških idej bolj prefinjena in cenjena. Brez spuščanja v podrobnosti posameznih veščin predlagam, da naj vsak učni načrt mladim omogoči:

- razumevanje in sprejetje znanstvenih metodologij;
- uporabo znanja in veščin pri različnih predmetih;
- uporabo znanja biologije v vsakodnevnem življenju;
- presoditi kakovost znanstvenih dokazov;
- razumeti in oblikovati lastno mnenje o znanstvenih temah v medijih;
- razpravljati o etičnih vprašanjih, ki izvirajo iz bioloških znanosti.

Vsak od nas bi lahko napisal seznam, kot je na primer v tabeli 1, kaj bi hoteli imeti v učnem načrtu, in predvidevam, da bi se v veliki meri strinjali, neizogibno pa bi naleteli tudi na razlike v ravnovesju med tem, kaj naj bo vključeno in kaj bi lahko izpustili. Zlasti pogoste so napetosti med “tradicionalnimi” vidiki biologije, npr. taksonomijo, in področji najmodernejših raziskav, npr. genomiko ali biotehnologijo. Popolno ignoriranje prvih in osredotočanje na zadnje bi bilo lahko zelo nevarno, ker so prav prvi podlaga, na kateri temelji razumevanje področij, ki so prišla v ospredje v zadnjem času. Predlagal bi, da moramo stremeti k temu, da oblikujemo učni načrt, ki bi omogočil mladim, glede na



njihove interese in zmožnosti, da zapustijo šolo z znanjem in razumevanjem vrste bioloških pojavov ter sposobnostjo postavljanja vprašanj in natančne interpretacije informacij, kar bi jim pomagalo vsaj razlikovati med miti, mnenji in dejstvi npr. v medijskih poročilih in poljudnih znanstvenih člankih o bioloških temah.

**Tabela 1:** Področja biološkega znanja, s katerimi naj bi se učenci spoznali na primernih stopnjah izobraževanja

|   |  |
|---|--|
| • Narava biologije                                  | • Okužbe in obramba proti boleznim         |
| • Molekule življenja                                | • Živčni sistem in vedenje                 |
| • Struktura in delovanje celic                      | • Dednost in genetika                      |
| • Biotehnologija in genske spremembe                | • Razmnoževanje, rast in razvoj            |
| • Kroženje energije in prehrana                     | • Ekologija in okolje                      |
| • Pridelava hrane                                   | • Biodiverziteta in taksonomija            |
| • Homeostaza in nadzor notranjega okolja organizmov | • Naravni izbor, umetni izbor in evolucija |

## b) Kako naj učimo predmet?

Ne glede na končno ravnovesje v določenem učnem načrtu je ključ do zanimanja mladih v uporabljenih pedagoških pristopih. Pravi izziv je v združevanju vseh različnih elementov, da pritegnemo učence k učenju. Ob opazovanju izurjenih učiteljev, kako sodelujejo z mladimi in delijo z njimi svoje znanje, zanimanje in navdušenje za predmet, se lahko zdi poučevanje nič težkega. To poudari pomen vloge učiteljev, kot trdita Osborne in Collins (2000):

*Dejansko glavni vir šolskega naravoslovja v svojem bistvu ni v opremi ali laboratorijih, ampak v dobro usposobljenih, navdušenih učiteljih, ki so pravično nagrajeni za svoje sposobnosti.*

Osborne in Collins (2000) skupaj z drugimi poudarjata tudi pomen razpona pristopov k poučevanju in potrebo po dopustitvi nekaj prožnosti v načinu, kako pritegniti mlade. V povezavi z biološkim izobraževanjem bi morali pedagoški pristopi vključevati:

- neposredno, lastnoročno izkušnjo z vrsto živih stvari;
- praktično raziskovanje, ki vključuje laboratorijske poskuse in raziskave na terenu, da učenci razvijejo določene metode, načrtovanje poskusov, interpretacijo podatkov in sposobnost postavljanja vprašanj in oblikovanja hipotez;

- obiskovanje vrste ustanov, vključno z muzeji in delovnimi mesti, kjer spoznajo uporabo bioloških znanosti in njihov prispevek k širši družbi in ekonomiji;
- razpravljanje o alternativnih interpretacijah dokazov in uporabo biološkega znanja in razumevanja v odnosu do etičnih, družbenih in kulturnih posledic, ki se pojavljajo;
- ustrezno uporabo informacijsko-komunikacijske tehnologije (IKT) za razširitev možnosti predstavitve, analize in interpretacije idej in podatkov.

Za doseganje teh ciljev brez dvoma potrebujemo učitelje z dobrim znanjem predmeta, treba pa je opozoriti na dve težavi. Prva je ta, da so zaradi hitrosti naraščanja biološkega znanja učitelji na vseh nivojih pod pritiskom, da sledijo novostim. To poudarja pomen stalnega strokovnega razvoja učiteljev, da lahko gredo v korak s ključnimi dognanji v biologiji. Nemogoče je pokriti vsa področja, vendar pa bi morali vsi učitelji ohraniti občutek o dinamični naravi predmeta in načinu nastajanja znanja. To jim pomaga obdržati lastno navdušenje za predmet, ki ga delijo s svojimi učenci. Čeprav večina strokovnega razvoja učiteljev vključuje udeležbo na izobraževanjih in konferencah ali branje revij v prostem času, je mogoče to združiti s poučevanjem učencev s pomočjo strokovnjakov na posameznih področjih biologije, ki pridejo v šolo in predavajo o določeni temi. Z drugimi besedami, tako se učitelj uči skupaj s svojimi učenci in izboljšuje svoje znanje.

Druga težava pa je, da imajo mladi ljudje že oblikovane lastne predstave in razlage pojavov, ki se lahko skladajo z znanstvenimi utemeljitvami ali pa se ne; to moramo upoštevati v našem poučevanju. Kot je pojasnil pokojni Ros Driver (1983):

*... v poučevanju in oblikovanju učnega načrta je enako pomembno upoštevati in razumeti lastne predstave otrok, kot podati jasno predstavitev uveljavljenih znanstvenih teorij.*

Že zelo mladi otroci imajo svoje predstave, ki jih moramo upoštevati, vendar pa razkritje teh predstav zahteva uporabo vrste tehnik, ki niso ogrožujoče za otroke. Še posebej učinkovito je, če jih prosimo, da narišejo risbo, kot je prikazana na sliki 1, kar nam da ne le neposreden uvid v otrokovo razmišljanje, ampak tudi osnovo za negrozeče pogovore, ko otroci razlagajo svoje slike učitelju in svojim prijateljem.

Ko dobimo vpogled v predstave otrok, lahko razvijemo pristope k poučevanju in aktivnosti, ki bodo gradile na njihovih predstavah ali pa jih izpodbijale, kjer je to potrebno, zato da pripravimo otroke k razmišljanju o konceptih in izboljšamo njihovo razumevanje preučevanega pojava. V celoti so te aktivnosti namenjene temu, da:

- omogočijo otrokom preizkušanje njihovih lastnih idej skozi praktične, lastnoročne aktivnosti in raziskovanje;
- spodbudijo posploševanje iz enega konteksta na drugega z izkušnjami in preučevanjem drugih primerov pojava, npr. iz izhlapevanja drugih tekočin kot vode na vsakodnevne primere, kot je sušenje barv;
- razpravljamo o besedah, ki jih otroci uporabljajo za opisovanje in razlaganje dogodkov, z vzajemnim raziskovanjem njihove uporabe besed in razumevanjem tako "znanstvenega" kot "neznanstvenega" jezika;
- razširimo razpon dostopnih dokazov za preizkušanje njihovih idej, pogosto z iskanjem načinov kako nevidno narediti vidno, na primer z uporabo modelov in simulacij;
- pomagamo otrokom predstaviti njihove ideje, jih razložiti in preizkušati ideje drugih.

Po mojem mnenju moramo uporabljati pedagogiko, ki vključuje majhne interakcije med učitelji in učenci in med učenci samimi, kar vodi v postopne premike v razumevanju, ki so v srcu poučevanja in učenja.



**Slika 1:** Odgovor otroka na vprašanje "Kaj misliš, da se zgodi s hrano v tvojem telesu?"

### c) Kako vemo, kaj se učenci naučijo?

Težko dovolj poudarim, kako moramo ceniti in spoštovati otroške predstave – ne le vprašati po njih in jih potem zavreči –, ker so te predstave osnovane na dokazih in izkušnjah, ki so dostopni mladim ljudem. V tem smislu lahko trdimo, da te predstave ne morejo biti "napačne". Žal mladi vse prevečkrat slišijo "To je narobe", zato ni čudno,

da se jim znanost zameri. Z uporabo pristopov, ki aktivno raziskujejo obstoječe predstave, dobimo osnovo za razumevanje, kaj učenci vedo. V osnovi takšni pristopi vključujejo proces sprotnega preverjanja znanja, katerega vrednost sta najbolje povzela Paul Black in Dylan William (1998), ko sta napisala:

*Obstajajo trdni dokazi, da je sprotno preverjanje znanja ključna značilnost dela v učilnici in njegov razvoj lahko zviša standard [pouka]. Ne poznamo nobenega drugega načina zviševanja standardov, za katerega bi našli tako dober primer na temelju dokazov o tako velikem napredku v učenju.*

Pomen sprotnega preverjanja znanja kot neločljivega dela poučevanja je pogosto zelo podcenjen zaradi zunanjih pritiskov za končno ocenjevanje znanja s testi in izpraševanji. Končno ocenjevanje ima svojo vlogo, vendar je njegova vrednost bolj povezana z zunanjim vrednotenjem kot s samim učenjem mladih. Izziv je najti pravo ravnovesje med obema načinoma ocenjevanja.

V prihodnosti moramo posvetiti več pozornosti sprotnemu preverjanju znanja, vendar to zahteva spremembo v poudarku pedagogike, da uporablja širši razpon metod, ki gradijo na obstoječem razumevanju in sposobnostih mladih ter omogočajo njim in njihovim učiteljem, da spoznavajo, kako se te spreminjajo. Ta informacija je potem uporabna v naslednji fazi učnega procesa in tako vzpostavi pozitivno povratno zanko, ki poveže tri elemente izobraževanja: učni načrt, pedagogiko in ocenjevanje.

### Nekaj sklepnih misli

Po mojem mnenju je v razvoju biološke izobrazbe v 21. stoletju mnogo osnov, iz katerih se lahko učimo in na njih gradimo. Zdaj je jasneje izraženo priznanje, da sta poučevanje in učenje kompleksna procesa, odvisna od sposobnosti učiteljev, da kar najbolje združijo svoje sposobnosti, znanje, razumevanje in izkušnje v dani situaciji. Kjer je to doseženo, velja da:

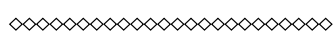
- je učenje osnovano na obstoječih predstavah in odzivih na nove izkušnje;
- so sposobnosti in postopki povezani v razvoju razumevanja konceptov;
- sta jezik in sporočanje idej pomembna v učnem procesu;
- so primerni konteksti ključen element v angažiranju učencev, tako s formalnimi kot z neformalnimi lastnimi izkušnjami;
- je sprotno preverjanje, vključno s samoocenjevanjem, kritičnega pomena za učenje in spodbujanje samozavesti učencev;

- se mora razmisliti "kaj" in "kako" so stvari naučene, razvijati še naprej.

Da bi zagotovili, da bioška izobrazba ustreza zahtevam prihodnjih generacij in odgovarja na tu zastavljena vprašanja, je nujno, da:

- delujemo povezano v vseh sektorjih in uporabimo strokovno znanje učiteljev, strokovnjakov za posamezna področja, politikov, gospodarstvenikov in mladih samih;
- razvijemo učni načrt, ki dovoljuje prožnost in ustvarjalnost na podlagi širokega razpona izkušenj, tako iz učilnice kot zunaj nje, s formalnim in neformalnim izobraževanjem;
- ohranimo visoka pričakovanja, tako da s spreminjanjem ravnovesja v učnem načrtu ne znižamo kakovosti ali zmanjšamo natančnosti.

Končno, začeti in končati moramo z našimi mladimi. Kot učitelji gradimo na njihovih idejah, interesih in sposobnostih, da razvijemo njihove spretnosti, znanje in razumevanje, s katerim potem ponesejo svoje razmišljanje in razmišljanje družbe naprej, da bi se spoprijeli z izzivi, ki nas vse, kot posameznike in družbo, čakajo v prihodnosti.



## Introduction

We live in an ever-changing world. This of itself is not new but the rate of change in all aspects of our lives – culturally and politically; scientifically and technologically; individually and globally – continues to increase. It is a very different world from that which our parents and grandparents were born into. Even in our lifetimes we have seen significant changes in lifestyles and the environment. Perhaps one of the most striking things is that we are now all much more aware of what is happening in other places; the immense diversity that exists in terms of poverty, health, prosperity and freedom across the world. We would also all recognise the exponential expansion in our collective knowledge and understanding of the natural world, its history and the cultures of those of us who live in it. If we look forward to the type of world that our children and grandchildren will inherit, we know there will be further changes which sets us, as teachers and as a society, a major challenge, "How do we prepare our young people for their future in such a rapidly changing and diverse world?"

Few people, I suggest, would disagree that "education" has a major contribution to make and should be at the heart of future planning because it is only by coming to understand our world better that we will be able to prosper as individuals and as a society, locally, nationally and globally.

Through education we come to understand better our heritage and culture, the way the natural and man-made worlds interact and how, as individuals, we can live our own lives more effectively.

Many words have been written and spoken on these issues and I do not intend to add to them at a highly philosophical and general level except to highlight the fact that in looking at biological education for the 21<sup>st</sup> Century we do so against this much wider background. Too often, I would argue, we focus in on 'our subject' and lose the 'big picture' to the detriment of the young people we are educating. In this paper I will address two over-arching questions:

*What can biological education contribute to the general education of young people in 21<sup>st</sup> Century?*

and

*How might we approach biological education in order to meet the future demands of society?*

## What can biological education contribute to the general education of young people in 21<sup>st</sup> Century?

Of all the subjects that are taught in schools and colleges biology, or perhaps more accurately the biological sciences (biosciences), has probably changed the most dramatically in the last 50 years or so. In that time as a discipline it has moved from being a predominately qualitative, even descriptive, area of study to one which is highly quantitative and mathematical across all aspects of the subject. The journey from simply being aware of DNA as the main genetic material to the determination of its structure and the sequencing of the human genome, is perhaps the most striking example of how our understanding of the biological world has moved on. Such advances have raised new questions, challenged our understanding and required us to modify or reject prevailing theories.

Developments in biology have come to rely more and more on information and evidence from other disciplines such as physics, chemistry, geology, psychology and many others. Conversely biology has contributed to the understanding of other disciplines. In short, we need to remember that not only are we working in a rapidly changing world but we are also working in a world which increasingly requires interdisciplinary and multidisciplinary approaches to solve problems. This is particularly seen when we look at the major challenges which the world faces today namely,

- managing the impacts of environmental and climate change;
- ensuring the health and well-being (economic and social) of the world's populations;

- maintaining biodiversity and the sustainability of resources and the environment;
- providing adequate food and water supplies worldwide;
- securing global stability and peace.

It is very clear that the biological sciences have a major role to play in contributing to these issues and finding solutions to the problems raised. Therefore it would seem essential that all young people should have some understanding of the issues and the science behind them.

Developments in biology also impact on young people in a much more personal manner in their everyday lives. For example a better understanding of human biology should enable them to take greater care of their own health and that of their families. More widely a better understanding of biological processes can contribute to more informed decision-making about, for example, whether to have their own children vaccinated or not. It can also help to avoid them being misled by claims of ‘wonder-drugs’ or ‘DNA analysis’ that will cure a particular illness. Similarly they will be better placed to understand claims for and against the use of “genetically modified (GM)” organisms or the use of Stem Cells in research. This is therefore a further way in which biology can contribute to the general education of young people.

Furthermore, biological education contributes to the general education of young people not just by specifically teaching them **about** biology but, by teaching them **through** biology, we contribute to helping young people become:

- successful learners who enjoy learning, make progress and achieve;
- confident individuals who are able to live safe, healthy and fulfilling lives;
- responsible citizens who make a positive contribution to society. (QCA 2007)

More specifically through studying biological sciences young people are able to extend their range and use of language and mathematical skills in areas that they do not experience through studying other subjects. The scientific approaches used in biosciences also help young people develop an understanding of the importance of sound evidence, rigorous interpretation of that evidence and the need to challenge assumptions, test hypotheses and modify theories in the light of new evidence. Furthermore, learning **about** and **through** biological topics challenges their values and attitudes in relation to such matters as the respect for life and other living things, the dilemmas that new technologies, particularly those in medicine raise, and the impact of human activities on the environment.

Without going into further detail, I would argue that biological education has a major contribution to make in educating the next generation for tomorrow’s society. However the key challenge is how can we maximise the potential offered by the biosciences and increase the value that can be gained through biological education. This brings me on to my second question.

### How might we approach biological education in order to meet the future demands of society?

In addressing this question we should note that this discussion in relation to biological education is part of a wider concern around science education more generally. The focus on science education which is found in many countries across the world appears to have arisen from two separate, yet linked, lines of argument. The first is the claim that there is (or is going to be) a shortage of scientists, technologists and engineers and therefore the future of the economy is at risk. In his report for the UK governments, Sir Gareth Roberts (2002) put this more positively when he said, ‘the supply of high quality scientists and engineers should not constrain the UK’s future research and development (R&D) and innovation performance.’ and ‘..the success of R&D is critically dependent upon the availability and talent of scientists and engineers.’

The second line of argument is based on the claim that science has an increasing impact on our everyday lives through technological advances and media coverage of controversial subjects. For us as individuals it might mean having sufficient understanding of science in order to make informed decisions, for example about the types of food we eat. From a wider perspective there is a strong drive from Government and others to encourage greater public awareness and understanding of, and engagement with, the role of science in society. Science is part of our culture and as the Royal Society (2004) argued ‘In an open democracy, scientific endeavour has to secure broad-based social acceptance if it is to flourish.’

Scrutinising science education against these claims begs a whole series of questions but the central dilemma was eloquently set out in *Beyond 2000: Science Education for the future* (1998) when it argued that ‘the current [1998] curriculum retains its past, mid-twentieth-century emphasis, presenting science as a body of knowledge which is value free, objective and detached ....[and results in] .... a growing tension between school science and contemporary science as portrayed in the media, between the needs of future specialists and the needs of young people in the work place and as informed citizens.’

Central to addressing this dilemma lies the curriculum itself (What should we be teaching?), the pedagogy adopted (How should we teach the subject?) and the way in which it is assessed (How do we know if pupils are learning?).

### What should we be teaching?

In considering this question in a UK context a working group convened by the Biosciences Federation, argued that bioscience education should embrace the following principles:

- *Bioscience education cannot be undertaken without due regard for the other disciplines of science.*
- *Bioscience education must meet the needs of different individuals and groups of students.*
- *Bioscience education should be seen as a continuum from the experiences of young children through to adulthood.*
- *Bioscience education must develop appropriate levels of skills, both scientific and generic, which enable students to develop their own understanding and expertise and make a positive contribution to the work of others.*
- *Bioscience education must engage with social and ethical implications that result from advances in knowledge, understanding and technology.*
- *Bioscience education should provide students with an appreciation of the major ideas of science in addition to the key concepts that underpin the structure and function of living systems.*
- *Bioscience education depends on enthusiastic teachers who are up to date and able to engage their students in developing an appreciation of the discipline.* (Biosciences Federation, 2005)

I would add one further principle that,

*Bioscience education should enthuse and engage young people with curiosity, awe and wonder of the world in which they live.*

Meeting such a set of principles in developing a curriculum is not easy and must inevitably reflect the specific local needs and circumstances. It is impossible and inappropriate to include every single aspect of biology in any curriculum but all should endeavour to maintain a balance between the skills (both practical and thinking) and knowledge that are specified. In particular there must be a clear recognition that the development of skills and the increasing of conceptual understanding are not independent; they interact so that as each improves so the overall expertise and appreciation of the biological ideas becomes more sophisticated and valued. Without going into detail of the specific skills I would suggest that any curriculum should enable young people to:

- understand and adopt scientific methodologies;
- apply knowledge and skills across subjects;
- apply biology to everyday life;
- make judgements about the quality of scientific evidence;
- make sense of, and form opinions about, science issues in the media;
- discuss ethical issues arising from biological science.

We could all write a list, see Table 1 as an example, of what we might want in a curriculum and I would predict there would be a great deal of agreement but inevitably there would be some differences around the balance of what should be included and what would be left out. In particular there is often a tension between what might be described as the 'traditional' aspects of biology e.g. taxonomy and the areas of current leading edge research e.g. genomics or biotechnology. Indeed completely ignoring the former in favour of the latter would be very dangerous because it is those very areas of the subject that provide many of the 'building blocks' on which the understanding of the areas which have come to the fore more recently is based. I would suggest, however, that we should endeavour to provide a curriculum that would enable young people, according to their interests and aptitudes, to leave school or college with knowledge and understanding of a range of biological phenomena and an ability to ask questions and interpret information in a rigorous manner in order to help them, at the very least, differentiate between myth, opinion, and fact in, for example, media reports and popular scientific articles about biological topics.

**Table 1:** Areas of biological knowledge with which students should become familiar at a level appropriate to their stage of education.

|  |   |
|--|---|
| • The nature of biology                    | • Infection and defence against disease                 |
| • The chemicals of life                    | • The nervous system and behaviour                      |
| • The structure and function of cells      | • Heredity and genetics                                 |
| • Biotechnology and genetic modification   | • Reproduction, growth and development                  |
| • Energy transfer and nutrition            | • Ecology and the environment                           |
| • Food production                          | • Biodiversity and taxonomy                             |
| • Homeostasis and control within organisms | • Natural selection, artificial selection and evolution |

### How should we teach the subject?

Regardless of the final balance that is agreed within a defined curriculum, the key to gaining the interest of young people is in the pedagogical approaches that are adopted. The real challenge is bringing all the different elements together to engage pupils in learning. Watching accomplished teachers interacting with young people and sharing their knowledge, interest and enthusiasm for a subject makes teaching and learning look easy. This highlights the importance of the teacher's role and the fact that, as Osborne and Collins (2000) argued,

*In essence, school science's most valuable resource is not its equipment or its laboratories but a cadre of well-qualified, enthusiastic teachers who are justly remunerated for their skills.*

Osborne and Collins (2000) along with others have also emphasised the importance of the need for a range of approaches to teaching and the need to allow for some flexibility in how we attempt to engage young people. In relation to biological education pedagogical approaches should include:

- *direct, first hand experience of a range of living things;*
- *practical investigations to include laboratory experiments and fieldwork studies to develop specific techniques, experimental design, interpretation of data and the ability to raise questions and formulate hypotheses;*
- *visits to a range of organisations including museums and workplaces to experience applications of biological sciences and its contribution to the wider society and the economy;*
- *discussions of alternative interpretations of evidence as well as the use of biological knowledge and understanding in relation to the ethical, social and cultural implications that arise;*
- *appropriate use of information and communications technology (ICT) to extend the ways in which ideas and data are presented, analysed and interpreted.*

In order to achieve this there is no doubt that teachers with good subject knowledge are essential but there are two issues that need to be noted. The first is that given the rate at which biological knowledge has increased teachers at all levels are under pressure to keep up to date. This underlines the importance of continuing professional development (CPD) for teachers enabling them to keep abreast of key developments in biology. It is not possible to cover everything but all teachers need to retain a sense of the dynamic nature of the subject and the way in which knowledge is generated. This helps them to keep their own enthusiasm

for the subject which they share with their students. Although much professional development will involve teachers attending courses and conferences or reading journals in their own time, it is possible to combine it with teaching students by using experts on particular aspects of biology to come into school and talk on a particular topic. In other words the teacher is learning with their students and so enhancing their own knowledge.

The second issue to note is that young people have their own ideas and explanations of phenomena which may or may not agree with the scientific reasons; we need to take account of this in our teaching. As the late Ros Driver (1983) explained,

*...it is as important in teaching and curriculum development to consider and understand children's own ideas as it is to give a clear presentation of the conventional scientific theories.*

Even very young children have their ideas which we need to take into account but finding out these ideas requires using a range of techniques which are non-threatening to the children. Asking them to draw pictures, such as that shown in Figure 1, is particularly effective providing not only a direct insight into the child's thinking but also the basis for non-threatening conversations as children explain their drawings to their teacher and their friends.

Having gained such insights into children's ideas we can devise teaching approaches and activities that will build on and, where necessary, challenge their ideas in order to get the children to think about the concepts and improve their understanding of the phenomena under investigation. In overall terms such activities set out to:

- enable children to test their own ideas through practical hands-on activities and investigations;
- encourage generalization from one context to another by experiencing and considering other instances of phenomena e.g. evaporation of liquids other than water to everyday situations such as paint drying;
- discuss the words children use to describe and explain events by exploring with them their use and understanding of both 'scientific and 'non-scientific' language;
- extend the range of evidence available to test their ideas often trying to find ways of making the invisible visible, through the use, for example, of models and simulations;
- help children to communicate their ideas, allowing them to explain and challenge each others ideas.

To my mind we need to use pedagogies which incorporate small interactions between teachers and learners and between learners themselves that bring about the incremental

shifts in understanding that are at the heart of teaching and learning.



**Figure 1:** A child's response to the question, "What do you think happens to the food inside your body?"

### How do we know if students are learning?

I cannot overemphasise how much we need to value and respect children's ideas – not ask for them and then dismiss them – because the ideas are based on the evidence and experience young people have to hand. In that sense it can be argued that such ideas are not 'wrong'. Unfortunately, all too often young people are told 'that is wrong' so it is no wonder that they start to get 'turned off' by science. Using approaches which actively explore pre-existing ideas provide a starting point for our understanding of what students know. In essence such approaches encompass the process of formative assessment the value of which was best summarised by Paul Black and Dylan Wiliam (1998) when they wrote,

*There is a body of firm evidence that formative assessment is an essential feature of classroom work and that development of it can raise standards. We know of no other way of raising standards for which such a strong prima facie case can be made on the basis of evidence of such large learning gains.*

The importance of formative assessment as an integral part of teaching is often undervalued largely because of the external pressures for summative assessment through tests and examinations. Summative assessment has a role but its value is more related to external accountabilities than to the learning of young people. The challenge is to find the right balance between the two forms of assessment.

Looking to the future we need to give more attention to the formative assessment but doing so requires a change in emphasis in pedagogy using a wider range of techniques that build on young people's existing understanding and skills and enable them, and their teachers, to recognise how these have changed. This information can then inform the next stage of the teaching and learning process thereby establishing a feedback loop which brings together the three elements of education – curriculum, pedagogy and assessment.

### Some final reflections

In developing biological education in the 21st Century, I would suggest that there is much for us to learn from and build on. There is now a greater explicit recognition that teaching and learning are complex processes dependent on teachers being able to bring together their skills, knowledge, understanding and experience to best effect in a given situation. Where this is most effective there is an acknowledgement that:

- learning is based on existing ideas and responses to new experiences;
- skills and processes are integral to developing conceptual understanding;
- language and communication of ideas are important in the learning process;
- appropriate contexts are an essential element in engaging students through first-hand experiences, both formal and informal;
- formative assessment including self-assessment is critical to learning and the building of confidence in students;
- reflection on "what" and "how" things are learnt needs to be developed further.

If we are to ensure that biological education meets the needs of future generations and address the issues I have raised then there is an imperative that we:

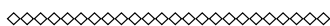
- work together across all sectors and draw on the expertise of teachers, subject specialists, politicians, industrialists and the young people themselves;
- build a curriculum which allows for flexibility and creativity drawing on a wide range of experiences both inside and outside the classroom through both formal and informal education;
- keep expectations high recognising that shifting the balance of the curriculum should not result in a decrease in quality or a reduction in rigor.

Finally we must start and end with our young people. As teachers we build on their ideas, interests and capabilities in order to develop their skills, knowledge and understanding with which they in turn can take their own and society's thinking forward in order to tackle the challenges that we all, individually and collectively, face in the future.

**REFERENCES**

Black P., Wiliam D. (1998): *Inside the Black Box: raising standards through classroom assessment*. King's College London, School of Education, London.  
 Biosciences Federation (2005): *Enthusing the next generation: a report on the bioscience curriculum*. <http://www.bsfc.ac.uk/responses/Enthusing.pdf> (24 June 2009).

Driver R. (1983): *The Pupil as Scientist*. Open University Press, Milton Keynes, UK.  
 Millar R., Osborne J. (eds.) (1998): *Beyond 2000: Science Education for the future*. King's College London, School of Education, London.  
 Osborne J., Collins S. (2000): *Pupils' and Parents' views of the school science curriculum*. King's College London, School of Education, London.  
 Qualifications and Curriculum Authority (QCA) (2007): *The National Curriculum*. <http://www.curriculum.qca.org.uk>.  
 Roberts G. (2002): *SET for Success: the supply of people with science, technology, engineering and mathematics skills*. HM Treasury. [www.hm-treasury.gov.uk](http://www.hm-treasury.gov.uk).  
 The Royal Society (2004): *Response to the Treasury's consultation Science and innovation: working towards a ten-year investment framework*. The Royal Society Policy Document 11/04. [www.royalsoc.ac.uk](http://www.royalsoc.ac.uk)



Profesor Derek Bell je vodja izobraževanja pri organizaciji Wellcome Trust. Ima obširne izkušnje ne le iz poučevanja in učenja naravoslovja, ampak tudi iz širšega področja izobraževanja, vključno z izobraževanjem učiteljev, visokošolskim izobraževanjem, predmetnim vodenjem v šolah, raziskovalnim delom, vodenjem projektov in razvojem mrež. Šest let in pol je bil izvršni direktor organizacije Association for Science Education, poučeval je na šolah in na visokih šolah. Udeležen je bil v raziskavah o razvoju izobraževanja naravoslovja, vključno s koordiniranjem velikega projekta o učnih načrtih. Poleg tega je sodeloval v več posvetovanjih v Veliki Britaniji in v tujini. Med letoma 2002 in 2004 je bil predsednik odbora za nagrade pri organizaciji Wellcome Trust. Bil je tudi član Board of the Science Council, trenutno pa je član Engineering Technology Board (ETB) in STEMNET. V juliju 2007 je dobil priznanje organizacije College of Teachers za poučevanje.

*Professor Derek Bell is Head of Education at The Wellcome Trust and has extensive experience not only of teaching and learning in science but also of the wider range of education issues including teacher education, higher education, subject leadership in schools, research, project management and network development. He was Chief Executive of the Association for Science Education for six and a half years, has taught in schools and higher education institutions and been involved in science education research and development including the coordination of a major curriculum project. In addition he has undertaken a wide range of consultancies in the UK and overseas and been a member of several advisory / expert panels including the STEM High Level Strategy Group, National Co-ordinators Group for the National Network of Science Learning Centres, the WISE National Co-ordinating Committee and the Astra-Zeneca Science Education Forum. From 2002 -2004 Derek was Chair of the Wellcome Trust Society Awards Panel. He was a member of the Board of the Science Council and currently is a board member of the Engineering Technology Board (ETB) and STEMNET. He was awarded his professorship by the College of Teachers in July 2007.*



## Evulucija kot osrednji koncept pri pouku biologije *Evolution as the central concept in biology education*

**Barbara Vilhar**

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo, (*University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology*), Večna pot 111, 1000 Ljubljana; barbara.vilhar@bf.uni-lj.si

**Izveleček:** Evulucija ima osrednje mesto v sodobni biološki znanosti, saj predstavlja ključ za razumevanje delovanja živih sistemov. Evulucija pridobiva osrednje mesto tudi pri pouku biologije kot koncept, ki razumevanje različnih tem biologije povezuje v celoto. Pri pouku lahko uporabimo galapaške želve kot primer, ki prikazuje osrednji pomen evulucije za razumevanje biologije. Na različnih Galapaških otokih živijo različne podvrste galapaške želve. O njih je pisal že Charles Darwin, zato imajo v biologiji zgodovinski pomen, podobno kot »Darwinovi« ščinkavci. Sodobni znanstveniki preučujejo sorodstvena razmerja med podvrstami galapaških želv s pomočjo genetskih analiz. Povezavo med galapaškimi želvami in galapaškimi kaktusi lahko predstavimo kot primer koevolucije. Galapaške želve imajo fiziološke prilagoditve, ki jim omogočajo preživetje v zelo sušnih razmerah. Galapaške želve tudi dobro prikazujejo posledice človekovih posegov v ekosisteme, saj je človek želve na eni strani množično pobijal za prehrano, na drugi strani pa tudi dodatno ogrozil njihov obstoj z vnosom novih vrst na otoke.

**Abstract:** In modern life science, evolution is the key to understanding living systems. Gradually, evolution is gaining a more central position also in biological education, as the concept that links different topics in biology into a network of knowledge. To illustrate this principle, the Galápagos tortoise can be used in biology lessons as a case study. Different subspecies of the Galápagos tortoise live on different Galápagos islands. Although »Darwin's« finches are more widely known, Charles Darwin also wrote about the Galápagos tortoises, hence they are important for the history of biology. Modern scientists study evolutionary relationships among the subspecies of the Galápagos tortoise using genetic analysis. In addition, the relationship between Galápagos tortoise and the *Opuntia* cacti is an example of coevolution. The Galápagos tortoise has physiological adaptations for survival in extremely dry conditions. Finally, the case of the Galápagos tortoise demonstrates the influence of human activities on ecosystems. Populations of the tortoise fell dramatically because of hunting and the introduction of predators and grazers by humans since the seventeenth century.

### Umestitev evulucije v pouk biologije

Letos praznujemo 150. obletnico izida knjige Charlesa Darwina *O izvoru vrst z naravnim izborom*. Darwin je svojo evulucijsko teorijo podprl z mnogimi podatki, ki jih je zbral tako na temelju objavljenih raziskav drugih znanstvenikov kot lastnih opažanj. V preteklem stoletju in pol so biologi zbrali veliko dodatnih dokazov, ki podpirajo Darwinovo evulucijsko teorijo in jo dopolnjujejo z novimi odkritji o mehanizmih evulucije, na primer z molekulskimi mehanizmi dedovanja. Evulucijska teorija je v tem času postala osrednji biološki koncept, ki razlaga tako temeljno enotnost kot izjemno raznolikost organizmov, ki so v preteklosti živeli in danes živijo na našem planetu. Osrednji pomen evulucije za razumevanje delovanja živih sistemov opisuje znameniti citat ameriškega evulucijskega biologa ukrajinskega porekla Theodosiusa Dobzhanskega (1973)

iz članka, ki je bil namenjen učiteljem biologije: »Nič v biologiji nima smisla, razen v luči evulucije.«

Opisani premiki v biološki znanosti se prelivajo tudi v način poučevanja biologije v šoli. Evulucija postopno pridobiva osrednjo povezovalno vlogo v učnih načrtih in v učbenikih. Tako so, denimo, v Veliki Britaniji v šolskem letu 2008/09 začeli izvajati nov srednješolski učni načrt, v katerem je pogled na celotno biologijo prikazan skozi evulucijo (University of Cambridge International Examinations, 2008): »*Biologija temelji na mnogih desetletjih raziskovanja, hkrati pa je v vznemirljivem položaju, da se je v zadnjih 20 letih razvijala hitreje kot kadar koli prej v zgodovini. Tudi nova področja biologije, kot so molekulska genetika, biotehnologija, imunologija in biološki vidiki nanotehnologije, temeljijo na evulucijski paradigmi, ki jo je v 19. stoletju postavil Charles Darwin. /.../ Od dijakov*

*pričakujemo, da znajo biološke teme postaviti v evlucijski kontekst, ki je tudi osnovno ogrodje učnega načrta.»*

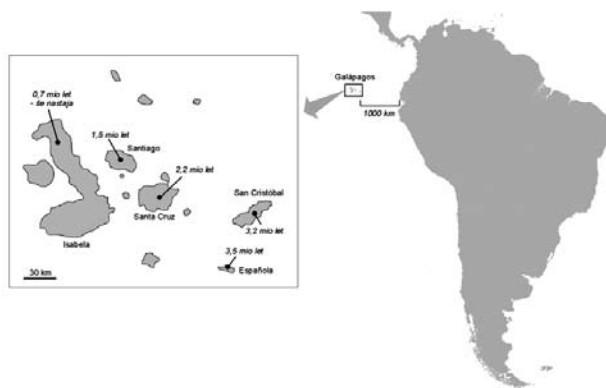
V Sloveniji je bila evolucija dobro zastopana pri pouku biologije v osemletni osnovni šoli, kjer je bil celotni 8. razred posvečen »razvojnemu nauku«, ki ga bolj sodobno imenujemo evlucijska teorija. Ob prehodu na devetletko pa je bila evolucija skorajda povsem izpuščena iz učnih načrtov, verjetno tudi zaradi občutnega zmanjšanja števila ur biologije na račun uvedbe predmeta naravoslovje (Verčkovnik in sod., 1998a in 1998b; Zupan in sod., 1998). V učnih načrtih za osnovno šolo, ki so nastali med zadnjo prenovi, je sicer predvidena povrnitev ustreznega mesta evolucije v devetletki (Vilhar in sod., 2008b in 2008c), vendar ti učni načrti zaenkrat žal niso bili vpeljani v šolo. Pač pa se je v šolskem letu 2008/09 začelo izvajanje pouka biologije v gimnazijah po prenovljenih učnih načrtih (Vilhar in sod., 2008d in 2008e), v katerih ima evolucija bolj poudarjeno mesto kot v prejšnjih učnih načrtih (Ministrstvo za šolstvo in šport, 1998).

Poučevanje evolucije v šoli je povezano z mnogimi problemi, med drugim tudi s trdovratnimi napačnimi predstavami učencev (Anderson in sod., 2002; Vilhar, 2008a). Vendar pa se v nadaljevanju ne bomo ukvarjali s splošnimi problemi poučevanja evolucije, ampak si bomo ogledali konkreten primer, ki ga je mogoče uporabiti pri pouku v šoli. Verjetno so najbolj znamenit primer nastanka novih vrst na geografsko ločenih območjih »Darwinovi« ščinkavci. Toda tokrat ne bomo govorili o vrstah »Darwinovih« ščinkavcev, ampak o podvrstah »Darwinovih« želv, ki prav tako kot ščinkavci živijo na Galapaških otokih. Seveda je izbor teme povezan tudi s praznovanjem Darwinovega leta 2009.

### »Darwinove« želve kot primer povezovanja različnih bioloških tem

Galapaške želve lahko pri pouku uporabimo za povezovanje različnih tem skozi perspektivo evolucije. Te želve imajo v biologiji zgodovinski pomen, saj razlike med želvami na različnih Galapaških otokih sodijo med tista Darwinova opažanja, ki so ga spodbudila k razmišljanju o mehanizmih evolucije. Hkrati pa lahko galapaške želve povežemo tudi s sodobnimi biološkimi temami, med drugim z molekulsko evolucijo, katere osnove morajo dijaki spoznati (Moore, 2008), in varstvom narave.

Ladja Beagle z mladim naravoslovcem Charlesom Darwinom na krovu je pristala na Galapaških otokih 15. septembra 1835. Otočje, ki je vulkanskega izvora, obsega 7800 km<sup>2</sup> kopnega na 45 000 km<sup>2</sup> oceana. Sestavlja ga 19 glavnih otokov in 107 majhnih otočkov in skal. Od južnoameriške obale je oddajeno 1000 km (slika 1).



**Slika 1:** Galapaški otoki. Na sliki je označena starost nekaterih otokov.

Darwinu so na otočju med drugim očarale velikanske želve. Zapisal je (Darwin, 1845): »*Prebivalci pravijo, da lahko razlikujejo želve, ki prihajajo z različnih otokov; in da se ne razlikujejo samo po velikosti, ampak tudi po drugih značilnostih. Kapitan Porter je opisal, da imajo tiste z otoka Floreana in s temu bližnjega otoka Española oklepe spredaj debele in obrnjene navzgor kot špansko sedlo, medtem ko so želve z otoka Santiago bolj okrogle, bolj črne in kuhane boljšega okusa.*« (Opomba: V prevodu so uporabljena španska imena otokov, medtem ko je Darwin za omenjene tri otoke uporabil njihova angleška imena Charles, Hood in James). Zgodnje španske raziskovalce je oblika oklepa nekaterih želv spominjala na sedlo, ki so ga imenovali »galapago« – po tem je otočje dobilo špansko ime.

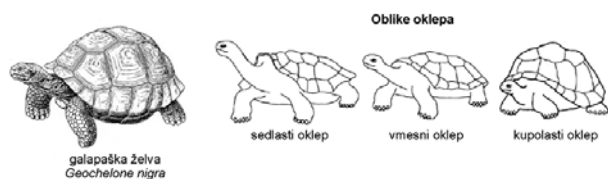
### Značilnosti galapaške želve

Galapaška želva (*Geochelone nigra*), ki je endemit Galapaških otokov, je največja danes živeča kopenska želva. Odrasli osebki so lahko dolgi do 1,5 m in lahko tehtajo do 400 kg. Vrsta je zelo dolgoživa; v naravi lahko osebki dočakajo starost 100 do 150 let, v ujetništvu pa še nekaj desetletij več. Kadar je želva ogrožena, potegne glavo, vrat in prednje noge v oklep. Trde luske na vpotegnjenih nogah ji nudijo dodatno zaščito.

Galapaška želva je rastlinojed. Prehranjuje se predvsem s kaktusi, travo, listi različnih rastlin in plodovi. V sušnih razmerah je rastlinska hrana, predvsem kaktusi, zanjo tudi glavni vir vode.

Razlike med želvami z različnih Galapaških otokov so tako velike, da znanstveniki vrsto *Geochelone nigra* delijo na več podvrst. Dobro opazna razlika med želvami je oblika njihovega oklepa, ki je lahko sedlasta, kupolasta ali vmesna (slika 2). Želve s sedlastim oklepom imajo dolg vrat in dolge noge. Glavo lahko dvignejo precej visoko, kar jim omogoča tudi dvignjeni sprednji del oklepa. Želve s kupolastim oklepom imajo krajše vratove in kratke noge,

pri dvigovanju glave pa jih ovira nizek prednji del oklepa. Na nekaterih otokih živijo želve z vmesno obliko oklepa.



Slika 2: Oblike oklepa galapaške želve

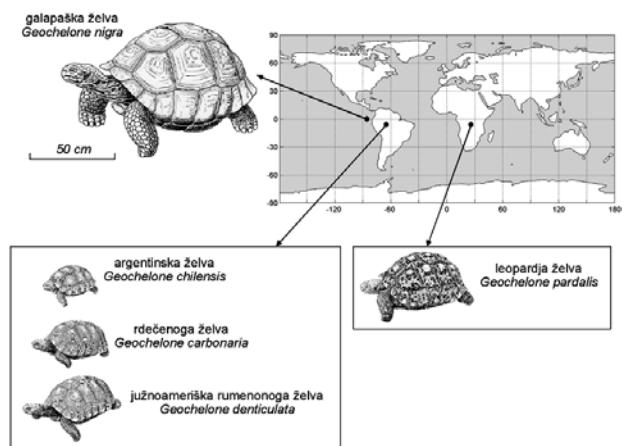
### Raziskovanje evlucijskih razmerij med želvami na temelju primerjave DNA

Morfološke razlike med želvami z različnih otokov sodijo med tista ključna Drawinova opažanja, ki so ga kasneje vodila do oblikovanja evlucijske teorije. Vendar pa do nedavna ni bilo znano, kako je potekala naselitev želv na otočju in kakšna so evlucijska sorodstvena razmerja med želvami z različnih otokov.

S temi vprašanji se zadnje desetletje ukvarja skupina znanstvenikov iz ZDA, Italije in Ekvadorja pod vodstvom biologinje Adalgise Caccone. Sorodstvena razmerja med galapaškimi želvami so raziskali s primerjavo zaporedja nukleotidov v njihovi mitohondrijski DNA. V raziskavo so poleg galapaških želv z različnih otokov vključili tudi vse tri vrste želv iz rodu *Geochelone*, ki danes živijo na južnoameriški celini (*Geochelone chilensis*, *Geochelone carbonaria*, *Geochelone denticulata*), in eno afriško vrsto iz istega rodu, *Geochelone pardalis* (Caccone in sod., 1999 in 2002). Vse omenjene vrste želv so prikazane na sliki 3, podatki o petih otokih, vključenih v evlucijsko analizo galapaških želv, pa v tabeli 1.

Genetska analiza je pokazala, da je najbližji evlucijski sorodnik galapaške želve najmanjša od treh južnoameriških želv, argentinska želva (*Geochelone chilensis*; slika 4 A). Z dodatnimi analizami zbranih genetskih podatkov so znanstveniki ugotovili, da se je skupni prednik galapaških želv verjetno naselil na otočju pred 2 do 3 milijoni let, kar

je skladno s starostjo otokov (slika 1 in tabela 1; Caccone in sod., 1999). Galapaške želve imajo veliko maščobnih tkiv in so lažje od vode, zato na vodi plavajo, pri čemer glavo držijo nad vodo. Na takšen način lahko z oceanskimi tokovi pasivno prepotujejo velike razdalje in domnevno je tako njihov skupni prednik pripotoval do Galapaških otokov z južnoameriške celine.



Slika 3: Različne vrste rodu *Geochelone*. Poleg galapaške vrste so prikazane tri vrste z južnoameriške celine in ena afriška vrsta. Vrste so prikazane v pravilnem velikostnem razmerju. Te vrste so bile vključene v evlucijsko analizo (glej sliko 4).

Znanstveniki so na temelju genetskih analiz rekonstruirali tudi verjetno pot poselitve Galapaških otokov (slika 4 B). Pri tem so upoštevali evlucijsko sorodnost podvrst galapaške želve z različnih otokov (slika 4 A). Njihova rekonstrukcija poti poselitve se sklada s prevladujočimi oceanskimi tokovi, ki na otočju tečejo v severozahodni smeri (Caccone in sod., 2002).

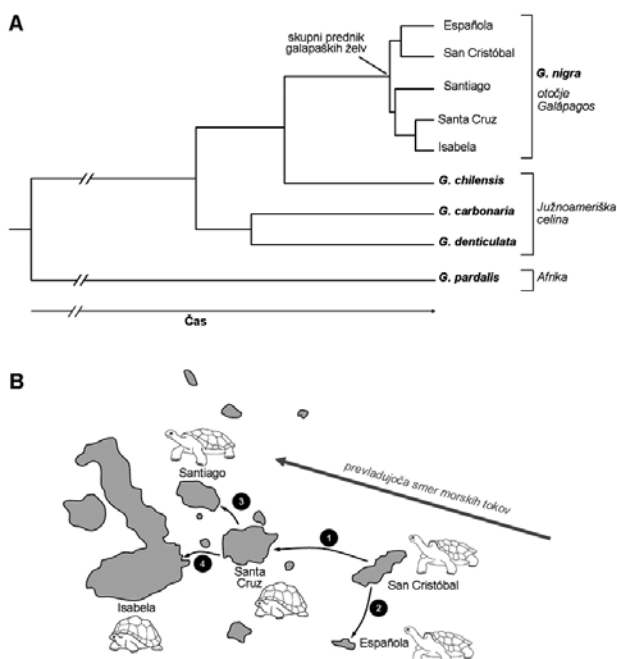
Evlucijski liniji argentinske in galapaške želve sta se ločili pred 10 do 6 milijoni let. Verjetno je ta ločitev potekala že na južnoameriški celini, saj so tam našli fosile orjaških želv, poleg tega pa je veliko telo potrebno za dolgo potovanje z morskimi tokovi (Caccone in sod., 1999).

Tabela 1: Podatki o štirih Galapaških otokih in podvrstah galapaških želv, ki živijo na njih. Podatki o želvah iz Caccone in sod., 2002. Podatki o velikosti populacij želv opisujejo stanje v sedemdesetih letih 20. stoletja.

| Otok          | Velikost otoka (km <sup>2</sup> ) | Višina otoka (m) | Starost otoka (milijoni let) | Velikost populacije galapaške želve | Oblika oklepa galapaške želve |
|---------------|-----------------------------------|------------------|------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------|
| Espaňola      | 60                                | 206              | 3,3                          | 15                                  | sedlasti                      |
| Isabela       | 4640                              | 1707             | < 0,7<br>(otok še nastaja)   | 4000–7000                           | kupolasti                     |
| San Cristóbal | 558                               | 730              | 3,2                          | 500–700                             | sedlasti                      |
| Santa Cruz    | 986                               | 864              | 2,2                          | 2000–3000                           | kupolasti                     |
| Santiago      | 585                               | 907              | 1,5                          | 500–700                             | vmesni                        |

Ob sliki 4 A se lahko vprašamo, kako je mogoče, da sorodne vrste želv iz istega rodu živijo v Afriki in v Južni Ameriki. Najverjetneje je skupni prednik afriških in južnoameriških želv živel pred več kot 100 milijoni let, torej v obdobju, preden sta se afriška in južnoameriška celina ločili zaradi potovanja tektonskih plošč. Poznamo veliko primerov sorodnosti med vrstami na obeh celinah, ki jih razlagamo na takšen način. Med njimi je precej vrst, ki ne morejo potovati po morju. Vendar pa želve lahko potujejo z morskimi tokovi. Zato lahko zanje postavimo tudi alternativno, manj verjetno razlago, da je prednik južnoameriških želv pripotoval na južnoameriško celino po ločitvi od afriške celine s pomočjo pasivnega potovanja z oceanskimi tokovi.

Znanstveniki so ugotovili, da obstoječi podatki ne omogočajo razrešitve vprašanja, ali je pri galapaški želvi evolutijsko izvorna oblika oklepa kupolasta ali sedlasta. Omeniti moramo tudi, da so zgoraj opisani rezultati raziskav prikazani zelo poenostavljeno, torej na način, primeren za predstavitev pri pouku. Dejansko so sorodstvena razmerja med želvami z različnih otokov precej bolj zapletena (na nekaterih otokih, denimo, živijo populacije želv s kupolastim in s sedlastim oklepom). Genetske raziskave so obsegale več populacij želv, kot je prikazano zgoraj, pa tudi nekatere muzejske primerke želv in osebkke iz živalskih vrtov.



**Slika 4:** Evolutijski razvoj različnih podvrst galapaške želve. A: V genetsko evolutijsko analizo so bile vključene podvrste galapaške želve z različnih otokov (podvrste so označene z imeni otokov), tri južnoameriške vrste rodu *Geochelone* in ena afriška vrsta (glej sliko 3). B: Na temelju evolutijskega drevesa lahko sklepamo o verjetnem časovnem poteku poselitve Galapaških otokov z galapaško želvo. Pri vsakem od petih otokov je prikazana tudi oblika oklepa galapaške želve, ki tam živi. Podatki iz Caccione in sod. 1999 in 2002.

### Koevolucija galapaških želv in opuncij

Pomemben vir hrane in vode za galapaške želve so kaktusi opuncije vrste *Opuntia megasperma*. Opuncije na različnih otokih se morfološko razlikujejo in jih nekateri znanstveniki uvrščajo v različne endemične vrste in podvrste. Na splošno velja, da ima opuncija na otokih, kjer ni želv, grmičasto razrast brez debla in doseže višino največ dveh metrov. Na otokih, na katerih živijo želve s kupolastim oklepom, so opuncije nekoliko višje in imajo nizko deblo, nad katerim je krošnja, ki jo sestavljajo sploščena stebila, podobna velikim sočnim listom. Na otokih, na katerih živijo galapaške želve s sedlastim oklepom, pa so opuncije visoke do 12 metrov in imajo drevesasto razrast z debelim visokim deblom, na vrhu katerega je razrasla krošnja (slika 5). Na otokih, ki so naseljeni z želvami, imajo mlade, nizke opuncije tudi daljše trne kot na otokih brez želv (Racine in Downhower, 1974).

Znanstveniki menijo, da je povezava med tipom opuncije in tipom želv na različnih otokih primer koevolucije – postopnega evolutijskega prilagajanja dveh vrst, ki sobivata v ekosistemu. Dolgi trni na mladih rastlinah in visoko deblo odraslih rastlin opuncijam omogočajo obrambo pred rastlinojedi – želvami. Želve s kupolastim oklepom lahko vrat iztegnejo manj visoko kot želve se sedlastim oklepom. Zato so na otokih, kjer živijo kupolaste želve, opuncije nekoliko nižje kot na otokih, poseljenimi s sedlastimi želvami.

Skozi dolga časovna obdobja se plen (opuncija) in plenilec (želva) postopno medsebojno prilagajata. Proces prilagajanja se odvija skozi naravni izbor osebkov, ki so bili oziroma so na dane razmere bolj prilagojeni. Tako imajo opuncije, ki jih želve manj obžirajo (rastline višje rasti), na splošno več potomcev kot nižje rastline in so zato evolutijsko uspešnejše. Na ta način v evolutijskem razvoju postajajo opuncije vedno višje, kar vpliva tudi na želve. Z višanjem stebila opuncij postaja hrana želvam nižje rasti manj dostopna, zato imajo na splošno želve, ki se lahko višje stegnejo, več potomcev kot nižje želve. Naravni izbor v procesu koevolucije tako daje prednost višje rastočim opuncijam in želvam, ki se lahko višje stegnejo. Opisani primer koevolucije je dokaj lahko razumljiv in ga lahko uporabimo pri pouku biologije (Biggs, 1990).



**Slika 5:** Povezava med tipom opuncije in tipom želv na različnih Galapaških otokih

## Vpliv človeka na ekosisteme

Znanstveniki ocenjujejo, da je v času, preden so leta 1535 Galapaške otoke odkrili Evropejci, na otočju živelo približno 250 000 galapaških želv. Od 17. do 19. stoletja so kitolovci, lovci na tjujnje in pirati pobirali želve na otočju in jih uporabljali kot vir hrane na dolgih plovbah. Na ladjah so imeli žive želve, saj te lahko preživijo do šest mesecev brez hrane in vode. Želve imajo tudi veliko maščobnih tkiv, ki so jih uporabljali za pridobivanje olja. Zgodovinski dokumenti pričajo o odvzemu 40 000 želv z otočja, znanstveniki pa ocenjujejo, da je bilo odvzetih želv morda kar 200 000. Galapaška želva je danes ogrožena vrsta. Na otočju danes živi le okoli 15 000 želv (Caccone in sod., 2002).

Tudi na ladjo Beagle, ki je odplula z Galapaških otokov proti Tahitiju 20. oktobra 1835, so naložili galapaške želve, ki so jih uporabljali za prehrano. Darwin je o tem zapisal (Darwin, 1845): »*Pečena prsna plošča, ki se je drži meso, je zelo dobra; in juha iz mladih želv je odlična; sicer pa je meso po mojem mnenju dokaj neizrazitega okusa.*«

Ob sposobnosti galapaške želve, da zelo dolgo preživi brez vira hrane in vode, se lahko vprašamo, kakšne evulucijske fiziološke prilagoditve ji to omogočajo. Poleg debele kože, dokaj neprepustne za vodo, in izločal, prilagojenih na sušne razmere, ima galapaška želva v telesu velike zaloge maščob. Ob pomanjkanju vode razgrajuje telesne maščobe, pri čemer kot produkt nastaja voda. S to presnovno vodo želva nadomešča vodo, ki jo izgubi iz telesa. Zaloge maščobe so za želvo tudi vir energije in snovi za vzdrževanje življenja.

Vendar pa pobiranje želv zaradi hrane ni edini dejavnik, povezan s prihodom človeka na otočje, ki ogroža obstoj galapaških želv. Pred prihodom človeka je bil edini naravni plenilec galapaških želv galapaška kanja (*Buteo galapagoensis*), ki med drugim pleni mlade želve. Evropejci pa so v otoške ekosisteme namerno ali nenamerno vnesli nove vrste: podgane, koze, prašiče in druge domače živali, ki danes najbolj ogrožajo preživetje želv. Podgane plenijo želvja jajca in mlade želve. Večje živali, kot so koze in osli, teptajo želvja jajca v gnezdih. Predvsem koze, ki so požrešni in neizbirčni rastlinojedi, pa tudi tekmujejo z želvami za vire hrane (Schofield, 1989).

Prosto živeče koze so zanimiv primer invazivne vrste na Galapaških otokih. 150 let po naselitvi koz na otok Santiago je tam živelo 100 000 osebkov. Na otok Pinta, najbolj severni otok otočja, je človek vnesel dve ali tri koze, po 15 letih pa je bilo koz že 20 000 in so močno opustošile rastlinstvo na otoku. Znanstvene raziskave so pokazale, da so koze na različnih otokih iztrebile ali močno zmanjšale populacije številnih rastlinskih vrst, tudi opuncije, ki je glavni vir hrane za želve. Zato so začeli po letu 1961 koze na

otočju načrtno iztrebljati, najprej na manjših otokih, nato pa tudi na večjih. Po odstranitvi koz si je rastlinstvo kmalu opomoglo (Schofield, 1989).

Na temelju analize zaporedja nukleotidov v DNA, ki so jo izolirali iz tkiv muzejskih primerkov galapaških želv, so znanstveniki ugotovili, da je nekoč na Galapaških otokih živelo več podvrst kot danes. Tudi danes je zaradi zelo majhnega števila osebkov in s tem povezane majhne genetske raznolikosti ogrožen nadaljnji obstoj nekaterih podvrst želv. Nekatero od ogroženih podvrst poskušajo ohraniti z gojenjem v ujetništvu in vračanjem mladičev v naravo.

Pri tem je zanimiv primer otoka Española. Verjetno je bilo včasih na otoku približno 3000 galapaških želv. Leta 1965 je na otoku živelo le še 13 želv – dva samca in 11 samic. Glavni vzrok za zmanjšanje števila želv je bil lov za človekovo prehrano, ki mu je sledila še naselitev koz. Sredi šestdesetih let 20. stoletja so znanstveniki ulovili vse želve na otoku in poskusili vzpodbuditi razmnoževanje te podvrste v ujetništvu. Skupini 13 ujetih želv se je pridružil še en samec iz živalskega vrta v San Diegu, ki je bil dokazano ujet na otoku Española.

V sedemdesetih letih 20. stoletja so na otoku Española pobili približno 3000 prosto živečih koz, ki so vsaj stoletje pustošile rastlinstvo na otoku. Po odstranitvi koz se je začelo rastlinstvo na otoku obnavljati. Pri tem se je drevesasta opuncija, ki so jo koze zelo obžirale in uničevale tudi odrasla drevesa, obnavljala razmeroma počasi. Od leta 1971 so imele želve v ujetništvu 1200 mladičev, ki so jih ponovno naselili na otok Española, kjer se zdaj razmnožujejo tudi v naravi.

Znanstvenike je zanimalo, kakšen vpliv bo imela ponovna naselitev želv na otoku na drevesaste opuncije. Ugotovili so, da prisotnost želv ugodno vpliva na številčnost mladih rastlin opuncije na otoku. Želve se namreč ne prehranjujejo samo s sočnimi zelenimi deli nizkih, mladih opuncij, ampak tudi z odpadlimi plodovi pod visokimi drevesastimi opuncijami. Del požrtih semen iztrebijo že pod drevesom, vendar iz njih običajno ne zrastejo mlade rastline – najverjetneje zato, ker se želve veliko zadržujejo pod drevesi in tako poteptajo mlade rastlinice. Želve veliko semen iztrebijo tudi vzdolž poti, po katerih hodijo. Te poti vodijo predvsem skozi območja, redko poseljena z lesnimi vrstami, saj se velike želve težko gibajo skozi gosto grmičevje. Zato želve mnogo semen iztrebijo na odprtih mestih z nizkim zelnatim rastlinstvom, kjer večje rastline ne zavirajo rasti mladih opuncij (Gibbs in sod., 2008).

## Medpredmetne povezave

Zgoraj opisani primeri kažejo, da lahko galapaško želvo uporabimo za povezavo različnih tem pri pouku biologije, od mehanizmov evulucije in zgodovine biologije do mo-

lekulske genetike, fiziologije, ekologije in varstva narave. Pri tem je osrednja povezovalna tema seveda evolucija.

Probleme, povezane z Galapaškimi otoki, pa lahko obravnavamo tudi širše, pri čemer biološko znanje povežemo z drugimi predmeti. Z geografijo so povezani tektonika, nastanek vulkanskih otokov, morski tokovi in podnebje na različnih otokih. Na nižjih otokih je namreč podnebje bolj sušno, v višjih delih bolj visokih otokov pa bolj vlažno. Veliko je tudi tem, povezanih z zgodovino - od španske, britanske in ekvadorske navzočnosti na otokih, odkrivanja sveta med 15. in 18. stoletjem in piratstva, do zgodovine modernega naravoslovja, kjer imajo Galapaški otoki prav zaradi Darwinovih raziskav pomembno mesto. S sociologijo pa je med drugim povezan problem vpliva človeka na ekosisteme, denimo vpliv čezmernega lova, v zadnjem času pa tudi turizma.

## LITERATURA

Anderson D. L., Fisher K. M., Norman G. J. (2002): Development and evaluation of the conceptual inventory of natural selection. *Journal of Research in Science Teaching* 39: 952–978.

Biggs A. L. (1990): Coevolution in the Galapagos – an example for the biology classroom. *The American Biology Teacher* 52: 24–28.

Caccone A., Gibbs J. P., Ketmaier V., Suatoni E., Powell J. R. (1999): Origin and evolutionary relationships of giant Galápagos tortoises. *PNAS* 96: 13223–13228.

Caccone A., Gentile G., Gibbs J. P., Fritts T. H., Snell H. L., Betts J., Powell J. R. (2002): Phylogeography and history of giant Galápagos tortoises. *Evolution* 56: 2052–2066.

Darwin C. R. (1845): *Journal of researches into the natural history and geology of the countries visited during the voyage of H.M.S. Beagle round the world, under the Command of Capt. Fitz Roy, R.N.* 2d edition. London: John Murray.

Dobzhansky T. (1973): Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *The American Biology Teacher* 35: 125–129.

Gibbs J.P., Marquez C., Sterling E.J. (2008): The role of endangered species reintroduction in ecosystem restoration: tortoise-cactus interactions on Española Island, Galápagos. *Restoration Ecology* 16: 88–93.

Ministrstvo za šolstvo in šport (1998): *Biologija - predmetni katalog - učni načrt (gimnazija)*: Ljubljana

Moore A. (2008): Science teaching must evolve. *Nature* 453: 31–32.

Racine C. H., Downhower J. F. (1974): Vegetative and Reproductive Strategies of *Opuntia* (Cactaceae) in the Galapagos Islands. *Biotropica* 6: 175–186.

Schofield E. (1989): Effects of introduced plants and animals on island vegetation: examples from the Galápagos archipelago. *Conservation Biology* 3: 227–238.

University of Cambridge International Examinations (2008): *Cambridge Pre-U: Biology - Syllabus*. Velika Britanija

Verčkovnik T., Zupan A., Novak B., Ferbar J., Glažar S., Harej V., Hostnik I., Kregar M., Pufič T. (1998a): Učni načrt: osnovna šola. Naravoslovje 6. razred. Nacionalni kurikulumni svet

Verčkovnik T., Zupan A., Novak B. (1998b): Učni načrt: osnovna šola. Biologija 8. in 9. razred, Nacionalni kurikulumni svet

Vilhar B (2008a): Napačne in nepopolne predstave o živih sistemih. Ekosistemi – povezanost živih sistemov (Biologija in družba): Ljubljana, 2. in 3. oktober 2008. Zbornik prispevkov posveta, ZRSS in MŠŠ, 150–169.

Vilhar B., Zupančič G., Gilčvert Berdnik D., Vičar M. (2008b): *Učni načrt za predmet naravoslovje v 6. in 7. razredu osnovne šole* (vsebinski sklop Živa narava): Sprejeto na Strokovnem svetu RS za splošno izobraževanje.

Vilhar B., Zupančič G., Gilčvert Berdnik D., Vičar M., Zupan A., Sobočan V., Devetak B., Sojar A. (2008c): *Učni načrt za predmet biologija v 8. in 9. razredu osnovne šole*. Sprejeto na Strokovnem svetu RS za splošno izobraževanje.

Vilhar B., Zupančič G., Vičar M., Sojar A., Devetak B., Gilčvert Berdnik D., Sobočan V. (2008d): *Učni načrt za predmet biologija v gimnaziji*. Sprejeto na Strokovnem svetu RS za splošno izobraževanje.

Vilhar B., Zupančič G., Vičar M., Sojar A., Devetak B., Gilčvert Berdnik D., Sobočan, V. (2008e): *Učni načrt za predmet biologija v strokovnih gimnazijah*. Sprejeto na Strokovnem svetu RS za splošno izobraževanje.

Zupan A., Pufič T., Verčkovnik T., Glažar S., Brumen M., Logaj V. (1998): Učni načrt: program osnovnošolskega izobraževanja. Naravoslovje 7. razred. Nacionalni kurikulumni svet.



Barbara Vilhar je predavateljica na Oddelku za biologijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani. Pri poučevanju na univerzi se veliko srečuje s študenti prvega letnika biološko usmerjenih študijev, ki so pred kratkim zapustili srednješolske klopi, kar jo je vzpodbudilo, da se je v zadnjem času več ukvarjala tudi s problemi biološkega izobraževanja v osnovni in srednji šoli in z izobraževanjem učiteljev. Je soavtorica posodobljenih učnih načrtov za biologijo, vodila je projekt Znanost gre v šolo, namenjen posodobitvi praktičnih aktivnosti pri pouku biologije v gimnaziji, ureja pa tudi več spletnih strani, namenjenih biološkemu izobraževanju.

*Dr. Barbara Vilhar is a lecturer at the University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology. During her university teaching, she meets predominantly first-year students of biology-oriented studies, which has motivated her to get involved in biology education in primary and secondary schools and in teacher education. She is a co-author of the new biology curriculum for primary and secondary schools and she led the project Znanost gre v šolo (Science goes to School), aiming to modernise practical activities in secondary school biology. She is the editor of several web sites dedicated to biology education.*

## Koevolucija – medvrstni odnosi kot gonilo evolucijskega razvoja naravnih združb

### *Coevolution – interspecific interactions as a driving force of natural assemblages evolution*

Al Vrezec

Nacionalni inštitut za biologijo, Večna pot 111, SI-1000 Ljubljana, Slovenija; al.vrezec@nib.si

Pri razmišljanju o koevoluciji začnimo kar s pravljico. Nekoč, ko je Alico v Čudežni deželi pot zanesla na šahovsko ploščo, jo je vso upehano od neprestanega dirjanja Rdeča kraljica (v slovenskem prevodu tudi Srčna ali Črna kraljica) podučila naslednje: »Tu pri nas, kot vidiš, moraš teči, kolikor te le noge nesejo, da ostaneš na istem mestu.« Ta prizor z močnim metaforičnim sporočilom iz literarnega dela »V ogledalu« Lewisa Carolla si je za plastično ponazoritev procesa koevolucije izposodil ameriški rastlinski ekolog Leigh Van Valen, ki je leta 1973 v pravilu Rdeče kraljice (*The Red Queen Principle*) opisal nov zakon evolucije. Če si namreč to literarno ilustracijo predstavljamo v naravnih procesih, je pravzaprav podobno. Vrste se v procesu koevolucije neprestano prilagajajo na razmere v okolju, ki jih določajo okoliške sobivajoče vrste v združbi. Prilagajanje razumemo kot neprestani tek vrst, s katerim tekmujejo z drugimi vrstami, da bi ohranile svoj položaj v življenjski združbi, torej ostale na mestu. Koevolucija je torej vzajemno evolucijsko spreminjanje sobivajočih vrst v združbi, ki so povezane z medvrstnimi odnosi, in je proces, ki ga poganja naravni izbor. Čeprav evolucijo usmerjajo tako abiotični kot biotični dejavniki okolja, se je izkazalo, da je koevolucija, ki zajema biotični del dejavnikov, najpomembnejši ekološki in genetski proces, ki oblikuje biodiverzitetno Zemlje. Gre torej za neprestano tekmovanje vrst v združbi, ki se morajo prilagajati abiotičnim in predvsem biotičnim spremembam v okolju. Tiste, ki v tej tekmi zaostanejo, preprosto izumrejo, saj pri izrabi okoljskih virov niso več kos tistim vrstam, ki so si z evolucijskimi prilagoditvami pridobile prednost. Van Valen je ob tem pokazal, da je to izumiranje stalno oziroma da imajo za izumrtje enake možnosti vse vrste v združbi ne glede na njihovo evolucijsko starost. Proces koevolucije je tesno povezan z medvrstnimi odnosi. Vrsta, ki si, denimo, z neko uspešno mutacijo pridobi prednost pred drugimi vrstami v združbi, si uspe prisvojiti večji delež okoljskih virov. Pri tem se lahko njena populacija poveča, zaradi negativnih vplivov pa s tem ogrozi preživetje drugih vrst v združbi, ki so z njo tako ali drugače povezane. Da bi preživele, se morajo sobivajoče vrste med evolucijskim razvojem skozi naravni izbor

prilagoditi nastalim razmeram in nadoknaditi zaostanek (slika 2). Ti procesi pa se razlikujejo glede na medvrstne odnose, ki vladajo med vrstami s prednostjo in njihovimi zasledovalkami. Zaradi tega koevolucijo razumemo glede na štiri vidike odnosov:

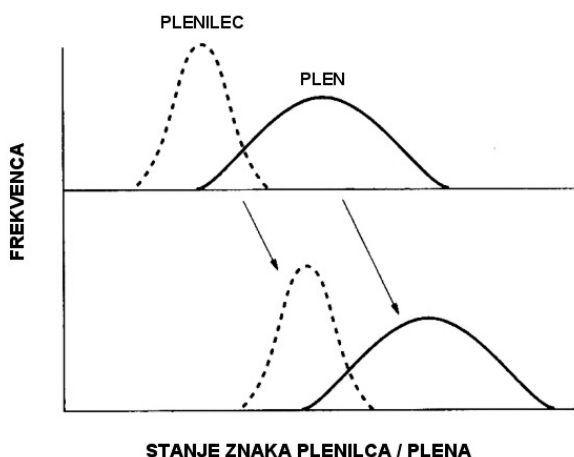
- 1) plenilec-plen,
- 2) gostitelj-zajedavec,
- 3) pozitiven odnos (mutualizem ali komenzalizem) in
- 4) kompetitorji ali tekmeci.



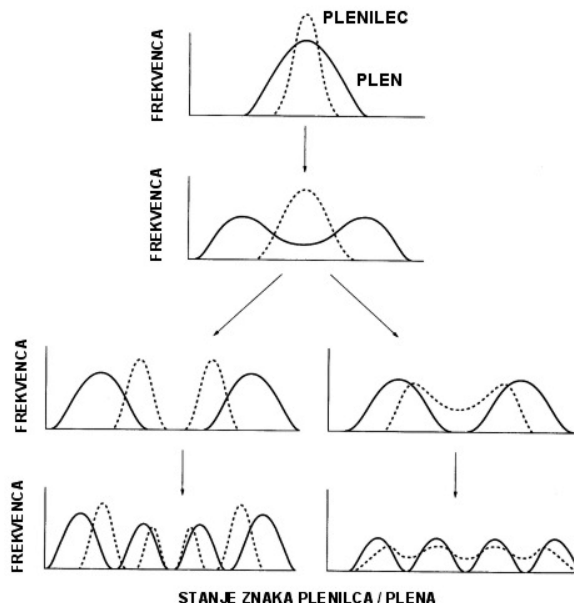
**Slika 1:** Ilustracija iz knjige Lewisa Carolla »V ogledalu« (natis iz leta 1960), kjer Alico v Čudežni deželi skupaj z Rdečo kraljico na vso moč teče na šahovskem polju, ne da bi se pravzaprav kam premaknila. Metaforični literarni prizor je ameriški rastlinski ekolog Leigh Van Valen uporabil v pravilu Rdeče kraljice, ko je opisal proces koevolucije.

Najbolj preučeno razmerje je plenilstvo, ki je negativen medvrstni odnos, pri katerem ima plenilec korist, plen pa škodo. Razumljivo je torej, da se preživetje in uspešnost plena poveča, čim bolj učinkovito se izogiba plenilcu, saj ta povečuje smrtnost v populaciji plena. Obratno pa je plenilec tem uspešnejši s tem, ko je pri lovu plena čim bolj učinkovit. Učinke odnosa razumemo kot naravni izbor, pri katerem poteka selekcija v obe smeri, proti plenu in proti plenilcu. Če gledamo s stališča plena, bodo potomstvo

v naslednjo generacijo prispevali le tisti osebk, ki bodo preživeli in se izognili plenilcem. Torej bodo v novo generacijo prišli le potomci najuspešnejših osebkov, ki so bili v danem okolju uspešnejši od tistih, ki jih je plenilec ujel in pokončal. Podobno se dogaja v populaciji plenilca. Le tisti osebk, ki bodo pri lovu dovolj uspešni, da bodo nalovili dovolj hrane zase in za svoje potomstvo, bodo prispevali v nov rod v populaciji plenilca. To pomeni, da je uspešnejši tisti plenilec, ki uspe naloviti več plena. Evolucijski razvoj plena torej poteka v smeri čim bolj učinkovitega izogibanja plenilcem, plenilec pa pri tem išče poti, da bi nove pridobitve plena čim manj prizadele njegovo plenilsko uspešnost. Evolucija plena in plenilca je tako soodvisna, in ker ena vrsta vpliva na drugo in obratno, jo razumemo kot dinamičen proces koevolucije. Pri tem sta se vrsti primorani prilagajati druga drugi, da bi v danem okolju in združbi preživeli. To opisujejo tudi kot princip oboroževalne tekme (*arms race*). Pri zajcih na primer daje naravni izbor prednost hitrejšim osebkom, ki so uspešnejši pri begu pred plenilci, denimo lisicami. Posledično bo naravni izbor med lisicami dajal prednost ravno tako hitrejšim osebkom, ki bodo uspešnejši pri lovu hitrih zajcev. Ta tekma se lahko nadaljuje, dokler je ne omejijo nekateri povsem fizični ali biomehanski dejavniki, ki ne omogočajo več, denimo, razvoja višjih nog, s katerimi bi lahko živali tekle še hitreje. Koevolucija med plenom in plenilcem lahko privede do speciacije, pri čemer z ločitvijo populacij plena glede na novo pridobljene znake, na katere vpliva plenjenje plenilca, nastane med evolucijo več novih vrst. Podobno se lahko zgodi pri izvorni vrsti plenilca, iz katere lahko nastane več novih vrst specializiranih plenilcev ali pa ena generalistična plenilska vrsta, ki pleni več vrst plena (slika 3).



**Slika 2:** Primer prilagajanja plenilca plenu in obratno je dinamičen koevolucijski proces. Ko neka vrsta, denimo plen, pridobi prednost pred drugo vrsto (npr. plenilcem), s katero je v odnosu, se je ta skozi naravni izbor primorana prilagoditi razmeram in nadoknaditi zaostanek, drugače lahko izumre (slika po Tokeshi, 1999).

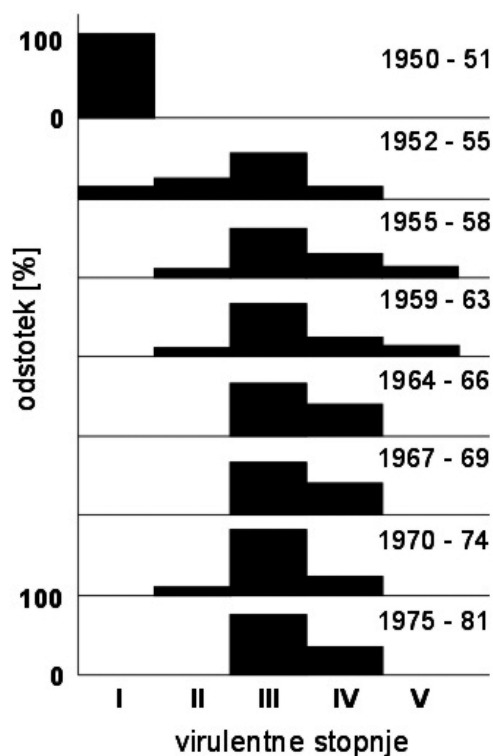


**Slika 3:** Koevolucija med plenom in plenilcem lahko privede do razmika znaka med populacijami plena, kar lahko vodi v speciacijo in nastanek novih vrst plena. To ima lahko pri plenilcu za posledico ravno tako speciacijo novih specializiranih plenilskih vrst (a) ali pa nove generalistične vrste plenilca (b) (slika po Tokeshi, 1999).

Ko se gostitelj okuži z zajedavcem, se lahko pri njem razvije bolezensko stanje ali pa tudi ne. To je odvisno od virulentnosti zajedavca, torej od njegove sposobnosti povzročitve bolezni, kar je povezano tudi z zajedavčevim reprodukcijskim potencialom. Čim večji je reprodukcijski potencial in virulentnost zajedavca v danem gostitelju, tem večja je prizadetost in s tem tudi smrtnost gostitelja. Virulentnost pa ni vedno odvisna le od samega zajedavca, pač pa tudi od gostitelja. Nekateri zajedavci so namreč pri nekaterih gostiteljskih vrstah precej manj virulentni kot pri drugih. Tako gostitelj kot zajedavec se v procesu koevolucije prilagajata drug drugemu, kar vodi v smer zmanjševanja virulentnosti. Če ima zajedavec na gostitelja velik negativen vpliv, torej da ga hitro po okužbi pokonča, ima to negativne posledice tako za zajedavca kot za gostitelja. Zajedavec ima namreč večje možnosti razširjanja in s tem razploda le pri tistih gostiteljih, ki okužbo preživijo in ohranjajo stike z drugimi istovrstnimi osebk. Močno virulentni zajedavci bi bili prej ali slej z naravnim izborom izločeni, kajti njihove možnosti razširjanja bi bile zelo omejene. Pri evolucijsko starih zvezah med zajedavskimi in gostiteljskimi vrstami je torej virulentnost nizka, drugače pa je, če pride zajedavec v stik z novim gostiteljem, ki proti virulentnim učinkom zajedavca nima dovolj zaščite. Takrat lahko pride do večjih poginov v populaciji gostitelja. Na primer, virus miksoma iz Južne Amerike pri domačih južnoameriških gozdnih kuncih (*Sylvilagus brasiliensis*) ni zelo virulenten in je zelo redko smrten. Drugače pa je pri evropskih divjih kuncih (*Oryctolagus cuniculus*), ki so jih zanesli v Avstra-



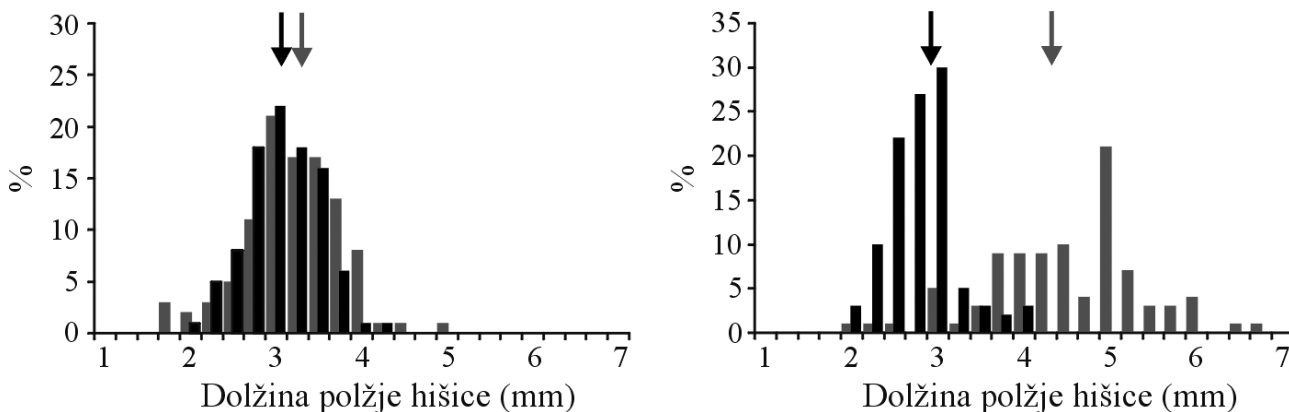
lijo. Da bi omejili tamkajšnjo rast populacije kuncev, so s pomočjo komarjev med kunce zanesli virus miksoma. V prvem letu je bila epidemija orjaška, saj je poginilo kar 99 % okuženih kuncev. V nadaljnjih letih pa se je odstotek umrljivosti med divjimi kuncu počasi zmanjševal. V procesu koevolucije se je virulentnost virusa hitro zmanjševala in po osmih letih je bila umrljivost med okuženimi kuncu le še 30-% (slika 4).



**Slika 4:** Zmanjševanje virulentnosti virusa miksoma glede na različne virulentne stopnje (I do V) po vnosu v populacijo kuncev (*Oryctolagus cuniculus*) v Avstraliji leta 1950 (slika po Begon s sod., 2006).

Čeprav se zdi, da izrazito negativen odnos, kot je zajedavstvo, ne more imeti nič skupnega z mutualizmom, to drži le na videz. Podobno kot večina notranjih mutualistov (endomutualisti) tudi notranji zajedavci (endoparaziti) ne morejo preživeti brez gostitelja. Nekateri zajedavci svojega gostitelja pokončajo dokaj hitro, pri nekaterih pa se škoda, ki jo povzročijo, sploh ne pozna. Za zajedavca namreč ni najbolj ugodno, da svojega gostitelja ubije ali kako drugače onespособi, saj je s tem ogrožen tudi njegov obstoj. V procesu koevolucije se tako negativni vpliv zajedavca na gostitelja zmanjšuje in v nekaterih primerih preide celo v pozitivno razmerje ali mutualizem. V skrajnih oblikah tovrstne evolucije lahko neki endomutualist ali simbiot postane del telesa gostitelja, kar razlaga t. i. endosimbiontska teorija razvoja mitohondrijev, organelov v evkariontskih celicah. Kot dokaz tej teoriji je še vedno ohranjeno jedro z lastno DNA, ki jo imajo mitohondriji. Sicer pa med mutualisti ravno tako poteka koevolucija, ki pa ima zaradi pozitivne narave odnosa in manj intenzivnega naravnega izbora pri tem manjšo moč speciacije, vendar večjo moč specializacije vrst.

Med močnimi tekmeči s podobnimi ekološkimi nišami sobivanje v združbi ni mogoče, razen če pride do ločitve niš. To ločevanje se lahko dogaja na povsem fenotipski osnovi, kjer vrsti zožita svoji stvarni ali realizirani niši tako, da sta prekrivanje niš in s tem jakost kompeticije najmanjša. Tekmovanje pa ima lahko tudi koevolucijske ali genotipske posledice, pri čemer v novo generacijo potomcev največ prispevajo tisti osebki, ki jih vpliv tekmujoče vrste najmanj prizadene. Tako so osebki izbrane vrste, ki živijo skupaj s kompetitivno vrsto, drugačni od onih, ki živijo sami. Na blatnih in peščenih evropskih obalah Atlantika in Baltika živijo manjši polži, imenovani hidrobije. Pri dveh vrstah, *Hydrobia ulvae* in *H. ventrosa*, so ugotovili neverjetne razlike v velikostih hišic na območjih, kjer živita polža sku-



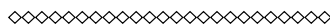
**Slika 5:** Razmik znaka pri dveh vrstah polžev hidrobij. Na območjih, kjer vrsti živita ločeno, so velikosti hišic podobne, kjer pa sobivata, so hišice vrste *Hydrobia ulvae* precej večje od hišic vrste *H. ventrosa*, s čimer sta se ločili njuni ekološki niši. Prikazan je histogram frekvenčne porazdelitve velikosti hišic v populaciji (slika po Tome, 2006).

paj in kjer živita vsak zase. V velikosti hišic, kjer živita obe vrsti ločeno, skoraj ni razlik, medtem ko so hišice na območjih sobivanja pri vrsti *Hydrobia ulvae* precej večje od hišic vrste *H. ventrosa* (slika 5). Z različno velikostjo sta se ekološki niši vrst na območjih, kjer sobivata, ločili in tekmovanje med vrstama je zaradi tega manjše. Temu pojavu pravimo premik znaka (*character displacement*), na primer večja ali manjša polžja hišica. Spremembe so genetske in jih vodi naravni izbor oziroma koevolucijski proces. Če med vrstama ne bi prišlo do razmika znaka in ločitve ekoloških niš na območjih sobivanja, bi verjetno ena vrsta prevladala, druga pa izginila, čemur pravimo kompeticijsko izključevanje (*competitive exclusion*). Pri razmiku znaka lahko razlagamo ločitev ekoloških niš na podlagi ločenih populacij obeh vrst, ki sicer kažejo zelo podobne znake oziroma podobno ekološko nišo. Pri nekaterih vrstah pa tega ni mogoče več dokazati, čeprav bi med vrstami pričakovali tekmovanje, denimo glede na njihovo

razporeditev v okolju. Gre namreč za t. i. koevolucijsko ločevanje nič (*coevolutionary niche separation*) nekdanje zelo kompetitivnih vrst, med katerimi pa danes ni vsaj zelo močnega tekmovanja zaradi ločenih niš. Ekološke niše teh vrst so trajno ločene, pojav pa opisujejo tudi kot duh pretekle kompeticije (*ghost of competition past*).

## LITERATURA

- Begon M., Townsend C. R., Harper J. L. (2006): *Ecology. From Individuals to Ecosystems*. – Blackwell Publishing Ltd, Oxford.
- Thompson J. N. (2005): *The geographic mosaic of coevolution*. – The University of Chicago Press, Chicago.
- Tokeshi M. (1999): *Species Coexistence. Ecological and Evolutionary Perspectives*. – Blackwell Science, Oxford.
- Tome D. (2006): *Ekologija. Organizmi v prostoru in času*. – Tehniška založba Slovenija, Ljubljana.
- Van Valen L. (1973): A new evolutionary law. – *Evolutionary Theory* 1: 1–30.
- Internetni vir: *The Red Queen Principle* (<http://pespmc1.vub.ac.be/REDQUEEN.html>).



*Al Vrezec se je rodil leta 1976 v Ljubljani. V letu 2000 je diplomiral na Oddelku za biologijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani, še istega leta pa se je zaposlil kot mladi raziskovalec na Nacionalnem inštitutu za biologijo. Podiplomski študij je zaključil leta 2004, ko je postal doktor znanosti na Univerzi v Ljubljani, v letu 2008 pa je prejel še habilitacijski naziv docent za področje zoologije. Trenutno je zaposlen kot znanstveni sodelavec na Nacionalnem inštitutu za biologijo. Kot raziskovalec je dejaven v mnogih domačih in mednarodnih združenjih. Od leta 1999 dalje je član uredniškega odbora ornitološke znanstvene revije *Acrocephalus*, pri kateri je bil med leti 2002 in 2004 glavni urednik. V letu 2003 je postal na povabilo Ministrstva za okolje in prostor član znanstvenega odbora projekta *Natura 2000* v Sloveniji, v letu 2008 pa je na povabilo Zavoda RS za šolstvo postal član PRS. Kot soorganizator je sodeloval pri Prvem slovenskem ornitološkem kongresu (2005), aktivno pa se je udeležil več mednarodnih simpozijev in kongresov v Sloveniji, Avstriji, Nemčiji, Švici, Franciji, Španiji in na Nizozemskem. Vključen je bil tudi v več mednarodnih projektov vključujoč *Interreg*, *Phare* in bilateralne projekte. Njegovo glavno raziskovalno področje sta ornitologija in entomologija, kjer ga še posebej zanimajo ekološka in ekosistemska vprašanja. Na pedagoškem področju je deloval kot mentor na številnih raziskovalnih taborih, največ na taborih za študente biologije, član komisije ocenjevanja osnovnošolskih in srednješolskih raziskovalnih nalog, kot somentor pri diplomskih delih, sodeloval pri pripravi prenovljenega učnega načrta za gimnazije s področja biologije, trenutno pa sodeluje v organizacijskem odboru posveta na srednješolske učitelje *Biološka znanost in družba* ter skupaj v soavtorstvu pripravlja novi učbenik za biologijo za srednje šole pri DZS.*

*Al Vrezec was born in Ljubljana in 1976. In 2000, he graduated at the University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Dept. of Biology and became a young researcher at the National Institute of Biology. He finished his PhD thesis in 2004 and became assistant professor in the field of zoology in 2008. Currently he's employed as scientific co-worker at the National Institute of Biology. He's scientifically active in several national and international associations. He's been a member of the editorial board of the ornithological scientific magazine *Acrocephalus* from 1999, and in years 2002 to 2004 was the editor in chief. He's been the member of the scientific committee of the project *Natura* from 2003 on and a member of PRS from 2008. He was one of the organizers of the 1st Slovenian Ornithological Congress in 2005. He actively participated in several international simposia in Slovenia, Austria, Germany, Switzerland, France, Spain and the Netherlands. He was also a partner in several international projects, such as *Interreg*, *Phare* and bilateral projects. His main research areas are ornithology and entomology, with special interest in ecology and ecosystems. Pedagogically, he was a menthor at many research camps, mostly for biology students. He was a member of the commission for the evaluation of research projects in primary and secondary schools, a co-menthor of graduation thesis, he collaborated in the renovation of the learning plan for biology in secondary schools. Currently he's a member of the organizing committee of the simposium for high school teachers ob *Biological science and Civics*, and is writing a textbook for biology in secondary school as a co-author.*

## PROGRAM

## PROGRAMME

| Četrtek, 1. oktober 2009 |  | Thursday, October 1, 2009   |
|--------------------------|--|---|
| 7.30–9.30                | <i>Registracija</i>  | <i>Registration</i>   |
| 9.30–9.50                | Uvodni pozdrav:<br><b>Gregor Mohorčič</b> , <i>direktor Zavoda RS za šolstvo</i>                     | Welcome address:<br><b>Gregor Mohorčič</b> , <i>the Director of the National Education Institute of Slovenia</i>        |
|                          | Uvodni nagovor:<br><b>Zoran Jankovič</b> , <i>župan Mesta Ljubljana</i>                              | Welcome speech:<br><b>Zoran Jankovič</b> , <i>the Mayor of Ljubljana</i>  |
|                          | Uvodni nagovor:<br><b>Andrew Page</b> , <i>britanski veleposlanik</i>                                | Welcome speech:<br><b>Andrew Page</b> , <i>the British Ambassador</i>   |
| 9.50–10.10               | Nagovor častnega pokrovitelja posveta:<br><b>Danilo Türk</b> , <i>predsednik Republike Slovenije</i> | Opening speech by the Patron of the Symposium:<br><b>Danilo Türk</b> , <i>the President of the Republic of Slovenia</i> |
| 10.10–10.50              | <i>Odmor za kavo</i>   | <i>Coffee break</i>   |

|             | <b>Tematski sklop I:</b>  | <b>Session I:</b>   |
|-------------|---|---|
|             | <b>Nastanek in evolucija življenja</b>  | <b>Origin and evolution of life</b>   |
|             | <i>Povezovalac: Alexis Zrimec</i>   | <i>Chair: Alexis Zrimec</i>   |
| 10.50–11.35 | <b>Iris Fry:</b> Nastanek življenja na Zemlji: misterij ali znanstveni problem?         | <b>Iris Fry:</b> The emergence of life on Earth: mystery or scientific problem?             |
| 11.35–12.20 | <b>Eörs Szathmáry:</b> Veliki prehodi v evoluciji                                       | <b>Eörs Szathmáry:</b> The major transitions in evolution                                   |
| 12.20–12.45 | <b>Gorazd Avguštin:</b> Sodobni pogled na drevo življenja: mikrobiologova zgodba        | <b>Gorazd Avguštin:</b> Contemporary view of a tree of life: the microbiologist's tale      |
| 12.45–13.10 | <b>Peter Trontelj:</b> Sistematski pogled na biodiverzitetu                             | <b>Peter Trontelj:</b> A systematic perspective on biodiversity                             |
| 13.10–14.30 | <i>Odmor za kosilo</i>  | <i>Lunch break</i>  |
| 14.30–15.15 | <b>Eva Jablonka:</b> Gen v kontekstu: od razvojne plastičnosti do plastičnega dedovanja | <b>Eva Jablonka:</b> The gene in context: from developmental plasticity to plastic heredity |
| 15.15–16.00 | <b>Volker Storch:</b> Sodelovanje – uspešni princip v živem svetu                       | <b>Volker Storch:</b> Cooperation – a successful principle in the living world              |
| 16.00–16.25 | <b>Alojzij Ihan:</b> Evolucija imunskega prepoznavanja tujkov                           | <b>Alojzij Ihan:</b> Evolution of immune recognition  |

|             | <b>Tematski sklop II:</b>   | <b>Session II:</b>  |
|-------------|---|---|
|             | <b>Evolucija proizvaja biodiverzitet</b>  | <b>Evolution creates biodiversity</b>   |
|             | <i>Povezovalac: Peter Trontelj</i>  | <i>Chair: Peter Trontelj</i>  |
| 16.25–16.50 | <b>Boris Kryštufek:</b> Vrsta   | <b>Boris Kryštufek:</b> Species   |
| 16.50–17.30 | <i>Odmor za kavo</i>  | <i>Coffee break</i>   |
| 17.30–17.55 | <b>Ivan Kos:</b> Vloga vrst v ekosistemskih procesih  | <b>Ivan Kos:</b> Function of species in ecosystem function  |
| 17.55–18.30 | <b>Jan Kuever:</b> Evolucija z vidika mikrobov  | <b>Jan Kuever:</b> Evolution and how microbes see it  |
| 18.30–19.30 | <b>Okrogla miza</b>   | <b>Round-table discussion</b>   |
|             | <i>Povezovalac: Alexis Zrimec</i>   | <i>Chair: Alexis Zrimec</i>   |
|             | <b>Jan Kuever, Eörs Szathmáry, Volker Storch, Peter Trontelj</b>  | <b>Jan Kuever, Eörs Szathmáry, Volker Storch, Peter Trontelj</b>  |
| 19.30–21.00 | <p><b>Svečani večer</b><br/>                     Slavnostni govor:<br/> <b>Jože Trontelj,</b><br/>                     predsednik Slovenske akademije znanosti in umetnosti</p> <p>Kulturni program:<br/> <b>Svetlana Makarovič:</b> Ali kosovir obstaja?<br/> <b>Biološki oktet</b><br/>                     Podelitev nagrad za dosežke dijakov na mednarodni olimpijadi iz znanja biologije</p> <p><i>Pogostitev</i></p> | <p><b>Conference evening</b><br/>                     Honorary speech:<br/> <b>Jože Trontelj,</b> President of the Slovenian Academy of Sciences and Arts</p> <p>Cultural programme:<br/> <b>Svetlana Makarovič:</b> Do kosovirs exist?<br/> <b>Biological octet</b><br/>                     Awards for secondary school students participating at the International Biology Olympiad</p> <p><i>Dinner</i></p> |

**Petek, 2. oktober 2009**

**Friday, October 2, 2009**

|             | <b>Tematski sklop III:</b>  | <b>Session III:</b>  |
|-------------|---|--|
|             | <b>Biodiverziteta in trajnostni razvoj</b>  | <b>Biodiversity and sustainable development</b>  |
|             | <i>Povezovalac: Al Vrezec</i>   | <i>Chair: Al Vrezec</i>  |
| 9.00–9.25   | <b>Jože Trontelj:</b> O umetni biotski pestrosti človeške vrste – etični pomisleki            | <b>Jože Trontelj:</b> On man-made biodiversity of the human species – ethical objections           |
| 9.25–10.10  | <b>Heikki Setälä:</b> Urbana ekologija - zakaj se njen pomen povečuje?                        | <b>Heikki Setälä:</b> Urban ecology - why is it an increasingly important topic?                   |
| 10.10 10.35 | <b>Jože Mencinger:</b> Zasvojenost z gospodarsko rastjo na planetu z omejenimi naravnimi viri | <b>Jože Mencinger:</b> Addiction with economic growth on the planet with limited natural resources |
| 10.35 11.15 | <i>Odmor za kavo</i>  | <i>Coffee break</i>  |

|             | <b>Tematski sklop IV:</b>  | <b>Session IV:</b>   |
|-------------|--|--|
|             | <b>Biološko znanje za 21. stoletje</b>   | <b>Biological knowledge for the 21<sup>st</sup> century</b>  |
|             | <i>Povezovalac: Gregor Zupančič</i>  | <i>Chair: Gregor Zupančič</i>  |
| 11.15–11.50 | <b>Peter D. A. Boyd:</b> Mladi Charles Darwin - študent, naravoslovec in vrtnar                            | <b>Peter D. A. Boyd:</b> The young Charles Darwin - student, naturalist and gardener   |
| 11.50 12.15 | <b>Igor Jerman:</b> Razvoj biološke misli  | <b>Igor Jerman:</b> Development of biological thought  |
| 12.15 12.40 | <b>Jože Vogrinc:</b> Razvoj kulture v naravoslovju in družboslovju – je to eno in isto in kaj, če ni?      | <b>Jože Vogrinc:</b> The evolution of culture in natural and social sciences: is it the same thing, and what if it isn't?      |
| 12.35–14.00 | <i>Odmor za kosilo</i>   | <i>Lunch</i>   |
| 14.00–14.25 | <b>Igor Lukšič:</b> Politične odločitve in spreminjanje vrednot za zagotavljanje trajnostnega razvoja      | <b>Igor Lukšič:</b> Political decisions and changing values to support sustainable development                                 |
| 14.25 15.10 | <b>Derek Bell:</b> Biološka izobrazba za 21. stoletje: izobraževanje nove generacije za družbo prihodnosti | <b>Derek Bell:</b> Biological education for the 21 <sup>st</sup> century: educating the next generation for tomorrow's society |
| 15.10 15.35 | <b>Barbara Vilhar:</b> Evolucija kot osrednji koncept pri pouku biologije                                  | <b>Barbara Vilhar:</b> Evolution as the central concept in biology education   |
| 15.35–16.15 | <i>Odmor za kavo</i>   | <i>Coffee break</i>  |

|             |   |  |
|-------------|---|--|
| 16.15–16.40 | <b>Al Vrezec:</b> Koevolucija – medvrstni odnosi kot gonilo evolucijskega razvoja naravnih združb | <b>Al Vrezec:</b> Coevolution – interspecific interactions as a driving force of natural assemblages evolution |
| 16.40 17.40 | <b>Okrogla miza</b>   | <b>Round-table discussion</b>  |
|             | <i>Povezovalac:</i> <b>Alexis Zrimec</b>  | <i>Chair:</i> <b>Alexis Zrimec</b>   |
|             | <b>Derek Bell, Jože Mencinger, Jože Vogrinc, Al Vrezec</b>  | <b>Derek Bell, Jože Mencinger, Jože Vogrinc, Al Vrezec</b>   |
| 17.40–17.50 | Zaključek:<br><b>Gregor Mohorčič</b>  | Closing of the symposium:<br><b>Gregor Mohorčič</b>  |

# VZEMI SVET V ROKE

Postani naročnik revij National Geographic



[www.junior.si](http://www.junior.si) | [www.ngm.si](http://www.ngm.si) | [www.ng-popotnik.si](http://www.ng-popotnik.si) | 080 19 22

 NATIONAL  
GEOGRAPHIC  
SLOVENIJA

