

POVEZANOST PROCESOV

Mednarodni posvet Biološka znanost in družba

Ljubljana, 6.–7. oktober 2011
Zbornik prispevkov

INTERDEPENDENCE OF PROCESSES

Conference on Bioscience and Society

October 6–7, 2011, Ljubljana, Slovenia
Proceedings

BIOSCIENCE
AND
SOCIETY



BIOLOŠKA
ZNANOST
IN DRUŽBA

The National Education Institute
Ministry of Education and Sport
Slovenian Physiological Society
Biological Society of Slovenia
Centre of Excellence for Integrated Approaches in
Chemistry and Biology of Proteins
University of Ljubljana, Biotechnical Faculty,
Department of Biology

Zavod RS za šolstvo
Ministrstvo za šolstvo in šport
Slovensko fiziološko društvo
Društvo biologov Slovenije
Center odličnosti za integrirane pristope v kemiji
in biologiji proteinov
Oddelek za biologijo Biotehniške fakultete,
Univerza v Ljubljani

Povezanost procesov**Mednarodni posvet Biološka Znanost in družba**

Ljubljana, 6.–7. oktober 2011

Zbornik prispevkov

Interdependence of Processes**Conference on Bioscience and Society**

October 6–7, 2011, 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

Slovenskim fiziološkim društvom / Slovenian Physiological Society

Društvom biologov Slovenije / Biological Society of Slovenia

Centrom odličnosti za integrirane pristope v kemiji in biologiji proteinov / Centre of Excellence for Integrated Approaches in Chemistry and Biology of Proteins

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

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

Marjan Slak Rupnik, Univerza v Mariboru, Medicinska fakulteta, Inštitut za fiziologijo / University institute of Maribor, Faculty of Medicine, Institute of Physiology

Gregor Belušič, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo / University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology

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

Saša Kregar, Zavod RS za šolstvo / The National Education Institute

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

Drugi člani / Other members:

Mihael J. Toman, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo / University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology

Ivan Kreft, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo / University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Agronomy

Gregor Zupančič, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo / University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology

Jerneja Ambrožič Avguštin, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo / University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology

Amalija Žakelj, Zavod RS za šolstvo / The National Education Institute

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

Avtorji prispevkov / Authors

Frances Ashcroft, Kepa Ruiz-Mirazo, Nina Gunde Cimerman, Dušan Turk, Patrick Collombat, Victor P. Shcherbakov, Jerneja Ambrožič Avguštin, Gregor Belušič, Andraž Stožer in Marjan Slak Rupnik, Marjana Regvar in Katarina Vogel Mikuš, Heikki Setälä, Marko Debeljak, Alenka Gaberščik, Ivan Kreft, Margaret McCarthy, Jože Vogrinc, Jože Trontelj, Andreja Barle Lakota, Al Vrezec, Amalija Žakelj

Uvodniki / Leading articles

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

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

Strokovni pregled/ Reviewers

Gorazd Avguštin, Aleš Kladnik, Gregor Belušič, Marjan Slak Rupnik, Al Vrezec, Davorin Tome, Jerneja Ambrožič Avguštin, Gregor Majdič, Andreja Barle Lakota, Tanja Popit

Prevodi / Translators

Jure Jugovič, Marjan Slak Rupnik, Gregor Belušič, Tanja Popit, Al Vrezec

Urejanje / Editors

Minka Vičar, Saša Kregar

Jezikovni pregled / Proofreader

Tine Logar

Izdal in založil / Publisher

Zavod RS za šolstvo

Predstavnik / Represented by

Gregor Mohorčič

Urednik založbe / Editor of the Publishing Centre

Milivoj Stankovič

Oblikovanje ovitka / Designer

Darko Birska

Tisk / Print

Present, d. o. o.

Naklada / Printrun

500 izvodov / copies

Prva izdaja, prvi natis / First Edition

Ljubljana, 2011

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

573.7(082)

MEDNARODNI posvet Biološka znanost in družba (2011 ; Ljubljana)

Povezanost procesov : zbornik prispevkov = Interdependence of processes : proceedings / Mednarodni posvet Biološka znanost in družba, Ljubljana, 6. in 7. oktober 2011 = Conference on Bioscience and Society, October 6-7, 2010, Ljubljana, Slovenia ;

[organizatorji] Zavod Republike Slovenije za šolstvo ... [et al.] =

[organizers] The National Education Institute ... [et al.] ;

[avtorji prispevkov] Frances Ashcroft ... [et al.] ; uvodniki Danilo

Türk, Minka Vičar ; prevodi Jure Jugovič ... [et al.] ; urejanje

Minka Vičar, Saša Kregar]. - 1. izd., 1. natis = 1st ed. -

Ljubljana : Zavod RS za šolstvo, 2011

ISBN 978-961-234-990-5

1. Gl. stv. nasl. 2. Vzp. stv. nasl. 3. Biološka znanost in družba
4. Ashcroft, Frances 5. Vičar, Minka, 1956- 6. Zavod Republike
Slovenije za šolstvo
257633280

© Zavod Republike Slovenije za šolstvo, 2011

Vse pravice pridržane. Brez založnikovega pisnega dovoljenja 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

Danilo Türk	Uvodni nagovor predsednika Republike Slovenije / Opening speech of the President of the Republic of Slovenia	7
Minka Vičar	Uvod / Introduction	9

Evolucija spleta celičnih procesov / Evolution of the web of cellular processes

Frances Ashcroft	Iskra življenja (od ionskih kanalov do prirojenega diabetesa) / The Spark of Life (from ion channels to neonatal diabetes)	11
Kepa Ruiz-Mirazo	»Avtonomija protocelic«: povezovanje procesov s samoustvarjanjem meja / »Procell autonomy«: linking processes through self-made boundaries	14
Nina Gunde Cimerman	Prilagoditve gliv na izjemno visoke koncentracije soli / Fungal adaptation to extremely high salt concentrations	19
Dušan Turk	Proteini, nosilci življenja / Proteins, life carriers	25

Učinki celičnih procesov v mnogoceličnih organizmih / The effects of cellular processes in the multicellular organisms

Patrick Collombat	Regeneracija β -celic v trebušni slinavki miši / β -cell regeneration in the mouse pancreas	29
Victor Prokhorovich Shcherbakov	Spolno razmnoževanje kot sodelovanje / Sexual reproduction as cooperation	34
Jerneja Ambrožič Avguštin	Razvoj rezistenc (odpornosti) proti antibiotikom / Development of antibiotic resistance	44
Gregor Belušič	Krog sklopljene zaznave in odziva / The cycle of perception-action coupling	49
Andraž Stožer in Marjan Slak Rupnik	Ateroskleroza / Atherosclerosis	56

Soodvisnost biotskih procesov v ekosferi / Interdependence of biotic processes in the ecosphere

Marjana Regvar in Katarina Vogel Mikuš	Primarna produkcija s perspektive rastlin / Primary production from a plant's perspective	66
Heikki Setälä	Dinamika gozdne prehranske mreže s poudarkom na življenjski združbi tal / Forest food web dynamics with special emphasis on soil biota	71
Marko Debeljak	Gozdovi v svetu in Sloveniji / Forests in the world and Slovenia	86
Alenka Gaberščik	Medsebojna povezanost rastlin ter ozračja in klime / The interaction of plants with atmosphere and climate	95
Ivan Kreft	Možnosti vpliva gensko spremenjenih (transgenih) organizmov na ekosisteme / Possible impact of transgenic organisms on ecosystems	101

Povezanost biotskih in družbenih procesov / Interdependence of biotic and social processes

Margaret McCarthy	Spolne razlike v možganih: Dejstvo ali izmišljotina? / Sex differences in the brain: Fact or fiction?	106
Jože Vogrinc	Sprejemanje novih znanj o realnem svetu in spreminjanje razmišljanja v kulturnem kontekstu / Acceptance of new knowledge about real world and change of thinking in cultural context	121
Jože Trontelj	Znanje kot družbena vrednota. Pogled iz medicine / Knowledge as a societal value. Perspectives from medicine	128
Andreja Barle Lakota	Pravica do javne rabe uma / Is public use of intellect out of fashion?	133
Al Vrezec	Invazijski proces tujerodnih vrst s primeri iz Slovenije / Invasive process of non-native species with examples from Slovenia	138
Amalija Žakelj	Posodabljanje učnih načrtov kot stalna praksa sodobnih šolskih sistemov / Modernizing curricula in terms of permanent practice of contemporary education systems	152

UVODNI NAGOVOR

predsednika Republike Slovenije dr. Danila Türka,

častnega pokrovitelja mednarodnega posveta Biološka znanost in družba,
Povezanost procesov (Ljubljana, 6.–7. oktober 2011)



Ekosfera je skupna zibelka življenja, ki se poganja s spletom biotskih procesov, v katerem smo vse vrste povezane in se razvijamo z evolucijo. Je najvišja hierarhična stopnja organiziranosti živih sistemov, ki se sama razvija in vzdržuje, zato ne rabi upravljavca. Njen splet biotskih procesov, od katerega smo popolnoma odvisni, temelji na rastlinskih celicah, ki sprejemajo svetlobno energijo zunajzemeljskega sevanja in jo shranjujejo v organskih proizvodih fotosinteze. Proizvodi fotosinteze na primer omogočajo bogato biodiverzitetno gozdnih ekosistemov, ki v spletu procesov uravnava nastajanje in sestavo prsti in zraka, vpliva na lokalno in globalno klimo, zadržuje in čisti vodo, preprečuje širjenje puščav, proizvaja hrano in zdravilne učinkovine ter podpira druge procese.

V zadnjih desetletjih človeška vrsta s prevladujočimi produkcijskimi odnosi vedno bolj uničuje ekosfero. Še posebej zaskrbljujoče je obsežno krčenje tropskih gozdov. S tem se uničuje globalno najbogatejša biodiverzitetna, katere del so tudi ogrožene vrste naših najbližjih sorodnikov, primatov. V Kongu, denimo, zaradi pridobivanja rudnin, pomembnih za zahodno elektronsko industrijo, neodgovorno uničujejo ogromne površine tropskega

gozda. Smo na meji, ko nas nadaljevanje neustreznega ravnanja lahko še bolj prizadene ali za zmeraj odstrani iz te zibelke življenja. Zaradi pomena in globalnega stanja gozdov je Generalna skupščina Organizacije združenih narodov leto 2011 razglasila za mednarodno leto gozdov, z geslom »Gozdovi za ljudi«. S tem želi krepiti zavedanje javnosti o pomenu gozdov za človeštvo in o nujnosti njihove trajnostne rabe.

Ker so ekosistemi prek spleta biotskih procesov povezani v ekosferi, je pri skrbi za njihovo trajnostno rabo pomembno povezovanje in usklajevanje vseh držav. Z razglasitvami zaščitene območij naravnih mešanih gozdov želijo evropske države prispevati k ohranjanju biodiverzitete. Vendar večje število vrst na premajhnih površinah rezervatov dolgoročno ne more imeti dovolj virov za preživetje. Zato bo ključno povezovanje v omrežja zavarovanih območij na lokalni in globalni ravni. Slovenija je s 35,5 odstotka ozemlja vključena v evropsko omrežje naravovarstvenih območij *Natura 2000* z redkimi ali ogroženimi rastlinskimi in živalskimi vrstami. 70 odstotkov tega ozemlja pokrivajo gozdni ekosistemi. Slovenija sodeluje tudi v Unescovem medvladnem raziskovalnem programu MAB (Man and the Biosphere) – Človek in biosfera, katerega namen je vključevanje znanja ekologije in družboslovja v aktivnosti za spodbujanje udeležanja trajnostnega razvoja.

Premalo se zavedamo, da ohranjanje gozdov zagotavlja tudi najustreznejšo rabo prsti kot neločljivega podsistema ekosistemov. Biodiverzitetna prsti odločilno vpliva na njeno rodovitnost. Ko si je človek na izsekanih območjih začel zagotavljati vire hrane, je z obdelovanjem začel spreminjati prst. Ob prehodu na monokulturno industrijsko pridelavo kulturnih rastlin je opuščal organsko gnojenje in uvažal intenzivno mineralno gnojenje ter uporabo biocidov. To je privedlo do izginjanja humusa, uničevanja biodiverzitete ter slabšanja rodovitnosti, izsuševanja in pregrevanja prsti. Vse to v nekaterih območjih sveta že vodi v spreminjanje agrarnih površin v puščavo. Intenzivna monokulturna pridelava, ki jo narekuje logika trga, je povezana tudi z ogromno porabo fosilnih goriv. To dodatno prispeva k onesnaževanju. Onesnažila prek spleta procesov vplivajo na celotno ekosfero in slej ko prej pristanejo tudi na našem krožniku, v atmosferi ali pitni vodi.

Prst pokriva manj kot polovico kopnega. Če upoštevamo še širjenje puščav, skalne predele in druga za človekovo pridelavo hrane manj primerna območja, ugotovimo, da je številčno človeštvo odvisno od izjemno omejene površine talnega dela ekosistemov, ki si ga delimo z drugimi vrstami. Zato je skrajni čas, da ustavimo tudi uničevanje talnih delov ekosistemov in s sonaravno rabo prsti zagotovimo našo prehransko varnost. V živi naravi so vsi njeni deli soodvisni, zato ne moremo ohranjati samo enega dela, drugega pa uničevati. Rodovitno prst lahko ohranjamo z ohranjanjem življenja tako v talnih kot površinskih delih ekosistemov.

Iz preteklosti, ko so ljudje bolj čutili svojo odvisnost od ekosistemov, se je nabralo veliko znanja o sonaravni rabi gozdov in prsti, ki je ob zadovoljevanju socialnih funkcij ohranjala gozdne in antropogene ekosisteme ter podpirala ekosocialni koncept razvoja našega kmetijstva in zeleno ekonomijo. Gozdarska stroka na našem ozemlju je na temelju sistemskega raziskovanja biotskih procesov in prenosa znanja v prakso opravila pionirsko delo z uveljavitvijo prebiralne sečnje. Zakonodaja je s prepovedjo golosekov in paše v gozdu tudi pripomogla k temu, da je Slovenija že v preteklosti dosegala večino zelenih ciljev OZN v zvezi s trajnostno rabo gozdov. V mednarodnem letu gozdov tako lahko to znanje delimo z drugimi ter več poudarka posvetimo ohranjanju biodiverzitete talnih delov ekosistemov in uspešnejši rabi lesa.

Dejstvo, da velik del najkakovostnejše hlodovine poceni izvažamo kot surovino, namesto da bi jo predelovali v izdelke z visoko dodano vrednostjo, kaže na zanemarjanje razvojnih potencialov na tem področju. Les je eden od produktov rastlinske fotosinteze. Drevesa v tej brezplačni proizvodnji za razliko od industrijske proizvodnje porabljajo ogljikov dioksid in ga skladiščijo v lesu. Les ni samo obnovljivi vir za kurjavo, ki sprošča ogljikov dioksid nazaj v ozračje. Je najbolj kakovosten in zdrav material z izjemno dobrimi lastnostmi za uporabo v gradbeništvu, pohištveni in papirni industriji. Za proizvodnjo lesnih izdelkov porabimo manj energije kot za izdelke iz plastike ali kovin. Poleg tega lesni izdelki še naprej skladiščijo ogljik.

Opuščanje razvojnih oddelkov in posledično propadanje lesnopredelovalne dejavnosti ter blagovnih znamk pomeni izgubo potenciala znanja in izkušenj ter zanemarjanje danosti in priložnosti za nova delovna mesta na območjih z viri. Znanje se odraža tako v dodani vrednosti kakovostnih izdelkov kot v pravični delitvi prihodkov ter širokem sodelovanju in usklajevanju sektorjev. V soodvisnih družbenih razmerjih en sektor brez drugega ali na račun drugega dolgoročno ne more delovati ustrezno. Ravno pri prizadevanjih za trajnostni razvoj se najbolj vidi, da bo za našo ohranitev v zibelki življenja potrebno pri načrtovanju človekovih dejavnosti tudi odgovorno vključevanje znanja o dinamičnih živih in družbenih sistemih ter usklajevanje vseh aktivnosti človeštva.

V obravnavi vseh vprašanj biosfere se krepi potreba po uveljavljanju znanja in znanosti. Znanje je javno dobro, ki vpliva na družbeni razvoj in kakovost življenja ter s tem povezano prihodnost posameznikov. Pomaga nam v množici informacij prepoznati ključne probleme človeštva ter poskuse prikritega omejevanja svobode in pravic. Socialne posledice nižanja kakovosti javnega šolskega sistema in prepuščanja parcialnim interesom se kažejo z zamikom. Kakovost življenja vseh soodvisnih delov kompleksne človeške družbe je odvisna od tega, koliko bomo prepoznali pomen znanja in ga uspeli skupaj s temeljnimi vrednotami človeštva prenesti na mlajše generacije. Producerski sistem pa mora mlajšim generacijam omogočiti priložnosti za prestop v aktivno ustvarjalno obdobje, da bodo lahko odgovorno sodelovale v skupnem trajnostnem razvoju.

Kompleksni problemi sodobne družbe kažejo na večanje pomena kakovostnega javnega šolskega sistema, ki temelji na dobro izobraženih učiteljicah in učiteljih. Razvoj na tem področju zato mora poleg dostopa do znanja zagotavljati ustrezna sredstva za stalno strokovno izobraževanje učiteljic in učiteljev ter stik z razvojem znanosti. Včerajšnji svetovni dan učiteljev naj se nadaljuje v prizadevanjih za krepitev pomena znanja in poslanstva učiteljskega poklica, k čemur pripomorejo tudi izobraževanja na mednarodnih posvetih.

UVOD

Minka Vičar, vodja mednarodnega posveta Biološka znanost in družba



Zbornik vsebuje prispevke petega mednarodnega posveta Biološka znanost in družba, Povezanost procesov, ki je potekal 6.–7. 10. 2011 v Ljubljani. 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, Oddelkom za biologijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani, Centrom odličnosti za integrirane pristope v kemiji in biologiji proteinov, Slovenskim fiziološkim društvom in Društvom biologov Slovenije.

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

Zbornik je namenjen profesorici in profesorjem biologije, naravoslovja in družboslovja ter drugim kot pomoč pri vpeljevanju sistemskega pristopa pri pouku.

Na spletni strani posveta (<http://www.zrss.si/bzid/procesi>) so poleg zbornika objavljeni tudi posnetki predavanj in okroglih miz ter informacije o spremljevalnih dogodkih.

S petim mednarodnim posvetom Biološka znanost in družba nadaljujemo izobraževanje za uvajanje posodobitev učnih načrtov za biologijo, pri čemer je poudarek na sistemskem pristopu pri obravnavi delovanja živih sistemov v luči evolucije kot osrednjega koncepta biologije.

Ker je ustaljene miselne vzorce težko spreminjati, bo pri postopnem prehajanju s tehnicističnega na sistemski koncept obravnave delovanja živih sistemov in s tem povezano razmišljanje potrebno še veliko izobraževanja, razprav z matično stroko in izmenjave izkušenj. Glede na hiter razvoj in uporabo bioloških spoznanj postaja vsebinsko posodabljanje biološkega izobraževanja nuja, ravno tako čim prejšnja uveljavitev sodobnega koncepta biološkega izobraževanja v celotni vertikali izobraževanja.

Poleg strokovne podpore učiteljicam in učiteljem bo za izvedbo učnega načrta in zagotovitev integritete predmeta treba zagotoviti ali vsaj povrniti ustreznejši dostop do biološkega izobraževanja v osnovni šoli, ki z letošnjim letom uradno začneja z izvajanjem posodobljenega učnega načrta za biologijo.

Letošnji posvet je potekal v mednarodnem letu gozdov 2011. Obeležili smo ga s predstavitev dobre prakse ohranjanja naših gozdnih ekosistemov, ki kaže, da s pomočjo znanja o živih sistemih lahko trajnostno izkoriščamo njihove dobrine in procese ter ohranjamo njihovo integriteto, soodvisne biotske procese, obnavljanje in razvoj. Razvoj tehnologij lahko prispeva k izboljšanju delovnih procesov in izdelkov, manjši porabi energije in surovin, zmanjševanju onesnaževanja ekosfere ter k manj agresivnim posegom v žive sisteme, ne more pa na nobeni ravni organizacije biosfere nadomestiti v evoluciji razvijajoče se biodiverzitete ekosistemov ali spleta kompleksnih biotskih procesov. Zato ne moremo dopuščati nadaljevanja nerazumnega uničevanja produktov evolucije in s tem ogrožati evolucije človeške vrste. Rešitve za življenje prihodnjih generacij bodo zato morale vključevati tudi splošna znanja o kompleksnih živih sistemih, njihovi evoluciji in soodvisni povezanosti v spletu procesov ekosfere.

Doseganje ustrežnejših rešitev za razvoj človeštva je povezano tudi z razumevanjem položaja človeka v biosferi in znanjem o delovanju dinamičnih družbenih sistemov. Zato program posvetov Biološka znanost in družba vključuje kompleksno obravnavo spletov procesov in njihovo soodvisnost tako v biosferi kot v družbi. Brez celostnega razumevanja žive narave in človeške družbe prihodnje generacije ne bodo mogle sodelovati v razvoju, ki bo upošteval pravice človeka in ohranjal njegove življenjske pogoje. Pri vključevanju družbenih vidikov v program posveta ves čas sodeluje tudi predmetna skupina za sociologijo na Zavodu RS za šolstvo.

Zbornik sledi tematskim sklopom posveta, ki zajemajo evolucijski razvoj in delovanje spleta biotskih procesov, njihovo povezanost in učinke na višjih, kompleksnejših ravneh organizacije živih sistemov, od celic, organizmov, ekosistemov do ekosfere kot najvišje integracijske ravni živih sistemov.

Znanje nam omogoča, da lahko odgovorno načrtujemo svoje dejavnosti in predvidimo možne posledice svojega ravnanja, zato je poudarjen pomen zagotavljanja dostopa do splošnega znanja o realnem svetu, ki je nujno za razvijanje kritičnega mišljenja, prepoznavanje ključnih problemov človeštva in sistemsko reševanje kompleksnih problemov prihodnjega razvoja človeštva.

Spremljevalni dogodek letošnjega posveta je bila predstavitev slovenskega prevoda knjige *Življenje v skrajnostih: znanost preživetja*, avtorice Frances Ascroft, ki je tudi predavala na posvetu. Zahvaljujemo se založbi Zavoda RS za šolstvo, ki je poleg izida zbornika omogočila izid tega prevoda.

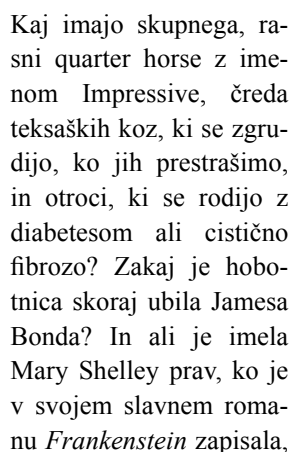
Materialne stroške posveta sta poleg organizatorja in zgoraj naštetih sodelujočih ustanov z donacijami podprla Mercator, d. d., in Krka, d. d. Vsem se zahvaljujemo za pomoč.

Predavateljicam in predavateljem se zahvaljujemo za brezplačne prispevke, predavanja, sodelovanje v razpravah na okroglih mizah na posvetu in pomoč pri uvajanju systemskega pristopa. Za brezplačno delo pri pripravi in izvedbi posveta se zahvaljujemo ožji delovni skupini ter članicam in članom organizacijskega odbora kot tudi pokrovitelju, Slovenski akademiji znanosti in umetnosti, za podporo.

Še posebej se zahvaljujemo častnemu pokrovitelju posveta, predsedniku Republike Slovenije, dr. Danilu Türku, za njegov prispevek k višanju zavesti o pomenu znanja za trajnostno rabo biosfere ob ohranjanju njenega globalnega spleta procesov, ki nam zagotavlja pogoje za nadaljnji razvoj.

(from ion channels to neonatal diabetes)

University of Oxford UK



Vsem nam je poznano, da električne stroje poganja elektrika, slabše je splošno sprejeto, da elektrika poganja tudi nas. Naša sposobnost, da beremo in razumemo to stran v knjigi, vidimo in slišimo, razmišljamo in govorimo, premikamo roke in noge, temelji na električnih dogodkih v živčnih celicah naših možganov in mišic v udih. Še manj je poznano, da se električna aktivnost začne in uravnava z ionskimi kanali. Ti malo poznani proteini so bistveni za vse plati našega življenja – od zavesti do obrambe pred infekcijami, od spolne privlačnosti do utripanja našega srca. Glede na njihovo vseprisotnost in funkcionalni pomen ne preseneča, da številne zdravilne učinkovine uravnavajo aktivnost ravno teh molekularnih strojev. Motnje v delovanju ionskih kanalov se tako pogosto kažejo kot bolezni pri ljudeh in živalih.

tako njihovo klinično stanje kot tudi kakovost njihovega življenja.



We are all familiar with the fact that machines are powered by electricity, but it's perhaps not so widely appreciated that the same is true for ourselves. Your ability to read and understand this page, to see and hear, to think and speak, and to move your arms and legs is due to the electrical events taking place in the nerve cells in your brain and the muscle cells in your limbs. And that electrical activity is initiated and regulated by your ion channels. These little-known proteins are essential for every aspect of our lives, from consciousness to fighting infection, from sexual attraction to the beating of our hearts. Not surprisingly, given their ubiquity and functional importance, a multitude of medicinal drugs work by regulating the activity of these minute molecular machines, and impaired ion channel function is responsible for many human and animal diseases.

In this lecture, Frances Ashcroft introduces a cast of extraordinary personalities whose work has charted the links between molecule and mind. She explains how the electrical activity of your nerve and muscle cells is generated and shows how genetic defects (mutations) in ion channel proteins produce disease. She also describes how her own work has identified a special type of ion channel that is involved in regulating insulin secretion from the pancreas in response to changes in blood sugar levels. This knowledge has led to a new therapy for patients born with diabetes who have been able to switch from insulin injections to oral tablets, with significant improvement in both their clinical condition and quality of life.

Frances Mary ASHCROFT, FRS (članica Kraljeve akademije)

Naslov/*Present Address*: University Laboratory of Physiology, Parks Road, Oxford, OX1 3PT, England
 Zaposlitve/*Present Positions*: Royal Society GlaxoSmithKline Research Professor, Oxford
 Professorial Fellow, Trinity College, Oxford
 Director, OXION (Wellcome Trust Integrative Physiology Initiative in Ion Channels and Diseases of Electrically Excitable Cells)
 Honorary Visiting Professor, Peninsula Medical School, Exeter
 International Visiting Professor, Kobe University, Japan
 Honorary Fellow, Girton College, Cambridge

Akademski pot/*Academic Career***Diplome/*Degrees***

1996	Sc.D	Cambridge University
1979	Ph.D	Cambridge University
1978	M.A	Cambridge University
1974	B.A	Cambridge University (1st class Honours, Zoology)
2007		Honorary Doctorate, Leicester University
2003		Honorary Doctorate, The Open University

Nagrade/*Awards*

2010	Feldberg Foundation Prize Honorary Member, British Biophysical Society
2009	Mendel Lecture, Brno Slovakia
2008	Rodney Porter Lecture, Oxford University Kroc Lecture, Uppsala University, Sweden
2007	Albert Renold Prize, European Association for the Study of Diabetes Walter B Cannon Award, American Physiological Society Gordon Cumming Lecturer, Medical Research Society (UK) Women of Outstanding Achievement in SET, UKRC (Portrait)
2006	Linacre Lecture, St John's College, Cambridge
2004	Charter Medal, Institute of Biology Kovist Lecture, University of Calgary, Canada Shirley Bryant Memorial Lecture, University of Cincinnati
2003	Royal College of Surgeons in Ireland, Charitable Infirmary Charitable Trust Medal and Lecture Annual Review Prize Lecturer, Physiological Society Wiersma Visiting Professor of Neuroscience, CalTech, USA
2001	Elected Member of the Academia Europea
2000	Elected Member, European Molecular Biology Organization
1999	Elected Fellow of the Royal Society of London (8000th Fellow)
1999	Elected Fellow of the Academy of Medical Sciences University of Calgary, Canada
1974	Frank Smart Prize, Cambridge University (for top first in Zoology)

Raziskovalne aktivnosti

Njene raziskave se osredotočajo na homeostazo glukoze. Zanima jo, kako dvig koncentracije krvnega sladkorja sproži sproščanje hormona inzulina in celic beta trebušne slinavke, kako se ta proces pokvari pri diabetesu tipa 2 in prirojenem diabetesu in, ne nazadnje, kako delujejo učinkovine, ki jih uporabljamo za zdravljenje obeh oblik diabetesa. Veliko njenega dela zadeva od ATP-odvisen kalijev kanal (KATP), za katerega je skupaj s kolegi ugotovila, da je pomemben pri normalnem izločanju inzulina kot tudi pri bolezni. S funkcijo KATP-kanala je povezana njegova struktura, celična presnova, pa tudi mutacije/polimorfizmi, ki lahko vodijo v bolezen. Omenjeni ionski kanal preučuje na mnogih ravneh od atomske strukture, biofizikalnih lastnosti do številnih vlog tega kanala v različnih tkivih, celotnem organizmu in pri bolezenskih stanjih. Tako proučuje

KATP-kanale v hipotalamičnih živčnih celicah in njihovo vlogo pri uravnavanju apetita (in debelosti). Končno, preučuje tudi funkcijo gena FTO, ki predisponira običajno debelost.

Research Activities

Her research focuses on glucose homeostasis. Specifically, she is interested in how a rise in the blood sugar concentration stimulates release of the hormone insulin from the beta-cells of the pancreas, what goes wrong with this process in type 2 diabetes and neonatal diabetes, and how drugs used to treat these conditions exert their beneficial effects. Much of her work concerns the ATP-sensitive potassium (KATP) channel, which – as she and her colleagues point out – plays a key role in insulin secretion in both health and disease. She is interested in how the function of the KATP channel relates to its structure, how cell metabolism regulates channel activity, and how mutations/polymorphisms in KATP channel genes cause human disease. The channel is studied at many levels ranging from its atomic structure, biophysical properties to its many roles in different tissues, the whole organism and human disease. She also studies KATP channels in hypothalamic neurones and their role in appetite regulation (and obesity). Finally, she and her colleagues study the function of the FTO gene that predisposes to common obesity.

»Avtonomija protocelic«:

povezovanje procesov s samoustvarjanjem meja

»Protocell autonomy«: linking processes through self-made boundaries

Kepa Ruiz-Mirazo

Oddelek za logiko in filozofijo znanosti, Enota za biofizikalno raziskovanje (C SIC-UPV/EHU)

Euskal Herriko Unibertsitatea, Baskija, Španija

Department of Logic and Philosophy of Science, Biophysics Research Unit (CSIC-UPV/EHU)

University of the Basque Country, Spain

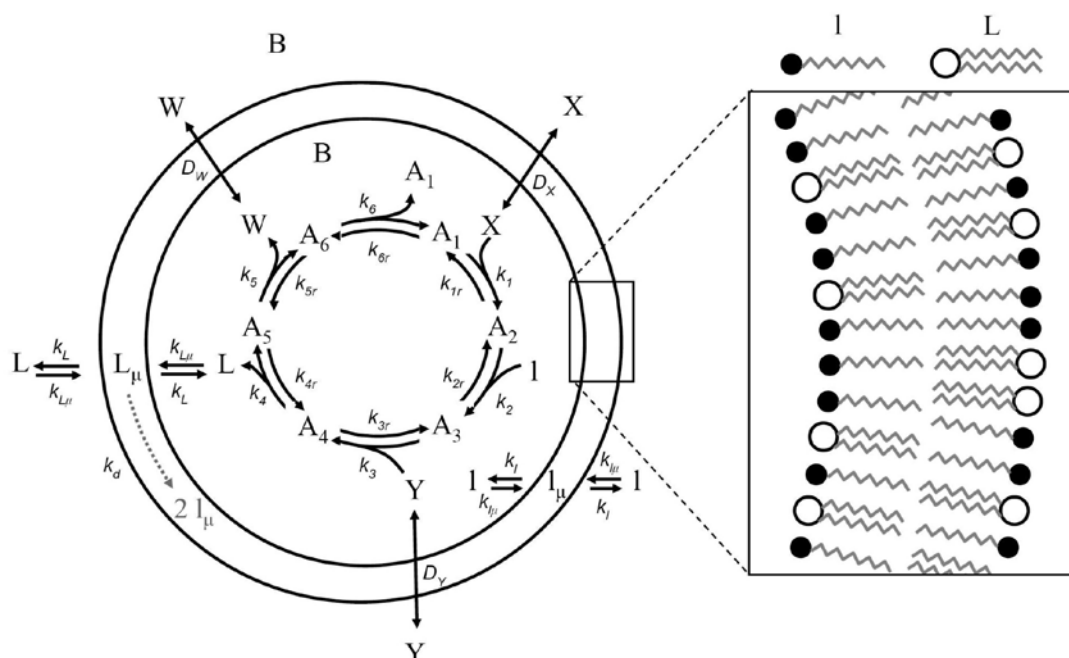
kepa.ruiz-mirazo@ehu.es



Avtonomija ne pomeni neodvisnosti. Namesto tega se nanaša na sposobnost sistema, da določi svoja pravila delovanja, vključno s pravili interakcije s svojim okoljem. To velja za biološke sisteme, ki so s preoblikovanjem razpoložljivih zunanjih materialnih in energetskih virov sposobni zgraditi

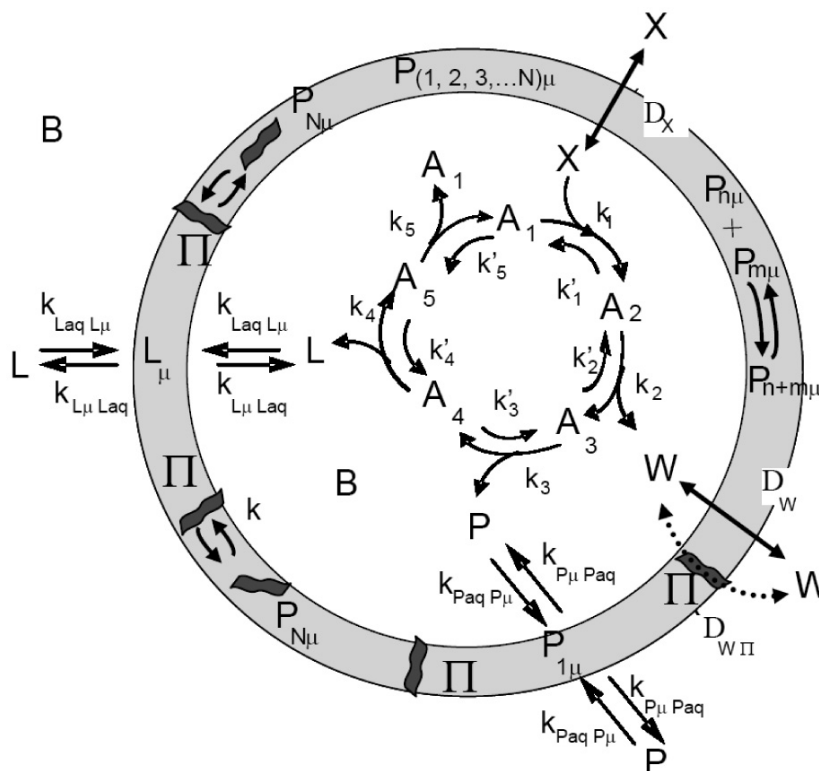
svoje meje (lipidne membrane) in druge funkcionalne sestavine (beljakovine, sladkorje, nukleinske kisline itd.). To uspejo s časovnim in prostorskim povezovanjem in usklajevanjem kompleksnih mrež reakcijskih procesov, ki potekajo v nehomogenih, neuravnovešenih termodinamičnih pogojih. Tako biološki sistemi, ki so nujno odprti sistemi, predstavljajo dinamično organizacijo procesov, ki so jasno ločeni od inertnega okolja, in sočasno zbirajo produkte svojih dejavnosti.

V tem prispevku trdim, da se je avtonomija v svojem temeljnem in ozkem smislu morala razviti precej zgodaj, skozi zaporedje prehodov, ki so vodili od zapletenih fi-



$$\begin{aligned}
 &k_i = 10, k_{ir} = 0.1, \text{ for } i = \{1-6\}; k_{l\mu} = k_{l\mu} = 7.6 \times 10^{19} \text{ s}^{-1} \text{M}^{-1} \text{dm}^{-2}, k_1 = 4.56 \text{ s}^{-1}; k_L = 7.6 \times 10^{-2} \text{ s}^{-1} \\
 &D_x = D_y = 4.62 \times 10^8 \text{ dm}^2 \text{s}^{-1} \text{mole}^{-1}; D_w^1 = 1.93 \times 10^8 \text{ dm}^2 \text{s}^{-1} \text{mole}^{-1}; D_w^L = 5.40 \times 10^5 \text{ dm}^2 \text{s}^{-1} \text{mole}^{-1} \\
 &[X]_{\text{env}} = [Y]_{\text{env}} = 0.001 \text{ M (constant)}; [W]_{\text{env}} = 0 \text{ (constant)} \\
 &[l]_{\text{env}} = [l]_{\text{core}} = 4 \text{ mM}; [A_1]_{\text{core}} = 0.002 \text{ M}; [B] = 0.2 \text{ M (other initial concentrations set to zero)}
 \end{aligned}$$

Slika 1



Slika 2

zikalno-kemijskih sistemov k , biološko gledano, najenostavnejšim sistemom. Poleg ustreznih eksperimentalnih dokazov, ki so jih že zbrali v različnih laboratorijih, predstavljam še teoretični model, ki prikazuje, kako pride do prehoda od fizikalno-kemijskih k živim sistemom: s pomočjo sklopljenja mrež avtokatalitičnih kemičnih reakcij s procesi samozdruževanja lipidov, ki tvorijo membrane sistema. To zaznamuje pomemben prehod, pri katerem se »mehurčki« (vezikli, zaprti dvosloji) preoblikujejo v »protocelice«, ki pridobijo nadzor nad proizvodnjo svojih lastnih meja, kar je ključni korak za avtonomijo in regulacijo na ravni sistema. Idejo prikazujemo tako za protocelice, ki so zgrajene iz različnih tipov lipidnih molekul (nekatere od njih se sintetizirajo interno; slika 1), kot za bolj kompleksne sisteme, v katerih poleg lipidov nastopajo še oligopeptidi (slika 2), kar obogati, in razširi nabor dinamičnih in regulacijskih vedenj živega sistema.

V skladu s tem lipidnih meja ne prikazujemo kot ovire (na primer kot molekularne strukture, ki služijo za ločitev od okolice), ampak kot povezovalce procesov: kot organske vmesnike, v katerih se nahajajo različni mehanizmi za nadzor energetskega pretoka, kar dejansko omogoča stalno konstruktivno dinamiko bioloških sistemov. Zato poudarjamo pomen komplementarnega razmerja med mejami celice in notranjim omrežjem reakcij, pri čemer sledimo avtopoietični teoriji, a obenem podajamo interpretacijo na fizikalni osnovi. Poudarjamo, da je avtonomija nujen, vendar ne zadosten teoretični konstrukt, da bi upoštevali vse življenjske pojave, ki jih iz evolucijsko-zgodovinsko-kolektivne dimenzije ne smemo spregledati.

VIRI

- Bickhard M. H. (2000): Autonomy, Function, and Representation. *Communication and Cognition - Artificial Intelligence*, 17 (3-4): 111–131.
- Budin I. & Szostak J. W. (2011): Physical effects underlying the transition from primitive to modern cell membranes. *PNAS* 108 (13): 5249–5254.
- Chen I. A., Roberts R. W., Szostak J. W. (2004): The emergence of competition between model protocells. *Science* 305:1474–76.
- Deamer D. W. (2008): Origins of Life: How leaky were primitive cells? *Nature* 454: 37–38.
- Luisi P. L. (2006): The Emergence of Life: from chemical origins to synthetic biology. Cambridge UP.
- Luisi P. L., Ferri F., Stano P. (2006): Approaches to semi-synthetic minimal cells: a review *Naturwissenschaften* 93 (1): 1–13.
- Mansy S., Schrum J. P., Krishnamurthy M., Tobé S., Treco D. A., Szostak J. W. (2008): Template directed synthesis of a genetic polymer in a model protocell. *Nature* 454, 122–126.
- Mavelli F. & Ruiz Mirazo K. (2007): Stochastic simulations of minimal self-reproducing cellular systems. *Phil. Trans. R. Soc. B* 362: 1789–1802.
- Moreno, A. & Ruiz-Mirazo, K. (2009): The problem of the emergence of functional diversity in prebiotic evolution. *Biology and Philosophy* 24: 585–605.
- Piedrafito G., Mavelli F., Morán F. & Ruiz-Mirazo K. (2009): On the transition from prebiotic to proto-biological membranes: from 'self-assembly' to 'self-production'. *Proceedings of ECAL'09*, Forthcoming publication (Springer, LNCS Series).
- Rasmussen S. et al. (2008): *Protocells: Bridging Nonliving and Living Matter*. MIT Press, Cambridge, MA.
- Ruiz-Mirazo K., Moreno A. (2004): Basic autonomy as a fundamental step in the synthesis of life. *Artificial Life* 10 (3): 235–259.
- Ruiz Mirazo K., Peretó J., Moreno A. (2004): A universal definition of life: autonomy and open-ended evolution. *Origins Life & Evol. Biosph.* 34: 323–346.
- Ruiz Mirazo K. & Mavelli F. (2007): Simulation Model for Functionalized Vesicles: Lipid-Peptide Integration in Minimal Protocells. In F. Almeida e Costa et al (eds) *ECAL 2007, Lisbon, Portugal, September*

- 10–14, 2007, *Proceedings. Lecture Notes in Computer Science* 4648. 32–41. Springer. Heidelberg.
- Ruiz-Mirazo K., Mavelli F. (2008): Towards ‘basic autonomy’: stochastic simulations of minimal lipid-peptide cells. *BioSystems* 91(2): 374–387.
- Segre D., Lancet D. (2000): Composing life, *EMBO Rep.* 1(3): 217–222.
- Szostak J. W., Bartel D. P. in Luisi P. L. (2001): Synthesizing Life. *Nature* 409: 387–390.
- Varela, F. J., Maturana, H. & Uribe, R. (1974): Autopoiesis: The Organization of Living Systems, its characterization and a model. *BioSystems* 5, 187–196.
- Varela, F. J. (1979): *Principles of Biological Autonomy*. New York: North Holland.
- Walde P., Wick R., Fresta M., Mangone M., Luisi P. L. (1994) Autopoietic Self-Reproduction of Fatty Acid Vesicles. *J Am Chem Soc* 116: 11649–11654

Autonomy does not mean independence. It refers, rather, to the capacity of a system to define its own rules of operation as such a system, including the rules of interaction with its environment. This applies to biological systems which are able to build their boundaries (lipid membranes) and other functional components (proteins, sugars, nucleic acids, etc.) through the transformation of externally available material and energetic resources. They manage to do so by putting together and coordinating (both spatially and temporally) a complex network of reaction processes that take place in non-homogeneous, far-from-equilibrium

thermodynamic conditions. Thus, biological systems, being necessarily open systems, constitute a dynamic organisation of processes that becomes clearly distinct from the inert environment that nurtures them and, at the same time, collects the products of their ongoing activity.

In this article, I will argue that autonomy, in its most basic and minimal sense, had to be developed quite early in the sequence of transitions that led from complex physical-chemical systems to the simplest biological ones. Apart from relevant experimental evidence provided in present days by several labs, a theoretical model will be introduced to show how this could be achieved: namely, through the coupling of autocatalytic chemical reaction networks with processes of lipid self-assembly forming the membrane of the system. This marks an important transition, in which »vesicles« (closed bilayers) transform into »protocells«, for they gain control on the production of their own boundaries, a crucial step for autonomous individuation and system-level regulation. The idea will be illustrated both for protocells made with various types of lipidic molecules, some of which are internally synthesized (Fig. 1), and for more complex cases in which lipids are combined with oligopeptides (Fig. 2), bringing about a richer space of dynamic and regulatory behaviours.

Accordingly, lipid boundaries will not be portrayed as barriers, as molecular structures that serve for separation or

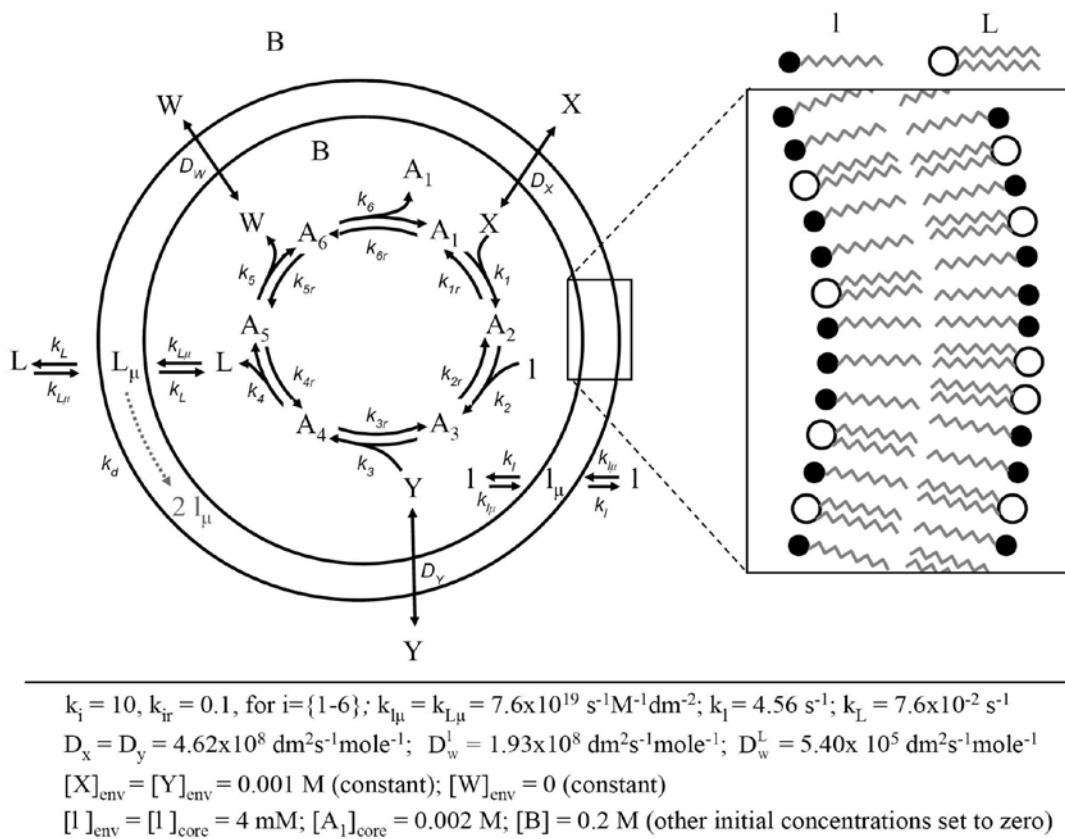


Fig 1

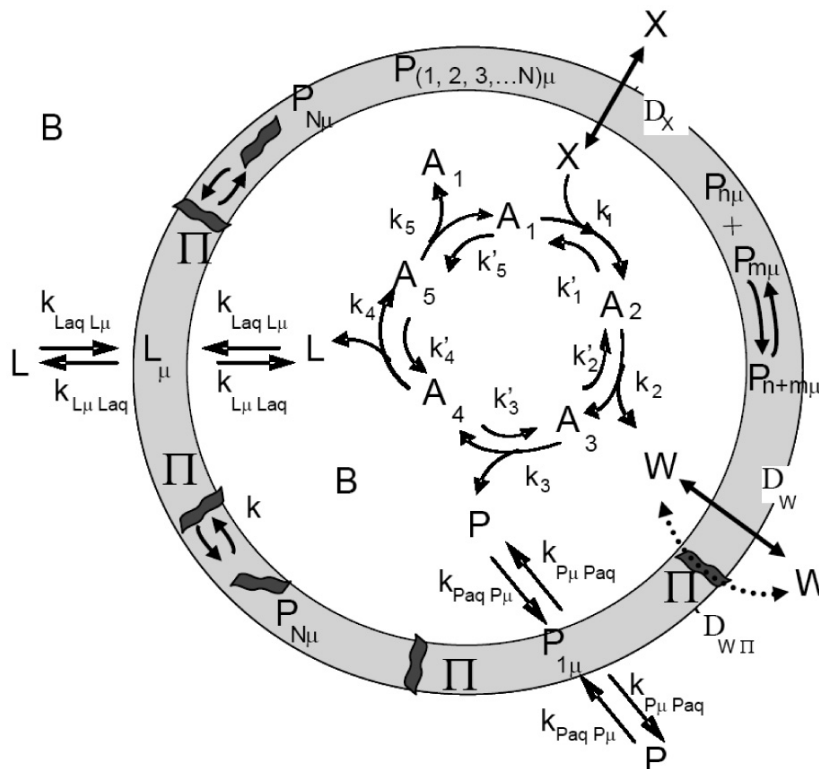
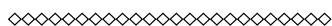


Fig 2

disconnection with the surrounding milieu but, rather, as linkers of processes: i.e., as the organic interfaces in which diverse mechanisms to control energy-matter flows are anchored, making actually possible the continuous constructive dynamics of biological systems. The complementary relationship between boundaries and internal network of reactions will be, therefore, highlighted, following the steps of the autopoietic theory, but giving a more physically grounded and updated interpretation of the idea. Furthermore, autonomy will be claimed as a necessary *but not sufficient* theoretical construct to account for living phenomena, whose evolutionary-historical-collective dimensions also need to be taken specifically into account.

REFERENCES

- Bickhard M. H. (2000): Autonomy, Function, and Representation. *Communication and Cognition – Artificial Intelligence*, 17 (3-4): 111–131.
- Budin I. & Szostak J. W. (2011): Physical effects underlying the transition from primitive to modern cell membranes. *PNAS* 108 (13): 5249–5254.
- Chen I. A., Roberts R. W., Szostak J. W. (2004): The emergence of competition between model protocells. *Science* 305:1474–76.
- Deamer D. W. (2008): Origins of Life: How leaky were primitive cells? *Nature* 454: 37–38.
- Luisi P. L. (2006): *The Emergence of Life: from chemical origins to synthetic biology*. Cambridge UP.
- Luisi P. L., Ferri F., Stano P. (2006): Approaches to semi-synthetic minimal cells: a review *Naturwissenschaften* 93 (1): 1–13.
- Mansy S., Schrum J. P., Krishnamurthy M., Tobé S., Treco D. A., Szostak J. W. (2008): Template directed synthesis of a genetic polymer in a model protocell. *Nature* 454, 122–126.
- Mavelli F. & Ruiz Mirazo K. (2007): Stochastic simulations of minimal self-reproducing cellular systems. *Phil. Trans. R. Soc. B* 362: 1789–1802.
- Moreno, A. & Ruiz-Mirazo, K. (2009): The problem of the emergence of functional diversity in prebiotic evolution. *Biology and Philosophy* 24: 585–605.
- Piedrafita G., Mavelli F., Morán F. & Ruiz-Mirazo K. (2009): On the transition from prebiotic to proto-biological membranes: from ‘self-assembly’ to ‘self-production’. *Proceedings of ECAL’09*, Forthcoming publication (Springer, LNCS Series).
- Rasmussen S. et al. (2008): *Protocells: Bridging Nonliving and Living Matter*. MIT Press, Cambridge, MA.
- Ruiz-Mirazo K., Moreno A. (2004): Basic autonomy as a fundamental step in the synthesis of life. *Artificial Life* 10 (3): 235–259.
- Ruiz Mirazo K., Peretó J., Moreno A. (2004): A universal definition of life: autonomy and open-ended evolution. *Origins Life & Evol. Biosph.* 34: 323–346.
- Ruiz Mirazo K. & Mavelli F. (2007): Simulation Model for Functionalized Vesicles: Lipid-Peptide Integration in Minimal Protocells. In F. Almeida e Costa et al (eds) *ECAL 2007, Lisbon, Portugal, September 10–14, 2007, Proceedings. Lecture Notes in Computer Science* 4648. pp 32–41. Springer. Heidelberg.
- Ruiz-Mirazo K., Mavelli F. (2008): Towards ‘basic autonomy’: stochastic simulations of minimal lipid-peptide cells. *BioSystems* 91(2): 374–387.
- Segre D., Lancet D. (2000): Composing life, *EMBO Rep.* 1(3): 217–222.
- Szostak J. W., Bartel D. P. and Luisi P. L. (2001) *Synthesizing Life*. *Nature* 409: 387–390.
- Varela F. J., Maturana H. & Uribe R. (1974): *Autopoiesis: The Organization of Living Systems, its characterization and a model*. *BioSystems* 5, 187–196.
- Varela, F.J. (1979) *Principles of Biological Autonomy*. New York: North Holland.
- Walde P., Wick R., Fresta M., Mangone M., Luisi P. L. (1994): Autopoietic Self-Reproduction of Fatty Acid Vesicles. *J Am Chem Soc* 116:11649–11654.



Kepa (Pedro) Ruiz-Mirazo je fizik, zaposlen v v Enoti za biofiziko Oddelka za logiko in filozofijo znanosti na Univerzi Baskije v San Sebastianu – Donostiji v Španiji. Ukvarja se z raziskovanjem kompleksnih sistemov, z bioenergetiko, minimalnimi celičnimi sistemi, z izvorom življenja, s teoretično biologijo, z umetnim življenjem in z astrobiologijo. Je avtor številnih člankov in soavtor monografij na temo nastanka življenja v praelicah, vznika bioloških sistemov, avtonomije, regulacije in metabolizma živih sistemov. Njegov članek z naslovom »A universal definition of life: autonomy and open-ended evolution« je bil nedavno uvrščen v knjigo *The Nature of Life* (Cambridge University Press, 2010). Je prejemnik nagrad za izjemne raziskovalne dosežke in večkrat vabljen kot raziskovalec na tujih inštitutih in univerzah.

*Kepa (Pedro) Ruiz-Mirazo is a physicist, working at the Biophysics Research Unit, Department of Logic and Philosophy of Science, University of the Basque Country, San Sebastian-Donostia (Spain). His research interests include complex systems, bioenergetics, minimal cellular systems, origins of life, theoretical biology, artificial life and astrobiology. He is the author of numerous scientific articles and book chapters on the origin of life, protocells, the emergence of biological systems, autonomy, regulation and metabolism of living systems. His article »A universal definition of life: autonomy and open-ended evolution« has been recently included into the book *The Nature of Life* (Cambridge University Press, 2010). He has received awards for extraordinary research achievements and has been working as an invited researcher at international research institutes and universities.*

Prilagoditve gliv na izjemno visoke koncentracije soli

Fungal adaptation to extremely high salt concentrations

Nina Gunde - Cimerman

Odddelek za biologijo, Biotehniška fakulteta, Univerza v Ljubljani, Večna pot 111, SI-1000 Ljubljana, Slovenija

nina.gunde-cimerman@bf.uni-lj.si

Center odličnosti za integrirane pristope v Kemiji in Biologiji proteinov (CIPKeBiP), Jamova 39,

SI-1000 Ljubljana, Slovenija

Department of Biology, Biotechnical Faculty, University of Ljubljana, Večna pot 111, SI-1000 Ljubljana, Slovenia

nina.gunde-cimerman@bf.uni-lj.si

Centre of Excellence for Integrated Approaches in Chemistry and Biology of Proteins (CIPKeBiP), Jamova 39,

SI-1000 Ljubljana, Slovenia



Izvleček: Okolja kjer se fizikalno-kemijski parametri približajo vrednostim blizu zgornjim mejam življenja, imenujemo ekstremna. V primeru izjemno slanosti okolij je omejujoč dejavnik visoka koncentracija NaCl in drugih soli, ki ga pogosto spremljajo še drugi tipi stresa, kot so visoke temperature, visoko UV-sevanje, nizke koncentracije kisika in nihanje hranil. Danes vemo, da lahko mikrobovo življenje obstaja v celotnem razponu slanosti, ki jih najdemo v naravnih okoljih, od sladkovodnih voda do vod, nasičenih z natrijevim kloridom. Izjemno slana okolja naseljujejo obsežne mikrobne združbe bakterij, arhej, alg, praživali in gliv. V tem prispevku se bomo osredotočili na najbolj uspešne evkariontske mikroorganizme v izjemno slanosti vodah solarnih solin – glive, in sicer na prevladujočo vrsto, črno kvasovko *Hortaea werneckii*. **Ta v slanim okolju izjemno uspešno nadomesti izgubo turgorja in prepreči toksičnost natrijevih ionov, kar ji omogoča rast celo v raztopinah, skoraj nasičenih z NaCl.** Negativni vpliv hiperosmolarnega okolja prepreči s povečanim prispevkom energije, potrebne za dva energetska potratna procesa: izločanje ionov, ki vdirajo v celico, nazaj v okolje in za sintezo kompatibilnih topljencev. Integriteto in delovanje celic pod stresom vzdržuje s spremembami v sestavi membran in celične stene. Razumevanje odgovorov na povečano slanost pri črni kvasovki *H. werneckii* in drugih glivah je razširilo naše znanje o odpornosti mikrobov/gliv na stres in spodbudilo uporabo trenutno ne dovolj izkoriščenega biotehnološkega potenciala gliv, ki živijo v skrajnostnih okoljih.

Abstract: Environments where physicochemical parameters have values close to the bottom or top limits known for life can be considered as extreme environments. In the case of hypersaline environments, the limiting factor is high concentration of NaCl and other salts, which are frequently accompanied by other types of stress, such as high temperature, high UV radiation, low oxygen concentration, or fluctuating nutrients. We now know that microbial life can exist over the whole range of salt concentrations that are found in natural habitats, from freshwater environments to waters saturated with sodium chloride. Hypersaline environments support substantial microbial communities of selected halotolerant and halophilic organisms, including bacteria, archaea, algae, protozoa and fungi. In this article we will focus on the most successful eukaryotic microbes – fungi in hypersaline water of solar salterns, represented by the dominant species, the black yeast *Hortaea werneckii*. **It has an outstanding ability to overcome the turgor loss and sodium toxicity that are typical for hypersaline environments which facilitates its growth even in solutions that are almost saturated with NaCl.** The negative impact of a hyperosmolar environment is counteracted by an increase in the energy supply that is needed to drive the energy demanding export of ions and synthesis of compatible solutes. Changes of membrane lipid composition and cell-wall structure maintain the integrity and functioning of the stressed cells. Understanding salt responses of *H. werneckii* and other fungi will extend our knowledge of microbial/fungal stress tolerance and promote the use of the currently unexploited biotechnological potential of fungi that live in hypersaline environments.

Uvod

Izraz metabolizem uporabljamo za opisovanje vsote vseh kemijskih reakcij v živem organizmu. Ker kemijske reakcije ali potrebujejo ali pa sproščajo energijo, lahko metabolizem opišemo kot nabor reakcij, ki so med seboj energetsko uravnotežene. Zato pri metabolizmu v osnovi ločimo dva tipa kemijskih reakcij: 1) reakcije, pri katerih se energija sprošča, in 2) reakcije, pri katerih se energija porablja. Encimsko uravnavane kemijske reakcije, pri katerih se v živih celicah energija sprošča, imenujemo katabolne. Pri teh v osnovi poteka razgradnja kompleksnih snovi v enostavnejše. Zato so katabolne reakcije predvsem hidrolitične in eksergone. Kot primer lahko navedemo razgradnjo sladkorja do ogljikovega dioksida in vode.

Encimsko nadzorovane reakcije, pri katerih se energija porablja, pa so vpletene v anabolizem. Glavna značilnost anabolnih reakcij je, da se iz preprostih molekul sintetizirajo kompleksne snovi. Pri endergonih anabolnih oz. biosintetskih reakcijah so pogosti procesi dehidracije. Primera takih reakcij sta sinteza proteinov iz aminokislin in polisaharidov iz preprostih sladkorjev. Pri teh reakcijah nastaja material za izgradnjo celice. Katabolne reakcije torej priskrbijo energijo in gradnike za anabolne reakcije. To medsebojno soodvisnost katabolnih in anabolnih reakcij omogoča ATP, ki shranjuje energijo, pridobljeno prek katabolizma, in jo po potrebi sprošča za poganjanje anabolnih reakcij in za opravljanje celičnega dela. Anabolne reakcije so torej povezane z ragradnjo ATP, katabolne pa s sintezo ATP. Treba je še poudariti, da je le del energije, sproščene pri katabolizmu, v resnici na razpolago za delovanje celice, precejšen delež te energije celica izgubi v obliki toplotne energije, ki se sprosti v okolje.

Kemijska sestava žive celice se neprestano spreminja – določene molekule se razgradijo, druge spet se sintetizirajo. Uravnotežen tok molekul in energije pa ohranja celico pri življenju in ji omogoča tudi prilagoditev na (spremenjene) zunanje dejavnike. Ker celica potrebuje tok energije za vzdrževanje življenja in prilagoditve, neprestano potrebuje zunanje vire energije. Mikrobní primarni producenti pridobivajo energijo v obliki svetlobe, vsi drugi mikroorganizmi pa jo pridobijo v kemijski obliki, bodisi organski ali anorganski. Energija v kemijski obliki je najbolj izkoriščena v aerobnih razmerah, zato so prirasti biomase v takem okolju največji. Vsa druga okolja zahtevajo posebne prilagoditve in komplementarni metabolizem različnih mikrobníh skupin (Tortora et al. 2010). Drug velik omejujoč dejavnik na energetskem nivoju pa predstavljajo ekstremna okolja, kjer prevladujoči fizikalno-kemijski parametri preprečujejo rast večini organizmov. Šele zadnji dve desetletji raziskovanja ekstremofilnih mikroorganizmov sta razkrili, da ti naseljujejo tudi najbolj skrajna okolja po svetu, za katera je doslej veljalo, da so sterilna. Ekstremofilni mikroorganizmi so bili najdeni v

vročih vrelih, v polarnem ledu, v litosferi in globokem morju, v izjemno slanih okoljih itd. (Gunde - Cimerman et al. 2005). Glavni razlog za skoraj izključni monopol mikroorganizmov na teh področjih so posebne prilagoditve posamezne mikrobne celice in tudi zelo velike energetske zahteve. Čeprav so ekstremna okolja energetsko in metabolno tako zahtevna, pa ponujajo evolucijsko prilagojenim mikroorganizmom bistveno zmanjšano tekmovalnost tako za hraniva kot tudi za prostor.

Izzivi življenja v izjemno slanih okoljih

Okolja, kjer se vrednosti fizikalno-kemijskih parametrov približajo zgornjim mejam življenja, imenujemo ekstremna (Amils et al. 2007). Čeprav mikrobno življenje obstaja v številnih zgoraj omenjenih ekstremnih okoljih, se bomo v tem prispevku omejili na življenje v izjemno slanem okolju. Mikrobo najdemo pri celotnem razponu koncentracij, od sladkovodnih do hiperslanih jezer, solin, kristalizacijskih bazenov solin in v drugih okoljih, ki so nasičena z NaCl (Oren 2002). V primeru hiperslanih okolij je poglavitni omejujoči dejavnik visoka koncentracija soli, ki jo pogosto spremljajo še druge oblike stresa, kot so visoke temperature, visoko UV-sevanje, nizke koncentracije kisika in občasno velike količine hranil (Brock 1979, Oren 2002). Hiperslana okolja, ki nastanejo z izhlapevanjem morske vode, imenujemo talasohalina. Po sestavi soli so podobna morski vodi. Prevladujoča iona sta natrij in klorid, pH je blizu nevtralnemu ali rahlo alkalen (Oren 2002). Tipičen predstavnik takih okolij so solarne soline, kjer z izhlapevanjem morske vode pridobivajo morsko sol. Kalcit (CaCO_3), sadra ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), halit (NaCl), silvit (KCl) in tudi karnalit ($\text{KCl} \cdot \text{MgCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$) se med izhlapevanjem obarjajo zaporedoma, zato se končna sestava hiperslanih slaníc razlikuje od sestave morske vode.

Glivna diverzitetá v talasohalinih okoljih je bila najbolj preučena v slovenskih Sečoveljskih solinah, (Gunde - Cimerman et al. 2000), na sredozemski obali Španije in Francije, na obali Rdečega morja (Eilat soline, Izrael), in atlantske obale v Namibiji, Dominikanski Republiki in na Portugalskem (Butinar et al. 2005a, Butinar et al. 2005b) ter v kalifornijskem zalivu (La Paz soline) (Hernandez-Saavedra et al. 1995).

Atalasohaline vode imajo drugačno sestavo (Grant 2004). Pomanjkanje Ca^{2+} vodi do nastanka t. i. afriških alkalnih jezer, ki imajo pH-vrednosti nad 11 (Grant and Tindall 1986, Jones et al. 1998). Za Mrtvo morje je značilno obarjanje Mg^{2+} mineralov (Grant and Tindall 1986, Javor 1989). Zaradi nizke vodne aktivnosti, a_w (manj kot 0,669) in zelo omejene količine organske snovi je Mrtvo morje eno najbolj ekstremnih in negostoljubnih okolij na planetu (Gunde - Cimerman et al. 2005). Glivna diverzitetá atalasohalinih okoljih je postala predmet preučevanja šele

nedavno (Gunde - Cimerman et al. 2005, Butinar et al. 2005a, Butinar et al. 2005b).

Poleg glavnih hiperslanih habitatov, opisanih zgoraj, se uvrščajo med slana okolja še morski led, hiperslana tla, slana močvirja, puščavske rastline, freske, z nafto prepojene slanice in slane, kemijske odpadne vode (Lahav et al. 2002, Mikucki et al. 2009), ki so bile preučene le do neke mere (pregled v Oren 2002). Dostopnost vode, ki jo po navadi opisujemo kot vodno aktivnost (a_w), je glavni omejitveni dejavnik v hiperslanih okoljih. a_w čiste vode je 1,0, z naraščajočo koncentracijo topljenca pa se znižuje vse do 0,75 v raztopini, nasičeni s soljo ali celo manj v npr. suhi hrani.

Vsa našeta hiperslana okolja naseljujejo zelo raznoliki mikroorganizmi, iz vseh treh domen življenja: arheje, bakterije in evkarionti. Po definiciji halofili potrebujejo sol za preživetje, halotolerantni organizmi pa povišano slanost prenašajo. Vsem sta skupni sposobnost preprečevanja izgube vode iz celice in strategija za preprečitev toksičnosti intracelularnih natrijevih ionov. Biološke membrane so propustne za vodo, celice pa ne morejo vzdrževati a_w citoplazme na višjem nivoju kot je a_w slanice, ki jih obkroža, ker bi to vodilo do hitre izgube vode v okolje (Brown 1990). Zato mora vsak mikroorganizem, ki živi pri visokih koncentracijah soli, vzdrževati hiperosmotsko citoplazmo in vzpostaviti ustrezen turgorski nadtlak. V vseh raziskanih primerih mikroorganizmov se Na^+ izloča iz citoplazme, ker so ioni Na^+ škodljivi za delovanje celice. Zato imajo halofilni mikroorganizmi izjemno učinkovite sisteme za transport ionov, ki temeljijo predvsem na Na^+/H^+ -antiporterjih, ki izločajo Na^+ iz notranjosti celic (Oren 1999, 2002).

V mikrobnem svetu obstajata dve osnovni strategiji za vzpostavitev visokega osmotskega tlaka v citoplazmi in za sočasno vzdrževanje nizke koncentracije Na^+ -ionov: 1) celice lahko vzdržujejo v celici visoke koncentracije soli (po navadi KCl), tako da so osmotsko izenačene z zunanjimi koncentracijami. V tem primeru morajo biti vsi znotrajcelični sistemi prilagojeni visokim koncentracijam soli. 2) Celice vzdržujejo nizke koncentracije soli v citoplazmi in uravnavajo osmotski tlak z uporabo majhnih organskih molekul, t. i. kompatibilnih topljencev. Ti ne interferirajo s celičnimi funkcijami, zato niso potrebne nikakršne prilagoditve notranjih celičnih sistemov (Oren 1999). Z uporabo te strategije se mnogo organizmov lahko prilagodi na širok razpon slanosti (Ventosa et al. 1998). Vse do sedaj preučevane halofilne oz. halotolerantne glive uporabljajo drugačno strategijo.

Zakaj je potrebno preučevanje halofilnih in halotolerantnih mikroorganizmov?

Halotolerantne in halofilne mikroorganizme najdemo v mnogih filogenetskih skupinah v vseh treh domenah življenja: arheje, bakterije in evkarionti. Zato so različne

raziskovalne skupine izbrale različne modelne organizme za preučevanje halotolerance. Primerjalne študije omogočajo prepoznavanje vsem skupne halofilne strategije kot tudi pomembne razlike, ki obstajajo med posameznimi vrstami in filogenetskimi skupinami (Amils et al. 2007).

Primer okolja, kjer se nahaja velika diverziteta mikroorganizmov, je voda v evaporacijskih bazenih solarnih solin. Študije gliv v hiperslanih vodah po svetu so pokazale, da se pojavljajo v teh okoljih globalno v velikem številu (Gunde - Cimerman et al. 2000). Prevladujoča glivna skupina so t. i. črne kvasovke (Gunde - Cimerman et al. 2004). Te temne glive imajo melanizirane celične stene in so izjemno sposobne prenašati stresne pogoje. Mnoge med njimi so poliektremotolerantne (Gostinčar et al., v tisku). V hiperslanih vodah solin v zmernem podnebnem pasu je vrsta črne kvasovke *Hortaea werneckii* najuspešnejša med črnimi kvasovkami in drugimi glivami. *H. werneckii* je bila najdena v celotnem slanostnem razponu, čeprav lahko uspešno raste in vitro tudi brez soli. Ekološko najuspešnejša je pri slanostih od 3,0 M do 4,5 M NaCl. V tem območju lahko predstavlja do 90 % vseh glivnih izolatov (Butinar et al. 2005b).

Biotehnološke aplikacije ekstremofilov so eden glavnih razlogov za njihovo preučevanje (Amils et al. 2007, Antranikian 2005). Hiperslana okolja so bogat vir mikroorganizmov, ki sintetizirajo industrijsko pomembne encime (CAREX, 2011). Halofile so že do zdaj uporabljali pri različnih tradicionalnih fermentacijskih procesih, kot so proizvodnja sojine in ribje omake. Uspešno jih izkoriščajo tudi v modernejših industrijskih procesih, npr. pri proizvodnji β -karotena in ektoina idr. (Lentzen and Schwarz 2006, Oren 2010). Med aplikacijami, ki so trenutno še v fazi razvoja, je treba omeniti proizvodnjo biorodopsina za optične čitalnike, biosurfaktante in eksopolisaharide za izboljšanje prispevka pri črpanju nafte, pigmente za obarvanje živil in kompatibilne topljence kot zaščito pred stresnimi dejavniki (DasSarma in DasSarma 2002, Margesin in Schinner 2001a, b).

V agronomiji pomanjkanje vode po navadi pospremi naraščajočo slanost, ki je eden glavnih razlogov za slabo rast poljščin po svetu, zlasti v nerazvitih državah (Bruinsma 2009, Cominelli and Tonelli 2010). Namakanje poljedelskih površin je ključno za uspešno prehranjevanje svetovnega prebivalstva. Ko voda po namakanju izhlapi, ostanejo v zemlji prisotni ioni, ki se tam kopičijo. Sčasoma koncentracija soli naraste in začne preprečevati rast rastlin (Saysel in Barlas 2001). Približno 30 % namakalne zemlje je že pod vplivom salinizacije, ta številka pa letno naraste za 1–2 % (FAO 2002, Lakhdar et al. 2009, Tóth et al. 2008). Poljščine s povečano odpornostjo na slanost bi zmanjšale potrebo po namakanju, kot tudi povečale donos na že zasoljenih zemljiščih. Kljub mnogim naporom pa še nismo

uspeli vzgojiti res halotolerantnih rastlin (Ashraf in Akram 2009), zato potrebujemo nove genske vire za izboljšavo odpornosti na sol in sušo pri rastlinah (Ashraf in Akram 2009, Munns 2002, Somvanshi 2009). Halotolerantne in halofilne glive predstavljajo do zdaj v glavnem spregledan vir genov, čeprav imajo nekaj pomembnih prednosti: 1) razvile so specializirane mehanizme odpornosti na sol, ki jih ne najdemo pri donorjih občutljivih, na sol; 2) bolj so sorodne rastlinam, kot so to prokarioti, 3) mikroorganizmi so bolj primerni modelni organizmi za preučevanje halotolerance, kot so višje rastline.

Črna kvasovka *Hortaea werneckii* – modelni organizem za preučevanje ekstremne halotolerance

Preživetje *H. werneckii* v okoljih s spreminjajočo a_w je njena najbolj značilna lastnost. Raste lahko v slanici, nasičeni s soljo (5,1 M), kot tudi brez soli (Gunde - Cimerman et al. 2000, Kogej et al. 2007). Pri najvišji slanosti raste v obliki meristematskih skupkov, ki navznoter proizvajajo konidije (Sterflinger 1998), pri nižjih slanostih pa lahko raste v obliki hif ali kvasnih celic (Plemenitaš et al. 2008). *H. werneckii* je močno melanizirana in ima debele celične stene (Sterflinger et al. 1999, Zalar et al. 1999). Uporablja strategijo kompatibilnih topljencev in vzdržuje minimalno znotrajcelično koncentracijo ionov, zato notranjost celice ni prilagojena na visoke koncentracije soli. Evolucijsko so se pri tej glivi razvile številne prilagoditve, ki preprečujejo izgubo vode in znotrajcelično akumulacijo soli, predvsem pa poskrbijo za visoke energetske zahteve, povezane z rastjo in preživetjem v hiperslanih okoljih.

Eden od glavnih mehanizmov je kopičenje glicerola kot kompatibilnega topljenca. Koncentracija glicerola pri *H. werneckii* je sorazmerna koncentraciji soli do 1,5 M NaCl, medtem ko pri višjih slanostih glicerol naraste le malo (Kogej et al. 2007, Petrovič et al. 2002). Poleg glicerola celice v eksponentni fazi rasti kopičijo še eritritol, arabitol in manitol (pri optimalnih slanostih) ter samo glicerol in eritritol pri maksimalnih slanostih. Čeprav je sinteza glicerola energetsko poceni, glicerol zaradi majhne molekulske mase, v primerjavi z drugimi nenabitimi, polarnimi molekulami, zlahka prehaja lipidni dvosloj. Za vzdrževanje intracelularne koncentracije glicerola morajo celice uravnovežiti pasivni izhod iz citoplazme z *de-novo* sintezo oz. aktivnim vnosom. Prepuščanje glicerola je povezano s sestavo membran. Pri povišani slanosti v okolju *H. werneckii* poveča koncentracijo maščobnih kislin in njihovo nenasičenost (Turk et al. 2004) in ohranja precej nizko razmerje med steroli in fosfolipidi (Turk et al. 2007, Turk et al. 2004). Te spremembe omogočajo *H. werneckii* vzdrževanje visoke fluidnosti membran prek širokega razpona slanosti, kar je pomembno za normalno delovanje celic

(Hazel in Williams 1990). Konflikt, ki nastane pri visokih slanostih zaradi potrebe po visoki koncentraciji glicerola znotraj celice in sočasnem vzdrževanju fluidne membrane, ki omogoča uhajanje glicerola, je verjetno presežen na nivoju celične stene. *H. werneckii* sintetizira 1,8-dihidroksinaftalen-melanin (Kogej et al. 2004), ki se nahaja v celični steni in omejuje izgube glicerola (Kogej et al. 2007). Ultrastrukturne študije *H. werneckii* so pokazale, da se pri optimalni slanosti melaninske granule povežejo v kontinuiran melaninski sloj na zunanji strani celične stene in s tem verjetno zmanjšajo pore v celični steni. Poleg tega melanin ščiti celice še pred drugimi oblikami stresa, vključno s temperaturo, UV-sevanjem in drugimi škodljivimi snovmi.

Pomen energetskega metabolizma

Za strategijo kompatibilnih topljencev je potreben visok vnos energije za vzdrževanje ustrezne notranje koncentracije topljencev in za vzdrževanje ionske homeostaze (Oren 1999). Ta potreba je jasno razvidna pri *H. werneckii*. Med rastjo pri povišanih slanostih mora *H. werneckii* vzdrževati visoko produkcijo ATP, ki poganja različne transmembranske transporterje, kot so H^+ /glicerol simporterji, Na^+/H^+ -antiporterji in P-tip ATP-az (Gorjan in Plemenitaš 2006, Vaupotič in Plemenitaš 2007a). Celice morajo vzdrževati tudi ustrezen znotrajcelični pH in membranski potencial kot tudi sintetizirati kompatibilne topljence kot protiutež izgubi turgorja (Kogej et al. 2007, Petrovič et al. 2002). Zato povečan katabolizem predstavlja eno od temeljnih prilagoditev.

Pri pregledu genov, ki se bolj izrazito izražajo pri rasti celice pri povišani slanosti, smo ugotovili, da so zlasti močno zastopani geni, povezani s prispevkom energije. V ta nabor spadajo geni, ki kodirajo komponente verige za transport elektronov in proizvodnjo ATP, kot tudi tisti, ki kodirajo prenos citosolnega NADH v mitohondrijsko respiratorno verigo. Energetski metabolizem še dodatno vzpodbujajo bolj izraženi geni, ki kodirajo glikolitične encime, cikel trikarboksilnih kislin in pentoza fosfatno pot in modulacijo shranjevanja energije. Poleg tega je bila opažena povečana sinteza ATP v mitohondrijih, kar je naprej povezano s povečano sintezo proteinov in spremljevalnih komponent, kot so translacijski regulatorni faktorji, kontrola kakovosti proteinov in encimi za sintezo aminokislin ter njihov transport (Vaupotič in Plemenitaš 2007a).

Naslednji korak: genomika, transkriptomika in še naprej ...

Genomske raziskave ekstremofilnih gliv zaostajajo za raziskavami medicinsko in ekonomsko pomembnih gliv. Ker pa napredek tehnologije hitro zmanjšuje ceno sekvenciranja celokupne DNA, genomske projekti postajajo ve-

dno bolj dostopni (Pareek et al. 2011, Zhang et al. 2011). Rezultata slovenskih raziskav bosta kmalu dostopna genom in transkriptom *H. werneckii* in še nekaterih drugih halofilnih gliv. Po naših informacijah bodo to prvi sekvencirani genomi ekstremno halotolerantnih oz. halofilnih gliv v svetovnem merilu. Prepričani smo, da bodo razvozlani genomi temeljito spremenili naše razumevanje evkariontskih prilagoditev na hiperslana okolja in omogočili nadaljne študije *H. werneckii*. To bo pospešilo naše razumevanje halotolerance pri evkariontih in odprlo nove možnosti za potencialno industrijsko uporabo gliv iz hiperslanih okolij.

Zahvale

Za pomoč pri pisanju prispevka se zahvaljujem dr. Cenetu Gostinčarju in dr. Metki Lenassi.

VIRI

- Amils R., Blix A., Danson M., Ebel C., Ellis-Evans C., Gaill F., Hinghofer-Szalkay H., Hinrichs K.-U., Loreto F., Prieur D., Ranjbaran F., Valentin K., Vestergaard E., Walter N. (2007): Investigating Life in Extreme Environments – A European Perspective. V: Walter, N. (Ed.). ESF.
- Antranikian G. (2005): Extreme environments as a resource for microorganisms and novel biocatalysts. *Marine Biotechnology* 19, 219–262.
- Ashraf M., Akram N. A. (2009): Improving salinity tolerance of plants through conventional breeding and genetic engineering: An analytical comparison. *Biotechnol. Adv.* 27, 744–752.
- Brock T. (1979): Ecology of saline lakes. V: Shilo, M. (Ed.), *Strategies of microbial life in extreme environments*. Verlag Chemie, Weinheim ; New York, p. 513.
- Brown, A. D. (1990): *Microbial water stress physiology: principles and perspectives*. Wiley, Chichester.
- Bruinsma J. (2009): The resource outlook to 2050: By how much do land, water and crop yields need to increase by 2050?, *FAO Expert Meeting on How to Feed the World in 2050*, Rome.
- Butinar L., Santos S., Spencer-Martins I., Oren A., Gunde - Cimerman N. (2005a): Yeast diversity in hypersaline habitats. *FEMS Microbiol. Lett.* 244, 229–234.
- Butinar L., Sonjak S., Zalar P., Plemenitaš A., Gunde - Cimerman N. (2005b): Melanized halophilic fungi are eukaryotic members of microbial communities in hypersaline waters of solar salterns. *Bot. Mar.* 48, 73–79.
- CAREX (2011): Roadmap for research on life in extreme environments. CAREX Project Office, Strasbourg Cedex, France.
- Cominelli E., Tonelli C. (2010): Transgenic crops coping with water scarcity. *N. Biotechnol.* 27, 473–477.
- DasSarma S., DasSarma P. (2002): Halophiles. V: Robertson S. (Ed.), *Encyclopedia of life sciences*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, pp. xii, 670 p., [616] p. of plates.
- FAO, 2002. *Crops and Drops*, World Food Day, Rome.
- Gorjan A., Plemenitaš A. (2006): Identification and characterization of ENA ATPases HwENA1 and HwENA2 from the halophilic black yeast *Hortaea werneckii*. *FEMS Microbiol. Lett.* 265, 41–50.
- Gostinčar C., Grube M., Gunde - Cimerman N. (v tisku): Evolution of Fungal Pathogens in Domestic Environments? *Fungal. Biol.* in press, doi:10.1016/j.funbio.2011.03.004.
- Grant W. D. (2004): Life at low water activity. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 359, 1249–1266.
- Grant W. D., Tindall B. J. (1986): The alkaline saline environment. V: Herbert R. A., Codd G. A. (Eds.), *Microbes in extreme environments*. Published for the Society for General Microbiology by Academic, London, p. 329.
- Gunde - Cimerman N., Frisvad J. C., Zalar P., Plemenitaš A. (2005): Halotolerant and halophilic fungi. V: Deshmukh S. K., Rai M. K. (Eds.), *Biodiversity of fungi: their role in human life*. Science Publishers, Enfield, N.H.
- Gunde - Cimerman N., Zalar P., de Hoog G. S., Plemenitaš A. (2000): Hypersaline waters in salterns – natural ecological niches for halophilic black yeasts. *FEMS Microbiol. Ecol.* 32, 235–240.
- Gunde - Cimerman N., Zalar P., Petrovič U., Turk M., Kogej T., De Hoog G. S., Plemenitaš A. (2004): Fungi in the salterns. V: Ventosa, A. (Ed.), *Halophilic Microorganisms*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 103–111.
- Hazel J. R., Williams E. E. (1990): The role of alterations in membrane lipid composition in enabling physiological adaptation of organisms to their physical environment. *Prog. Lipid Res.* 29, 167–227.
- Hernandez-Saavedra N. Y., Ochoa J. L., Vazquezdulhalt R. (1995): Osmotic Adjustment in Marine Yeast. *J. Plankton Res.* 17, 59–69.
- Javor B. (1989): *Hypersaline environments: microbiology and biogeochemistry*. Springer-Verlag, Berlin ; New York.
- Jones B. E., Grant W. D., Duckworth A. W., Owenson G. G. (1998): Microbial diversity of soda lakes. *Extremophiles* 2, 191–200.
- Kogej T., Stein M., Volkmann M., Gorbushina A. A., Galinski E. A., Gunde - Cimerman N. (2007): Osmotic adaptation of the halophilic fungus *Hortaea werneckii*: role of osmolytes and melanization. *Microbiol.* 153, 4261–4273.
- Kogej T., Wheeler M. H., Lanisnik Rizner T., Gunde - Cimerman N. (2004): Evidence for 1,8-dihydroxynaphthalene melanin in three halophilic black yeasts grown under saline and non-saline conditions. *FEMS Microbiol. Lett.* 232, 203–209.
- Lahav R., Fareleira P., Nejdat A., Abeliovich A. (2002): The identification and characterization of osmotolerant yeast isolates from chemical wastewater evaporation ponds. *Microb. Ecol.* 43, 388–396.
- Lakhdar A., Rabhi M., Ghnaya T., Montemurro F., Jedidi N., Abdellly C. (2009): Effectiveness of compost use in salt-affected soil. *J. Hazard. Mater.* 171, 29–37.
- Lentzen G., Schwarz T. (2006): Extremolytes: natural compounds from extremophiles for versatile applications. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 72, 623–634.
- Margesin R., Schinner F. (2001a): Biodegradation and bioremediation of hydrocarbons in extreme environments. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 56, 650–663.
- Margesin R., Schinner F. (2001b): Potential of halotolerant and halophilic microorganisms for biotechnology. *Extremophiles* 5, 73–83.
- Mikucki J. A., Pearson A., Johnston D. T., Turchyn A. V., Farquhar J., Schrag D. P., Anbar A. D., Priscu J. C., Lee P. A. (2009): A Contemporary Microbially Maintained Subglacial Ferrous »Ocean«. *Science* 324, 397–400.
- Munns R. (2002): Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ* 25, 239–250.
- Oren A. (1999): Bioenergetic aspects of halophilism. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 63, 334–348.
- Oren A. (2002): Diversity of halophilic microorganisms: environments, phylogeny, physiology, and applications. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 28, 56–63.
- Oren A. (2008): Microbial life at high salt concentrations: phylogenetic and metabolic diversity. *Saline Syst.* 4.
- Oren A. (2010): Industrial and environmental applications of halophilic microorganisms. *Environ. Technol.* 31, 825–834.
- Pareek C. S., Smoczynski R., Tretyn A. (2011): Sequencing technologies and genome sequencing. *J. Appl. Genet.*
- Petrovič U., Gunde - Cimerman N., Plemenitaš A. (1999): Salt stress affects sterol biosynthesis in the halophilic black yeast *Hortaea werneckii*. *FEMS Microbiol. Lett.* 180, 325–330.
- Petrovič U., Gunde - Cimerman N., Plemenitaš A. (2002): Cellular responses to environmental salinity in the halophilic black yeast *Hortaea werneckii*. *Mol. Microbiol.* 45, 665–672.
- Plemenitaš A., Vaupotič T., Lenassi M., Kogej T., Gunde - Cimerman N. (2008): Adaptation of extremely halotolerant black yeast *Hortaea werneckii* to increased osmolarity: a molecular perspective at a glance. *Stud. Mycol.*, 67–75.



Rojena 1958, Ljubljana, Slovenija. Po študiju biologije, magisteriju in doktoratu iz mikrobiologije zaposlena kot raziskovalka na Kemijskem inštitutu, Ljubljana in nato (1998) kot docentka za področje mikrobiologije na Oddelku za biologijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani. Trenutno kot redna profesorica na BF-UL vodi raziskovalno skupino za biologijo mikroorganizmov, Infrastrukturni center Mycosmo (MRIC-UL) in ekstremofilni sklop v Centru odličnosti CipKeBip. Glavno področje raziskovanja so glive v ekstremnih okoljih na nivoju biodiverzitete, filogenije, fiziologije in molekularnih mehanizmov prilagoditve na skrajne dejavnike.

The Author: Full professor of Microbiology, Nina Gunde - Cimerman, Ph.D., was born in 1958, Ljubljana, Slovenia. After her undergraduate study of biology, she continued her studies with the master degree and Ph.D. degree in microbiology. Initially she was employed as a researcher at the National Institute of Chemistry, Ljubljana. In 1998 she became Assist. Prof. of Microbiology at the Department Biology, Biotechnical Faculty, University of Ljubljana. Presently she teaches graduate and undergraduate students and chairs the research group of Biology of Microorganisms, both at University of Ljubljana, she chairs the infrastructural centre Mycosmo (MRIC-UL) and leads the extremophilic research within the Centre of excellence for Integrated Approaches in Chemistry and Biology of Proteins (CipKeBip). Her main research themes are fungi in extreme environments on the level of biodiversity, phylogeny, physiology and adaptive molecular mechanisms to extreme parameters.

Proteini - nosilci življenja

Proteins, life carriers

Dušan Turk

Center odličnosti za integrirane pristope v kemiji in biologiji proteinov, Jamova 39, SI-1000 Ljubljana, Slovenija
Centre of Excellence for Integrated Approaches in Chemistry and Biology of Proteins, Jamova 39, SI-Ljubljana, Slovenia



Povzetek: S prehodom v novo tisočletje se je začelo novo obdobje v znanostih o življenju. Uspelo nam je prebrati prve genome. S tem smo dobili možnost, da lahko razvozlamo fiziološke in patološke procese v živčih organizmih. Kompleksnost življenjskih procesov se skriva v organiziranosti. Čas je, da poskusimo to kompleksnost razumeti z uporabo novih orodij in pristopov. Proteini so nosilci in izvajalci velike večine molekularnih procesov. Analiza njihovih funkcij, strukture in interakcijskih mrež je ključna za razumevanje fiziologije in bolezenskih stanj in je s tem podlaga za industrijsko izrabo pridobljenih znanj.

Abstract: With the turn of the millennium a new era begun for biological sciences. Whole genomes became available providing the possibility to decipher physiological and pathological processes in living organisms. The complexity of life lies in the organization and now the time has come to grasp it with the novel tools and approaches. Proteins are carriers and players in vast majority of these processes. Analysis of their function, structure and interaction networks is crucial for understanding of physiology and diseased states and provides background for industrial applications of the gained knowledge.

Proteins are carriers and players in vast majority of these processes. Analysis of their function, structure and interaction networks is crucial for understanding of physiology and diseased states and provides background for industrial applications of the gained knowledge.

S prelomom tisočletja se je v bioloških raziskavah zarisalo povsem novo obdobje, imenovano postgenomsko obdobje. Leta 1996 smo dobili genom (tj. seznam genov) kvasovke (kruh, pivo) *Saccharomyces cerevisiae*, s 6 tisoč geni (Goffeau in sod. 1996, *Science* 274: 546, 563–7), leta 1997 bakterija *Escherichia coli* s 4 tisoč geni (Blattner in sod. 1997, *Science* 277: 1453–1474), leta 2001 človeka s 25 tisoč geni (Lander in sod. 2001, *Nature* 409: 860–921) in nato še miši s približno enakim številom genov (Waterstone in sod. 2002, *Nature* 420: 520–562). Človek je precej več kot 8-krat bolj kompleksno bitje od bakterij in več kot 4-krat bolj od kvasovke. Ločimo pa se tudi od miši. Zanimivo je tudi, da sta si samca človeka in šimpanza genetsko bolj podobna kot samec in samica iste vrste (2005, *Nature* 437, 69–87). Danes, 10 let po razkritju človeškega genoma, je branje genomov že precej rutinsko opravilo. Približno 5 genomov na dan je deponiranih na strežniku na Evropskem bioinformacijskem institutu (<http://www.ebi.ac.uk/genomes/>). Kompleksnost organizmov se skriva v organizaciji in regulaciji procesov. Vendar je seznam vseh genov posameznega organizma prvič v zgodovini znanosti omogočil sistematične pristope k študijam njihove molekularne sestave in njihovega molekularnega ustroja.

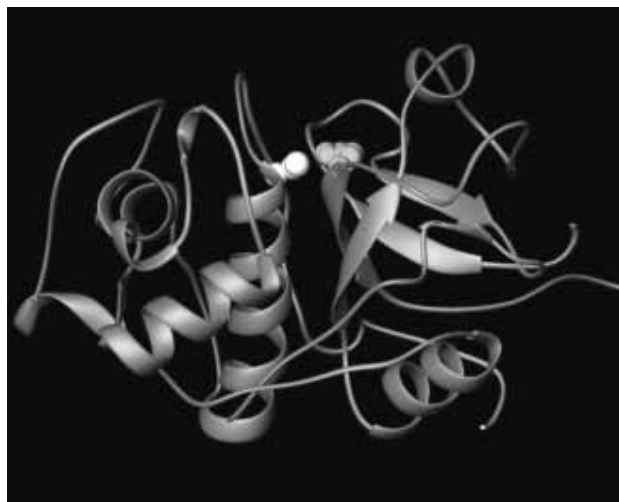
Dostopnost celotnega seznama genov in razvoj novih tehnologij sta povsem spremenila koncept delovanja biolo-

ških molekularnih znanosti. Poleg tega, da sta podprla na hipotezah sloneče raziskave, sta v poprej neslutem obsegu na široko odprla raziskave, ki slonijo na novih odkritjih. Proteinske zbirke posameznih organizmov v celoti ali njihovih delov so s tem postale vidne, prepoznavne in dostopne. Fronta znanosti se je premaknila: od branja seznama genov k raziskavam o delovanju molekul v fizioloških in patoloških procesih na nivoju celic in organizmov. Skupaj z novonastalimi tehnologijami postgenomsko obdobje zarisujejo proteom (proteinska skupnost), metabolom (presnova snovi) in cela vrsta drugih -omov in ved (-omik).

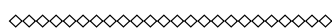
Proteini so rezultat prepisa genske informacije v polipeptidno verigo. Nastajajo v ribosomih. Ti so veliki RNA-proteinski kompleksi, ki najdejo vsakemu kodonu ustrezno aminokislino in jo pripnejo na nastajajočo polipeptidno verigo. Ob pomoči drugih proteinov, včasih pa tudi sama, ta privzame svojo nativno strukturo. Šele s tem postane polipeptidna veriga protein (beljakovina). Med nastajanjem proteina lahko pride do rekombinacije ribonukleinske osnove za aminokislinsko zaporedje s tako imenovanimi »splice« variantami, po sami sintezi pa se proteinske molekule lahko naknadno kemijsko spremenijo. Te spremembe so lahko del sinteze proteina, lahko pa so vključene v komunikacijo med proteini – v prenos signalov pri posameznih procesih.

Ker so proteini izvajalci pretežnega dela fizioloških funkcij vsakega organizma, smo se v Centru odličnosti za integrirane pristope v kemiji in biologiji proteinov (CIPKeBiP »<http://www.cipkebip.org/>«) osredotočili na raziskave proteinov: identifikacija nosilcev posameznih fizioloških in patoloških procesov, karakterizacija njihovih lastnosti in strukture ter uporaba pridobljenega znanja v komercialne namene. Pri tem nas še posebej zanimajo biotehnološki pristopi pri sintezi zdravilnih učinkovin. Poslanstvo našega Centra je s kreativnimi pristopi v raziskavah presegati običajni nivo strokovnosti in reprodukcije znanja. Samo kreativnost namreč omogoča izvirnost novih spoznanj in prenos le-teh v industrijo. Največ denarja namenjamo nakupu opreme (82 % ali 7,4 miliona evrov). Z novo in sodobno opremo lovimo zamudo pri vpeljevanju nekaterih bistvenih novih tehnologij proteinske kemije in biologije in vzpostavljamo pogoje za dolgoročno mednarodno kompetitivnost na tem področju. V Centru združujemo raziskovalce iz petih akademskih in petih industrijskih skupin. Povezujemo torej akademsko in tehnološko ekspertizo, tehnologije in znanje v raziskavah proteinov (beljakovin) na biomedicinskem in okoljskem področju. Raziskave so organizirane v okviru štirih programskih sklopov:

- **Proteinska banka:** Je infrastrukturna enota, namenjena za podporo drugim programskim sklopom. Skrbi za proizvodnjo proteinov, njihovo shranjevanje in karakterizacijo.
- **Mehanizmi in molekulske povezave v imunskem odzivu.** Preučujemo bolezni, ki jih povzročajo mikroorganizmi, razlike med posameznimi sevi in mehanizme nastajanja imunskega odziva. Pridobljena spoznanja lahko vodijo do identifikacije antigenih determinant in razvoja novih cepiv.
- **Znotraj- in zunajcelična komunikacija.** Preučujemo signalizacijo prek znotrajceličnih organel, procese zlivanja plazemske membrane, metabolizem celice, poškodbe organel in odziv na zdravila. Razumevanje teh procesov je pomembno za zdravljenje bolezni, kot sta rak in diabetes.
- **Prilagoditveni mehanizmi ekstremofilov na okolje.** Osrednji preučevani organizem je kvasovka *H. wernneckii* iz Sečoveljskih solin. Identificirani in okarakterizirani molekulski nosilci prilagoditvenih mehanizmov na visoko koncentracijo soli lahko oplemenitijo mikroorganizme za njihovo uporabo pri odstranjevanju polutantov in omogočajo proizvodnjo hrane na slanih zemljiščih.



Slika zvitja proteina, katepsina L (modro) z atomi (rumene in zelene kroglice) stranskih skupin aminokislinskih preostankov, cisteina in histidina, v aktivnem mestu.



With the turn of the millennium a new era, termed post-genomic, begun for biological sciences. In 1996 the composition of yeast genome (*Saccharomyces cerevisiae*) with 6 thousand genes encoding proteins became available (Goffeau et al. 1996, *Science* 274: 546, 563–7). In 1997 the bacterial genome (*Escherichia coli*) containing 4 thousand genes was published (Blattner et al. 1997, *Science* 277: 1453–1474), and 2001 the human genome with initial mapping containing 25 000 genes appeared (Lander in sod. 2001, *Nature* 409: 860–921). The size of the mouse genome is approximately of equal size as the human (Waterstone et al. 2002, *Nature* 420: 520–562). However, it is obvious that humans are more than 8 times more complex organisms than bacteria and more than 4 times more complex than yeast. We are different from mice, too. It is also interesting that the males of chimpanzee and human are genetically closer related than male and female of the same species (2005, *Nature* 437, 69–87).

Today, 10 years after the human genome was revealed, re-reading of genomes is a rather routine job. Approximately 5 genomes per day are released on the www server of European Bioinformatics Institute (<http://www.ebi.ac.uk/genomes/>). As we know now, the complexity of living organisms is in organization and regulation of physiological processes. In spite of that, the availability of genomes is a great achievement which has for the first time in the history of science enabled systematic approaches in studies of molecular composition and organization of living organisms. The availability of complete lists of genes and development of new technologies have radically altered the

concept of biological science. In addition to the »hypothesis« driven research, the discovery driven research has risen at an unprecedented scale. Lists of proteins of specific organisms or their parts have become visible, recognizable and available. The scientific frontiers have shifted from the reading of lists of genes towards studies of function of molecules in physiological and pathological processes – from the level of organelles, to cells and the whole organisms. Together with the newly established technologies the post-genomic era is marked by the proteom (lists of proteins on an assigned location – either organelle, cell, fluids, tissue or whole organism) the metabolom (substance flow and exchange), and a series of others -oms and related -omics.

Proteins are a result of translation of genetic information into a polypeptide chain. The synthesis takes place in ribosomes which are large RNA protein complexes. To each codon they find a corresponding amino acid residue and attach it to the polypeptide chain in synthesis. With the help of other proteins and sometimes alone, the polypeptide chain adopts its native structure. Only then a polypeptide chain is turned into protein. Before the protein synthesis, during the mRNA transcription, in higher organisms a protein sequence can vary due to the spliced in fragments. After the synthesis the polypeptide chain can be chemically modified. These changes can be a part of the protein synthesis or they may be included in the inter-protein communication – in signal transduction.

Proteins are carriers of a substantial part of physiological functions in every living organism. Therefore they are in the focus of research of our Centre of excellence for integrated approaches in chemistry and biology of proteins (CIPKeBiP »<http://www.cipkebip.org>«). The research includes identification of protein carriers of physiological and pathological processes, characterization of their properties and structure. Exploitation of the gained knowledge for commercial purposes is part of the Centre too. In particular, we share interests in biotechnological approaches to synthesis of drugs. The mission of Centre is to approach to research creatively and exceed the average level of science and knowledge reproduction. Namely, only creativity can enable originality and novel knowledge with its industrial applications as a possible consequence. Most of the resources of the Centre (82 % or 7.4 million Euros) are devoted to the purchases of novel equipment. With this new, contemporary equipment we are catching up with the developments of several essential new technologies in protein chemistry and biology. With this we aim to achieve and maintain international competitiveness. In the Centre

five academic institutions and five companies are joined. We are integrating academic and industrial expertise, technology and knowledge in the areas of biomedical and environmental science. Research is organized in four working packages:

- **Protein bank:** an infrastructural unit for production of proteins to assist other work packages. It takes care for protein production, storage and characterization.
- **Mechanisms and molecular interactions in immune response:** We study diseases caused by microorganisms, the differences between the pathogenic strains and mechanisms of immune response. The gained knowledge may lead to identification of antigenic determinants and development of new vaccines.
- **Intra- and inter-cellular communication:** In this scope we study signalization between intracellular organelles, processes of plasma membrane fusion, cell metabolism, organelle injuries and response to drugs. Understanding of these processes is important for treatment of diseases such as cancer and diabetes.
- **Adaption mechanisms of extremophiles to environment:** The main organism investigated is yeast *H. werneckii* from Sečovlje saline area. We aim to identify and characterize molecular carriers of the accommodation mechanisms to high salt concentration. These proteins can be applied in other microorganisms to improve their use in pollutant removal and enable production of food in salted ground.

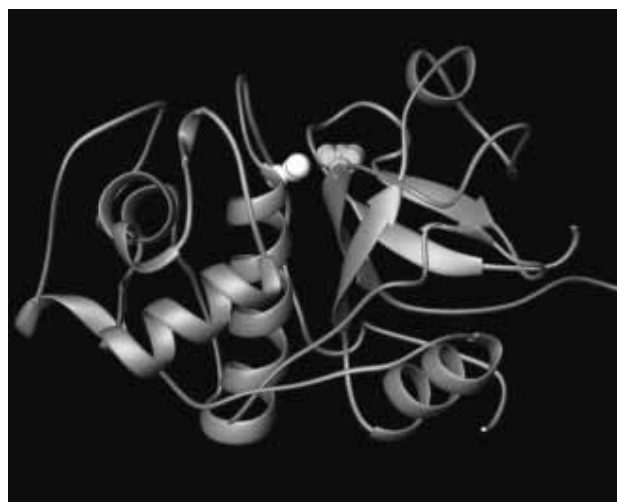


Figure of cathepsin L fold shown in blue, with the atoms of the reactive site cysteine and histidine residues shown as yellow and green balls, respectively.



Dušan Turk is scientific councilor and head of Structural Biology group at Josef Stefan Institute, Department of Biochemistry and Molecular and Structural Biology, Scientific Director of Center of excellence for Integrated Approaches in Chemistry and Biology of Proteins, and Associate Professor at International Postgraduate School Josef Stefan. Under the supervision of Robert Huber he received his PhD in Natural Sciences at Technical University of Munich in 1992, while the research was performed at Max Planck Institute for Biochemistry in Martinsried, Germany. His postdoctoral training was shared between the labs of Vito Turk at Josef Stefan Institute and Robert Huber at Max-Planck Institute. In 1996 he began his independent research career at Josef Stefan Institute with the focus on structural aspects of molecular mechanisms of endosomal proteins and development of computational methods of macromolecular crystallography.

Dušan Turk je znanstveni svetnik in vodja skupine za strukturno biologijo na Institutu Jožef Stefan, Odsek za biokemijo in molekularno ter strukturno biologijo, znanstveni direktor Centra odličnosti za integrirane pristope v kemiji in biologiji proteinov, izredni profesor na Mednarodni podiplomski šoli Jožef Stefan. Pod vodstvom Roberta Huberja je leta 1992 pridobil doktorski naslov na Fakulteti za naravoslovne znanosti Tehnične univerze v Münchnu. Raziskavalno delo je bilo izvedeno na Inštitutu Maxa Plancka za biokemijo v Martinsriedu, Nemčija. Postdoktorsko izpopolnjevanje je bilo deljeno med laboratorijema Vita Turka na Institutu Jožef Stefan v Ljubljani in Roberta Huberja na Institutu Maxa Plancka v Münchnu. Leta 1996 je začel neodvisno raziskovalno kariero na Institutu Jožef Stefan. Raziskovalno delo v tem obdobju je osredotočeno na strukturne vidike molekularnih mehanizmov endosomalnih proteinov in na razvoj računalniških metod makromolekularne kristalografije.

Regeneracija β -celic v trebušni slinavki miši

β -cell regeneration in the mouse pancreas

**Andhira Vieira^{1,2#}, Monica Courtney^{1,2#}, Keith Al-Hasani^{1,2#}, Anja Pfeifer^{1,2#},
Elizabet Gjernes^{1,2#}, Nouha Ben-Othman^{1,2#}, Christophe Ravaud^{1,2}, Ahmed Mansouri^{3,4},
and Patrick Collombat^{1,2*}**

¹ Inserm U636, Diabetes Genetics Team, FR-06108 Nica, Francija

² Université de Nice-Sophia Antipolis, FR-06108 Nica, Francija

³ Max-Planck Institute for Biophysical Chemistry, Department of Molecular Cell Biology, Am Fassberg,
D-37077 Göttingen, Nemčija

⁴ Department of Clinical Neurophysiology, University of Göttingen, Robert-Koch Strasse 40,
D-37075 Göttingen, Nemčija

#Avtorji so k delu enako prispevali.

*e-naslov: collombat@unice.fr

¹ Inserm U636, Diabetes Genetics Team, FR-06108 Nice, France

² Université de Nice-Sophia Antipolis, FR-06108 Nice, France

³ Max-Planck Institute for Biophysical Chemistry, Department of Molecular Cell Biology, Am Fassberg,
D-37077 Göttingen, Germany

⁴ Department of Clinical Neurophysiology, University of Göttingen, Robert-Koch Strasse 40,
D-37075 Göttingen, Germany

#Authors contributed equally to this work.

*Corresponding author's e-mail address: collombat@unice.fr



Povzetek: V okviru embrionalne endokrine diferenciacije smo že predhodno poročali, da izguba funkcije *Arx*- in/ali *Pax4*-transkripcijskih faktorjev vodi do premika v usodi endokrinih prekurzorskih celic v trebušni slinavki miši. S tem smo pokazali na vlogo *Arx* pri zagotovitvi glukagonskih α -celičnih linij in *Pax4* pri zagotovitvi inzulinskih β -celičnih linij. Tukaj pa smo ekotopično izrazili transkripcijski faktor *Pax4* pri glukagonskih α -celicah. Ta vsiljena ekspresija izzove pretvorbo α -celic v β -celice. Posledični primanjkljaj glukagona povzroči kompenzatorno in stalno neogenezo glukagon+ celic, kar zahteva reekspresijo pro-endokrinega gena *Ngn3*. Kljub novotvorbi glukagonskih α -celic te ne zmorejo popraviti hipoglukagonemije, saj zaradi ekotopičnega izražanja *Pax4* postopoma

pridobijo fenotip β -celic. Pomembno pa je, da z opisanim ciklom regeneracije in pretvorbe lahko *in vivo* vzpostavimo funkcionalno β -celično maso in odstranimo kemično izzvano sladkorno bolezen.

Ključne besede: endokrini trebušni slinavka; transkripcijski faktorji *Pax4*, *Arx*, glukagon, inzulin, pretvorbe tipov endokrinih celic.

Abstract: In the context of embryonic endocrine differentiation, we have previously reported that *Arx* and/or *Pax4* loss-of-function(s) lead to a shift in the fate of endocrine precursor cells in the mouse pancreas, thus demonstrating the roles of *Arx* and *Pax4* in the allocation to the glucagon-expressing α - or insulin-producing β -cell lineages, respectively. Here, we ectopically express the transcription factor *Pax4* in glucagon-secreting cells. Such forced expression provokes a conversion of α -cells into β -cells. The resulting glucagon deficiency provokes a compensatory and continuous glucagon+ cell neogenesis requiring the re-expression of the pro-endocrine gene *Ngn3*. However, the newly formed α -cells fail to correct the hypoglucagonemia since they subsequently acquire a β -cell phenotype upon *Pax4* ectopic expression. Importantly, this cycle of regeneration/conversion is capable of restoring a functional β -cell mass and of reversing chemically-induced diabetes *in vivo*.

Keywords: Endocrine pancreas; transcription factors *Pax4*, *Arx*; glucagon; insulin; Endocrine cell type conversion.

Uvod

Trebušna slinavka ali pankreas izloča encime in hormone in ima s tem pomembno vlogo pri vzdrževanju homeostaze. Pankreas sestavljajo trije glavni tipi celic: acinarne

celice, ki izločajo prebavne encime in ione; duktalne celice, ki oblikujejo mrežo vodil, skozi katere prebavni encimi vstopajo v črevo; in endokrine celice, ki proizvajajo različne hormone. Slednje celice so organizirane v celič-

ne skupke, t. i. Langerhansove otočke, ki jih sestavlja pet celičnih podtipov: α , β , δ , ϵ , in PP-celice, ki izločajo (v enakem vrstnem redu): glukagon, inzulin, somatostatin, ghrelin in pankreasni polipeptid (PP). Funkcije hormonov so različne. Inzulin povzroči zmanjšanje glikemije, kadar je v krvi preveč glukoze, medtem ko ima glukagon, kar se tiče glikemije, ravno obratno nalogo in preprečuje nevarno hipoglikemijo (za pregled, glej vir 1). Naša raziskovalna skupina se ukvarja z diabetesom tipa I, avtoimunsko boleznijo, s katero se spopada več kot 24 milijonov ljudi širom sveta. Za bolezen je značilna selektivna izguba β -celic, ki producirajo inzulin. Ta izguba povzroči hiperglikemijo, ki ima lahko hude posledice brez vbrizgavanja eksogenega inzulina. Pomembno je poudariti, da je kljub obstoječim terapijam pričakovana življenjska doba pacientov z diabetesom tipa I nižja kot pri zdravih ljudeh. Zato se trenutne raziskave osredotočajo na iskanje alternativ konvencionalnim pristopom. Eden najbolj obetavnih pristopov vključuje *in vitro* diferenciacijo zarodnih/progenitorskih celic v β -celice, ki posnema embrionalni razvoj. Toda kljub vidnim napredkom ta metoda zaenkrat ni uspešna, najverjetneje zaradi nepopolnega razumevanja mehanizmov, ki so vpleteni v *in vivo* tvorbo β -celic.

Razumevanje, kako β -celice nastajajo med razvojem, a tudi v odraslosti, je prvi pogoj pri oblikovanju regenerativnih in celičnih terapij za diabetes tipa I in tipa II; pri obeh boleznih se namreč pojavi izguba (oz. nezadostno število) β -celic. Številne raziskave so pokazale, da v razvoju sodelovanje več transkripcijskih faktorjev uspešno določi usodo progenitorske celice najprej v celice trebušne slinavke, v endokrine celice in končno celice otočkov. Tako je transkripcijski faktor Pdx1 potreben za determinacijo epitelijskega trebušne slinavke in nato Neurogenin3 (Ngn3) usmeritev v linijo celic z notranjih izločanjem (1). Po delovanju Ngn3 kompleksna mreža transkripcijskih faktorjev skrbi za različne usode celic, vključno s transkripcijskima faktorjema Arx in Pax4 (2, 3). Pri miši brez Arx je prišlo do povišanega izražanja β - in δ -celic na račun α -celic. Skupno število endokrinih celic je pri tem ostalo nespremenjeno (2). Nasprotno, v primeru odsotnosti Pax4 je bil opažen obraten fenotip (3), kar kaže na vzajemno regularno povezavo med Arx in Pax4 (4). Dodatna opažanja so potrdila te sklepe. Najprej, da Arx in Pax4 vodita endokrine prekursorske celice do razvoja bodisi α - (Arx) ali β - oz. δ -celic (Pax4). Kasnejša analiza dvojnih mutant pri miših je odkrila še drugo vlogo Pax4 pri določanju β -celične linije iz β -/ δ -prekursorskih celic (4). Nedavno zbrani dokazi so tudi pokazali, da vsiljena ekspresija Arx v zgodnjih celicah trebušne slinavke vodi endokrine matične celice do α - ali, presenetljivo, PP-celične usode (5). Pomembna ugotovitev teh študij je, da je Arx ni le nujen, ampak tudi zadosten za nastanek α - in PP-celičnih linij.

Pretvorbe endokrinih celic

Posebej nas je zanimalo odkritje, da vsiljena ekspresija Arx v odraslih β -celicah (*in vivo*) povzroči pretvorbo teh celic v celice, ki izkazujejo α - ali PP-celične fenotipe (5). To odkritje je bilo temeljnega pomena za terapije z β -celicami, saj je nakazovalo, da je nasprotno mogoče doseči pretvorbo drugih endokrinih celic v β -celice. Da bi to hipotezo preizkusili, smo naredili miš, ki pogojno in ekotopično izraža Pax4 v svojih glukagon+ celicah (6). Odkrili smo opazno hiperplazijo celic, ki izražajo inzulin, in nastali otočki celic so vsebovali šest- do sedemkrat več inzulinsko-pozitivnih celic kot običajni otočki. Funkcionalni in fiziološki testi so pokazali, da te celice izkazujejo vse značilnosti normalnih β -celic. Da bi bolje razumeli mehanizme, ki vodijo v hiperplazijo teh celic, smo izvedli dodatne analize. Te so pokazale na stalno prisotnost celic, ki izražajo glukagon na neobičajnih mestih v otočku blizu sosednjih pankreatičnih duktov. Celičnim linijam smo sledili z markerskim genom in pokazali, da so se zaradi napačne ekspresije Pax4 α -celice pretvorile v β -celicam podobne celice. Zaradi stalne prisotnosti α -celic smo zaključili, da se te celice stalno regenerirajo in so prehodno prisotne vse do pretvorbe v β -celice. Zanimivo je, da so pred tem različne skupine že opisale več transgenih modelov miši z α -celično hiperplazijo in vse ti modeli so kazali spremenjene glukagonske signalne poti. Pri vseh so opazili jasno hiperplazijo glukagon+ celic, kar kaže na aktivacijo mehanizmov, ki skušajo kompenzirati glukagonsko neučinkovitost s tvorbo novih α -celic. Da bi preverili, ali izguba α -celic zaradi pretvorbe v β -celice lahko razloži njihovo regeneracijo, smo tri tedne mišim dodajali glukagon. Opazili smo jasno znižanje v števila β -celic (in ustrezno spremembo velikosti otočkov) glede na kontrolne miši. Pomanjkanje glukagona zaradi ekotopične ekspresije Pax4 v α -celicah in naknadna pretvorba α - v β -celice je povezana z regeneracijo α -celic. Tak od glukagona odvisen cikel regeneracije in pretvorbe najverjetneje povzroči hiperplazijo β -celic, ki smo jo opazili v naših testnih živalih.

Regenerirane α -celice izvirajo iz celic z reekspresijo Ngn3

Pokazali smo na večje število celic z reekspresijo proendokrinega gena Ngn3 v stenah duktov. Po navadi do ekspresije Ngn3 pride samo v času embrionalnega razvoja; zanj so ugotovili, da je nujen za nastanek endokrine linije. Tudi skupina H. Heimberga je poročala o reaktivaciji tega gena v celicah duktov pri miših s podvezanimi dukti v trebušni slinavki (7) in naknadno pretvorbo v endokrine celice. V sodelovanju z omenjeno skupino smo nato negenetsko sledili usodo duktalnih celic v trebušni slinavki miši. Ta poskus nam je omogočil, da smo posredno pokazali na

pretvorbo duktalnih celic v endokrine celice, v procesu, ki je vključeval reekspresijo gena *Ngn3*.

Novotvorjene, β -celicam podobne, celice so funkcionalne

Da bi potrdili funkcionalnost regeneriranih β -celic miši, ki so nastale z ektopično ekspresijo *Pax4* v α -celicah, smo kemično sprožili hiperglikemijo tako, da smo uporabili streptozotocin. Ta strup povzroči selektivno uničenje β -celic. Kontrolne miši, ki so bile podvržene temu tretiranju, so prav tako kot *Pax4* miši (starejše od 4 tednov) hitro poginile za posledicami hiperglikemije. Presenetljivo pa so mlajše transgene miši po izjemnem zvišanju glukoze v krvi preživele in raven sladkorja se je znižala na normalno raven. Nadaljnje analize so pokazale, da je regeneracija β -celic pri teh miših potem, ko so bile že uničene s streptozotocinom, potekla izključno skozi pretvorbo iz α -celic.

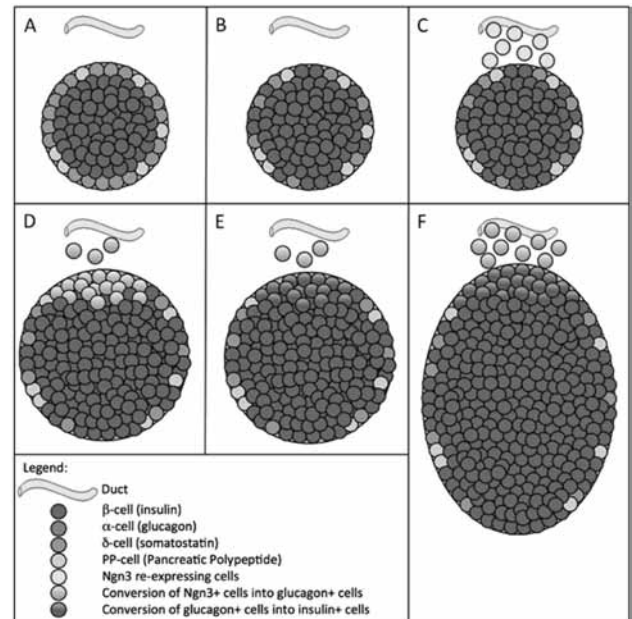
Sklep

Naši rezultati nakazujejo, da vsiljena ekspresija *Pax4* v α -celicah povzroči njihovo pretvorbo v β -celicam podobne celice (Slika 1). Posledično pomanjkanje glukagona povzroči nadaljnjo regeneracijo α -celic, ki se nato postopoma pretvorijo v β -celicam podobne celice. Pokazali smo tudi, da ta cikel potrebuje reekspresijo gena *Ngn3* ter da so novonastale β -celice sposobne nadomestiti endogene β -celice pri miših, ki so bile izpostavljene kemično povzročenemu diabetesu, in tako preobrniti posledice diabetesa.

Ti rezultati kažejo, da modulacije *Pax4* ali enega od njegovih tarčnih molekul morda predstavljajo novo smer raziskav za uspešno zdravljenje diabetesa tipa I, obenem pa prispevajo k vzpostavitvi protokolov za diferenciacijo β -celic *in vitro* ali *in vivo*.

VIRI

- Collombat P. *et al.* (2006): *Mech Dev* 123(7): 501–512.
Collombat P. *et al.* (2003): *Genes Dev* 17(20): 2591–2603.
Sosa-Pineda B. *et al.* (1997): *Nature* 386(6623): 399–402.
Collombat P. *et al.* (2005): *Development* 132(13): 2969–2980.
Collombat P. *et al.* (2007): *J. Clin. Invest.* 117(4):961–970.
Collombat P. *et al.* (2009): *Cell* 138(3): 449–462.
Xu X. *et al.* (2008): *Cell* 132(2): 197–207.



Slika 1: Vsiljena ekspresija Pax4 v celicah, kjer prihaja do ekspresije glukagona, le-te pretvori v funkcionalne β -celicam podobne celice (A-B). Naše analize kažejo, da pomanjkanje glukagona, ki nastane zaradi izgube celic, ki ga producirajo, povzroči aktivacijo neznanih kompenzacijskih fizioloških mehanizmov, ki povzročijo pretvorbo (mediacija z Ngn3) duktalnih celic v glukagon+ celice (B-C). Zaradi vsiljene ekspresije Pax4 se slednje ne prestando pretvarjajo v β -celicam podobne celice (D-F). Ta cikel neogeneze/rediferenciacije vodi do povečanih otočkov, ki jih večinoma sestavljajo β -celicam podobne celice (F). Te izkazujejo večino značilnosti pravih β -celic in lahko in vivo preobrnejo s streptozotocinom zbužen diabetes.

Introduction

The pancreas plays a key role in maintaining homeostasis by the secretion of enzymes and hormones. This organ is composed of three main cell types: acinar cells (secreting digestive enzymes and ions), duct cells (forming a network of canals driving digestive enzymes into the intestine) and endocrine cells (producing different hormones). The latter are organized into clusters of cells called islets of Langerhans consisting of 5 cell subtypes: α , β , δ , ϵ , and PP, respectively secreting the following hormones: glucagon, insulin, somatostatin, ghrelin and pancreatic polypeptide (PP). Among these hormones, insulin induces a decrease in the glycaemia in case of excess blood glucose, whereas glucagon has the opposite role by promoting an increase in blood glucose levels to prevent a hypoglycemia (for review, see 1). Our group focuses on type I diabetes, an auto-immune disease affecting more than 24 million people worldwide and which is characterized by the selective

loss of insulin-secreting β -cells. This results in a hyperglycemia, which can be very serious without daily administration of exogenous insulin. It is important to note that despite current therapies, the life expectancy of patients with type 1 diabetes is reduced in comparison to healthy people. Therefore, current research focuses on finding alternatives to conventional approaches. One of the most promising ones consists in the *in vitro* differentiation of stem/progenitor cells into β -cells by mimicking embryonic development. However, despite significant progresses, this method remains unsuccessful, most probably due to an incomplete understanding of the mechanisms underlying the genesis of β -cells *in vivo*.

Understanding how β -cells are generated during development, but also throughout adulthood, is a prerequisite to the design of regenerative and cellular therapies for type 1 and type 2 diabetes, both diseases being ultimately characterized by loss and/or insufficient numbers of β -cells. In this context, a number of studies have demonstrated that, during the course of development, the cooperation of several transcription factors successively specifies progenitor cells towards the pancreatic-, endocrine- and ultimately islet-cell fates. Hence, Pdx1 is required for pancreatic epithelium determination and subsequently Neurogenin3 (Ngn3) for endocrine lineage specification (1). Next to Ngn3 induction, a complex network of transcription factors progressively and differentially promotes the particular endocrine fates, including Arx and Pax4 (2, 3). In mice lacking *Arx*, the β - and δ -cell fates were found favored at the expense of α -cell genesis, while the total endocrine cell content remained normal (2). Conversely, in the absence of *Pax4*, the opposite phenotype was observed (3), indicating an inhibitory, cross-regulatory circuit between Arx and Pax4 (4). Additional findings supported these conclusions and suggested that, firstly, Arx and Pax4 instruct endocrine precursor cells towards either an α -cell or a β -/ δ -cell fate, respectively. Next, through the analysis of double-mutant mice, a secondary function of Pax4 in specifying the β -cell lineage in β -/ δ -precursor-cells was uncovered (4). Recent evidence have demonstrated that the forced expression of *Arx* in early pancreatic cells drives endocrine progenitors towards either an α - or, surprisingly, a PP-cell fate (5). It was therefore concluded that *Arx* is not only necessary, but also sufficient to instruct the α - and PP-cell lineages.

Endocrine cell conversions

Of particular interest was the finding that the forced expression of *Arx* triggered into adult β -cells (*in vivo*) induced their conversion into cells exhibiting α - or PP-cell phenotypes (5). This discovery was of fundamental importance in the context of β -cell-based therapy as it implied that the opposite conversion might be achieved, that is,

to generate β -cells from other endocrine cells. To test this hypothesis, we generated mice conditionally and ectopically expressing the *Pax4* gene in glucagon⁺ cells (6). A noticeable hyperplasia of insulin-expressing cells was thus detected, the resulting islets containing approximately six to seven times more insulin-producing cells than normal islets. An analysis combining functional and physiological tests showed that these cells exhibited all the characteristics of normal β -cells. Subsequently, to better understand the mechanisms leading to the hyperplasia of the insulin-expressing cell population, further analyses were undertaken. These outlined a continuous detection of cells expressing the glucagon hormone abnormally located at a pole of the islet located adjacent to neighboring ducts. Combining lineage tracing with marker gene assessment, we showed a α -cells were literally converted into β -like cells upon *Pax4* misexpression. Due to the continuous detection of α -cells, we concluded that these cells are continually regenerated, their detection corresponding to a transition state prior to the acquisition of a β -cell identity. Interestingly, several transgenic mouse models characterized by α -cell hyperplasia had been previously described, all of those models displaying altered glucagon signaling pathways. In all these, a clear glucagon⁺ cell hyperplasia had been noted, suggesting the activation of mechanisms attempting to compensate the glucagon inefficiency by generating additional α -cells. To check whether the α -cells loss caused by their transformation in β -cells could explain their regeneration, we provided our mice with glucagon for three weeks. A significant decrease in the number of β -cells (and the resulting islets size) was observed compared to untreated mice. Thus, the glucagon deficiency induced by the ectopic expression of *Pax4* in α -cells and their following conversion into β -cells was found associated to α -cell regeneration. Such glucagon-dependent cycle of regeneration/conversion seems to cause the β -cells hyperplasia we observed in our animals.

Regenerated α -cells derive from cell reexpressing *Ngn3*

Interestingly, our analysis outlined a number of cells re-expressing the proendocrine gene Ngn3 in the ductal lining. *Ngn3* is normally expressed solely during embryonic development and was found required for the allocation to the endocrine lineage. Interestingly, the group of H. Heimberg had also noted the reactivation of this gene in duct-lining cells of mice that underwent pancreatic duct ligation [7] and their conversion into endocrine cells. In collaboration with this group, we then followed the fate of duct cells in the pancreas of our mice using non-genetic lineage tracing. This experiment indirectly allowed us to demonstrate a conversion of duct lining cells into endocrine cells by a process requiring the re-expression of *Ngn3*.

Neo-generated β -like cells are functional

Lastly, to verify the functionality of regenerated β -cells in mice ectopically expressing *Pax4* in α -cells, we chemically induced hyperglycemia using streptozotocin, a toxin causing the selective destruction of β -cells. Control mice undergoing this treatment, together with *Pax4* mice older than 4 weeks, quickly die from the consequences of hyperglycemia. Surprisingly, our younger transgenic mice, after a massive increase in blood glucose level, gradually saw their glycemia come back to normal. Further analysis showed that after β -cell destruction by streptozotocin, their regeneration occurs exclusively through the conversion of α -cells.

To summarize, our results indicate that forced expression of *Pax4* in α -cells induces their conversion into β -like cells (Figure 1). The resulting glucagon deficiency promotes a continuous α -cell regeneration, such cells being subsequently converted into β -like cells. We also show that this cycle requires the re-expression of the *Ngn3* gene and that the newly generated β -cells are able to replace endogenous β -cells of mice that underwent chemically-induced diabetes, thus reversing the consequences of diabetes.

These results suggest that the modulation of *Pax4*, or one of his molecular targets, may represent a new path of research for the treatment of type I diabetes, but also contribute to the establishment of β -cells differentiation protocols *in vitro* and/or *in vivo*.

REFERENCES

- Collombat P. *et al.* (2006) *Mech Dev* 123(7): 501–512.
 Collombat P. *et al.* (2003) *Genes Dev* 17(20): 2591–2603.
 Sosa-Pineda B. *et al.* (1997) *Nature* 386(6623): 399–402.
 Collombat P. *et al.* (2005) *Development* 132(13): 2969–2980.
 Collombat P. *et al.* (2007) *J. Clin. Invest.* 117(4): 961–970.
 Collombat P. *et al.* (2009) *Cell* 138(3): 449–462.
 Xu X. *et al.* (2008) *Cell* 132(2): 197–207.

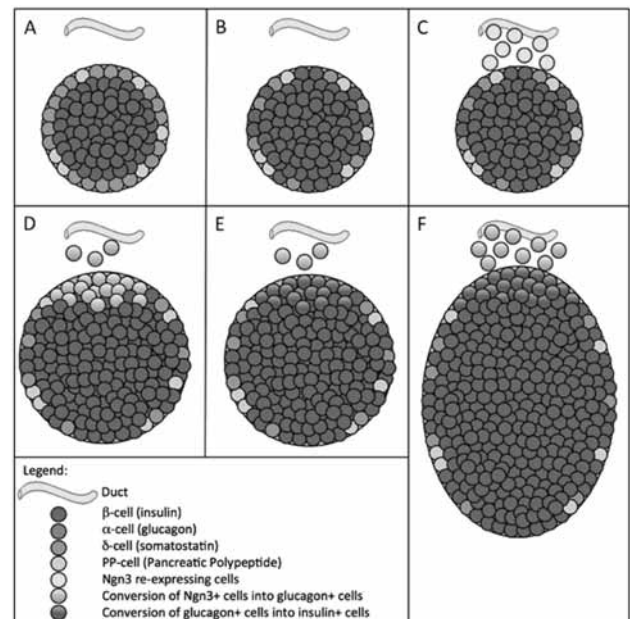


Figure 1: The misexpression of *Pax4* in glucagon-expressing cells converts these into functional β -like cells (A-B). Our analyses suggest that the resulting glucagon shortage caused by the loss of glucagon-producing cells activates unknown compensatory physiological mechanisms triggering the *Ngn3*-mediated conversion of duct-lining cells into glucagon⁺ cells (B-C). However, these are continuously converted into β -like cells upon *Pax4* misexpression (D-F). This cycle of neogenesis/redifferentiation leads to oversized islets mainly composed of β -like cells (F). These exhibit most features of true β -cells and can reverse streptozotocin-induced diabetes *in vivo*.



Patrick Collombat je od leta 2009 vodja skupine AVENIR pri Insermu v Nici, Francija. Diplomiral in magistriral je na Univerzi P. Sabatier v Toulouse. Med letoma 1999 in 2004 je opravil podiplomsko izobraževanje na Max-Planck inštitutu za biofizikalno kemijo v Göttingenu Nemčija, kjer je med letoma 2004 in 2009 prejemal podoktorsko štipendijo NIH. Je vodilni raziskovalec na področju ontogenetskega razvoja in transdiferenciacije endokrinih celic v trebušni slinavki.

Patrick Collombat is a team leader of AVENIR group at the Inserm in Nice, France since 2009. He gained his BSc and MSc at the University of S. Sabatier in Toulouse. He did his graduation work on Graduate College at the Max-Planck Institute for biophysical Chemistry in Goettingen, Germany, between 1999 and 2004, where he also finished his postgraduate period as a NIH Fellow between 2004 and 2009. He is a leading researcher in the field of ontogenetic development and transdifferentiation of endocrine cells in pancreas.

Spolno razmnoževanje kot sodelovanje

Sexual reproduction as cooperation

Victor Prokhorovich Shcherbakov

Institut kemijske fizike, 142432 Černogolovka, Moskovsko okrožje, Rusija
Institute of Problems of Chemical Physics, 142432 Chernogolovka, Moscow Region, Russia



Kaj je življenje? In kaj je smrt? Obstajata dva načina obstoja: živ in neživ. Drugi zakon termodinamike napoveduje končni razpad vsega, kar v vesolju obstaja. Dolgoživost je kvantitativno merilo vsega obstoja. Vesolje se neprestano razvija, kratkotrajne oblike sčasoma zamenjajo dolgotrajne oblike. Evolucijo vesolja

si lahko predstavljamo kot kljubovanje neredu. Štiri temeljne interakcije preprečujejo neposredni razpad neživega sveta; neredu se živi svet upira s smiselnim vedenjem. Izraz smiselno vedenje uporabljam, če je cilj takega vedenja preživetje entitete. Biološko evolucijo si lahko predstavljamo tudi kot samopoznavanje Narave: kot um iz snovi (Delbrück, Teilhard de Chardin). Um ni samo epifenomen življenja. Je peta temeljna interakcija, ki preprečuje disipacijo živega sveta in je pglavilni instrument za preživetje živih entitet. Preživeti pomeni kljubovati vsaki spremembi, ne le razkroju. Besed »misli«, »znanje« in »občutek« se ne sme jemati kot metafore. So dobri termini. Celice mojega telesa vedo, kako podvojevati DNA. To znanje se v osnovi ne razlikuje od tega, da znam brati in pisati, a je veliko bolj pomembno za moje preživetje kot moja pismenost. Zelo pomembno znanje bioloških entitet je, da vedo, kako se razmnoževati. V neživi naravi so vsi procesi usmerjeni od manj verjetnega do bolj verjetnega stanja; gre za gibanje proti ravnovesju. Življenje pa je gibanje proti manj verjetnemu stanju. To je reka, ki teče navzgor. Kamen, ki se kotali z gore, je primer fizikalnega procesa; alpinist, ki se vzpenja na goro, pa je primer biološkega procesa. Slednji ne potrebuje samo energije, ampak tudi namen (voljo) in um. Zakoni fizike pri plezanju navzgor niso prekršeni. Namesto tega jih vodijo ciljno usmerjeni programi življenja tako, da malo verjetni, tako rekoč nemogoči dogodki postanejo kar najbolj verjetni.

Živa entiteta lahko izgine iz dveh razlogov: lahko umre ali pa se spremeni. V obeh primerih prejšnja entiteta preneha obstajati. Evolucija vključuje izginotje entitete prednika.

Obstajati pomeni obstajati dolgo. Biološke vrste vedo, kako obstajati dolgo. To je čudežno znanje, saj so žive entitete le malo verjetne stvari. V resnici »kar ne moremo dojeti izjemne zapletenosti niti najenostavnejših organizmov« (Prigogine). Vendar ni kompleksnost sama po sebi čudežna, temveč bolj dejstvo, da je biološka kompleksnost visoko organizirana. Kompleksnost pomeni razpoložljivost velikega prostora stanj nekega sistema, medtem ko se izraz »organiziran« nanaša na to, da je le malo stanj skladnih z vitalnostjo, kar pomeni, da živi sistemi niso v ravnovesju in imajo nizko stopnjo entropije. Ne trdimo, da organizmi kršijo drugi zakon termodinamike. Nasprotno, trdimo, da so živa bitja odprti sistemi, ki nenehno izmenjavajo snov in energijo s svojim okoljem. Organizmi v okolje oddajajo entropijo in s tem svoja notranja stanja vzdržujejo daleč od ravnovesja. To je pravilen opis stanja, vendar še ni ustrezno pojasnilo biološke organizacije. Energija je potrebna, vendar sama ne zadostuje za obstoj življenja. Potrebuje znanje. Žive entitete preživijo zaradi svojega pametnega vedenja. V najširšem pomenu besede lahko govorimo o vedenju molekul, celic, organizmov, populacij in ekosistemov.

Zakaj se organizmi razmnožujejo?

Eden od razlogov je očiten: množenje poveča število organizmov in zagotavlja širjenje vrste. To je pomemben dejavnik za preživetje vrste. Vendar ne pojasni umrljivosti posameznih organizmov. Bistvo je, da organizmi, ki so sistemi z nizko entropijo, ne morejo vzdržati entropijskega pritiska v nedogled. Homeostatski mehanizmi porabljajo energijo; idealno bi za vzdrževanje homeostaze potrebovali neskončno veliko energije. Organizmi neizogibno umrejo tudi v najbolj ugodnem okolju, v odsotnosti konkurence, z obilico energije in snovi. Propadajo zaradi entropije.

Zakaj lahko razmnoževanje, ki je očitno bolj zapleten pojav kot preprost obstoj posameznega organizma, prepreči povečevanje entropije? Dejstvo je, da je reprodukcija *sklopljena s selekcijo*. Naravni izbor je nadzor kakovosti. Ohrani samo tiste entitete, ki preživijo, in te so v glavnem in primarno stare in ustaljene stvari. S tem se izkaže perfekcija homeostatskih mehanizmov. Novosti imajo možnost uveljavitve samo, če izboljšajo homeostazo ali je

vsaj bistveno ne poslabšajo. Tako je torej rezultat naravne selekcije pretežno konservativen. Brez tega konservativizma bi bil mogoč le nered.

Torej je bistvo reprodukcije obnovitev in zamenjava starega, izrabljenega telesa z novim. Ker so organizmi nesposobi obdržati lastne fizikalne strukture v nedogled, hranijo podatke, ki so potrebni za njihovo regeneracijo. Vzdrževanje podatkov, ne pa telesa, je najbolj značilna lastnost življenja, kar loči živo od abiotskega obstoja. Namesto brezupnih prizadevanj za ohranitev zapletenih materialnih struktur se obdrži le informacija o njih. Razmnoževanje živih sistemov na temelju podatkov je vsebina življenja. Vsaka posamezna entiteta je sorazmerno kratkoživa, vrste in razvojne linije pa so potencialno nesmrtni. Nekatere od njih ostanejo nespremenjene več sto milijonov let, zato se predkambrijski organizmi izpred treh milijard let najbrž niso bistveno razlikovali od sodobnih bakterij.

Sinteza na temelju predloge

Idealno mora biti reprodukcija točna, sicer cilj vzdrževanja ni dosežen. Sinteza na temelju predloge je prvi in glavni izum narave, iz katerega se je začelo tudi samo življenje. V teoriji je jasno, da mora biti točnost podvojevanja DNA takšna, da večina potomcev prejme informacijo brez napak. Pravilnost podvojitve DNA je izjemno visoka. Na primer, delež spontanij mutacij v rastočih celicah bakterij *Escherichia coli* je približno 0,003 spremembe na genom v posamezni replikaciji (to je približno 6×10^{-10} mutacije na bazni par). Pri enoceličnih organizmih je dosežena natančnost replikacije in popravljalnih mehanizmov DNA zadostna, da pomnoževanje zanesljivo preseže stopnjo mutacij. S tem velika večina potomcev ni imela mutacij in je bila tako zagotovljena potencialna nesmrtnost vrste. Pri večceličnih organizmih pa je število mutacij na genom v posamezni generaciji zelo visoko. Pri ljudeh je na primer število mutacij na posamezno zigoto 60 ali celo več. Težko si je predstavljati, kako lahko takšna disipacijska aktivnost mutageneze sploh omogoča življenje.

Spolno razmnoževanje

Morda nekateri mislijo, da mora imeti biološko bitje za dolgoročni obstoj homeogenomsko razmnoževanje, kar pomeni, da so genomi prednikov in potomcev identični. To lahko opazimo pri enoceličnih organizmih. Ampak replikacija z visoko natančnostjo veliko stane. Pri višjih organizmih je zaradi njihovih velikih genomov in zapletenega razvoja nemogoče dosledno podvojevanje genoma, zato njihov dolgoročni obstoj potrebuje še drugačne rešitve. Morajo biti sposobni razmnoževati se kljub temu, da se njihovi genomi ne morejo točno podvojevati. Ena od rešitev je degeneriranost povezave med strukturo in pome-

nom. Pomembno pri višjih organizmih je, da v evoluciji ohranijo pomen (funkcijo), ne pa fizikalne strukture. To omogoča kljubovanje razvoja mutacijskim in okoljskim spremembam ter omogoča izogibanje usmerjeni selekciji.

Kljub temu je treba priznati, da so vsa ta koristna prizadevanja nezadostna: višji organizmi se niso sposobni razmnoževati prek večjih generacij, saj bi zaradi nakopičenja mutacij hitro prišlo do degradacije organizmov. Zadnja protientropična prelomnica v evoluciji je spolno razmnoževanje, t.j. kreacija biološke vrste namesto posameznih organizmov, ki bi bili samozadostni za razmnoževanje. Posamezni spolni organizmi so se »odrekli« zmožnosti samoreprodukcije in so tako postali edinstveni, a kratkoživ sestavni del višje enote – biološke vrste. Ta prehod – kot veliko drugih, ki so nastali med evolucijo – je prehod v sodelovanje. Posamezni organizmi so izgubili svojo sposobnost za avtonomno razmnoževanje in evolucijo. Razvijajo se v okviru biološke vrste. V bistvu robustni genomi se ustvarijo med spolnim razmnoževanjem, med seboj niso enaki, zato se tudi organizmi ene in iste biološke vrste med seboj genetsko razlikujejo (»alogenomske« razvojne linije).

Prehod na spolno razmnoževanje ni le sprememba v načinu razmnoževanja, ampak tudi dodana kvaliteta. Spolne populacije so koherentni sistemi. Strogo rečeno reprodukcije posameznega organizma ni več. Njegov obstoj je minljiv. Pojavi se le enkrat v zgodovini biosfere in nikoli več. Tvorba populacije postane prava reproduktivna enota.

Spolni in nespolni posamezniki imajo različen biološki status. Nespolni posameznik je samozadosten, samozavesten igralec na odru življenja, medtem ko je spolni, še posebej obligatorni spolni posameznik, ubogljiv občan večorganizemskega kraljestva – biološke vrste. Njegovo vedenje mora biti usmerjeno v preživetje skupine, ne le v njegovo lastno preživetje.

Ključna značilnost spolnega razmnoževanja je, da se genom posameznika tvori z naključnim izborom iz nenehno spreminjajočega se genskega bazena, namesto da bi se predniški genom neposredno repliciral. To je ključni dejavnik, ki spolne organizme postavlja na najvišjo raven evolucijske lestvice. Glavna prednost spolnega razmnoževanja je precej očitna. Čeprav veliki genomi ne morejo biti točno reproducirani, vedno obstaja možnost, da novonastali genom nima napak, čeprav sta jih imela oba genoma, iz katerih je nastal. In še več, degeneriranost povezave med strukturo in funkcijo vključuje, da imajo lahko funkcionalno robustni genomi raznolika zaporedja. Intrinzična lastnost spolnega razmnoževanja je tvorba velikega števila genomov in posledično posamičnih organizmov. Porajajoča lastnost vrste, ki iz tega izhaja, je *genotipska plastičnost* – sposobnost reverzibilnega spreminjanja sestave genskega bazena populacije v različnih okoljih. To pa je močan dejavnik vrstne stabilnosti.

Druga plat medalje je visoka verjetnost nastanka genomov (in posameznikov) z nizko možnostjo preživetja. To dejstvo je bilo na žalost v klasičnem darvinizmu (in tudi neodarvinizmu) napačno interpretirano, t.j. v smislu Malthusove ideje o brezmejni eksponentni rasti populacije, ki vodi v tekmovalno vire: v tekmo vsakega proti vsakomur. Sama ideja naravne selekcije je temeljila na podmeni, da imajo organizmi več potomcev, kot jih lahko kadar koli preživi. Zato morajo organizmi med seboj tekmovati za omejene vire, kar naj bi bilo pomembna gonilna sila evolucije in kar naj bi vodilo do neprestanega izboljševanja bioloških entitet. Poudarjeno je bilo, da je boj najneizprosnejši zlasti med organizmi iste vrste, saj imajo ti organizmi enake potrebe. Ta napačna interpretacija je porodila najmalignejše oblike socialnega darvinizma in kot posledico antievolucijski odnos številnih intelektualnih in duhovnih voditeljev.

Ko se torej zavemo, da je minimalna samoreproduktivna entiteta tvorba populacije (in ne posamezni organizmi), lahko problem osvetlimo z drugega zornega kota. Zakaj je število potomcev večje, kot jih lahko prenese okolje? Morda rečete: »Zaradi evolucije« in lamarkanske »notranje sle po perfekciji«. Sam pa sem prepričan, da zaradi nemotene reprodukcije, torej preživetja razvojne linije. Prevelika rodnost obstaja iz dveh razlogov: 1: kot nadomestilo za nizko stopnjo točnosti replikacije genoma in 2: kot nadomestilo za *naključno* umiranje organizmov. V obeh primerih se diferencialno preživetje posameznih organizmov stežka predstavi kot tekmovalno. V resnici organizmi preživijo ali umrejo samo zaradi sebi lastnih značilnosti in v veliki meri neodvisno od prisotnosti drugih posameznikov. »Notranja selekcija« izboljšanja posameznega organizma, do katere vodi mehanizem naključnega izbora pri izoblikovanju genoma (ang. »picking over«), se začne že mnogo pred izpostavljenostjo posameznika preizkušnjam okolja ali srečevanjem drugih članov populacije.

Ker je tvorba populacij tista entiteta, ki se izoblikuje v procesu selekcije, se končni prispevki posameznega organizma »sodijo« po njihovem prispevku k preživetju populacije, ne pa po lastnem preživetju ali plodnosti. Raznolikost in genotipska plastičnost populacije sta zelo pomembna dejavnika stabilnosti populacije. Celo neplodni posamezniki so lahko koristni za preživetje populacije.

Splošna naravnost v progresivni evoluciji je zmanjševanje plodnosti. Pri večini vrst se je skozi proces skupinske selekcije razvila stopnja razmnoževanja, ki skuša zagotoviti, da populacije ostanejo pod pragom čezmernega izkoriščanja okolja (razpoložljivih virov; Wynne-Edwards). Pravzaprav je smešno, da se je relativna plodnost štela kot ključni dejavnik v populacijski genetiki, kot odsev evolucijskega uspeha alela ali posameznega organizma. Prav ta koncept fitnesa je povzročil, da je izvor spolnosti

ostal enigmatičen in skrivnosten. Spolno razmnoževanje namreč pomeni, da polovica posameznikov v populaciji nima potomcev. V populacijski genetiki bi to pomenilo dvojno izgubo v fitnesu. V resnici pa je *zanesljivost* in ne *stopnja* razmnoževanja tista, ki je zares pomembna. Idealno bi morala imeti ena samica natanko dva potomca (ne več ne manj). Geometrijska Malthusijevska rast populacije, izražena v številki, je razumljiva le na začetku, tj. v relativno kratkem obdobju začetnega vzpostavljanja vrste (pri tvorbi robustnosti in povečevanju teritorija). Načelo »več je bolje« izvira iz kapitalistične psihologije, za katero je dobro znano, da je privedla do ekonomske krize. Naravna selekcija je pametnejša od človeških voditeljev. Biološka vrsta ve, kako nadzirati lastno številčnost in dolgoročno obstati. Medtem ko je tekmovalno med aseksualnimi linijami in različnimi vrstami morda resničen boj, pa je boj med posameznimi organizmi dema (prostorsko bolj ali manj ločenega dela populacije) podoben boju med, denimo, hepatociti in živčnimi celicami. Ne zavračam tekmovalnosti, le poudarjam, da moramo ponovno premisliti njegovo biološko vlogo. Vsebuje instrumente, sredstva in načine ustvarjanja, prilagajanja in vzdrževanja organizacije vrste, kar pa je sodelovanje. Odstranite antagonizem in našli boste tisto dobro, kar se skriva v posamezni vrsti. Poudarek na hudem boju samo ustvarja probleme v teoriji, ki v stvarnosti ne obstajajo.

Nekoč, pred leti, sem svojo študentsko kolegico vprašal o pomenu spolnega razmnoževanja. Kot romantična oseba je hitro odvrnila, da gre za »možnost ljubezni«. Takrat sva se oba smejala, a zdaj kot moder in star človek ta odgovor jemljem kar resno. Izraz »ljubezen« kar dobro opisuje in označuje znotrajvrstne odnose, ne le med spolnimi partnerji ali starši in otroki, pač pa tudi znotrajvrstne odnose na splošno. Spolno razmnoževanje je pravo sodelovanje ne le na ravni genskih skladov, marveč tudi na ravni odnosov med posamezniki. Očitna sovražnost in tekmovalnost ne smeta prekriti v temelju kooperativnega značaja znotrajvrstnih vezi, ki jih ne bi pričakovali pri nespolnih organizmih, ki so samozadostni igralci na odru življenja. Smiselno vedenje sem zgoraj označil kot peto pomembno interakcijo. Za posebne primere znotrajvrstnih vezi jo lahko poimenujemo »ljubezen«.

O altruizmu

Evolucijski izvor altruističnega vedenja je nerešljiv, če predvidevamo, da naravna selekcija deluje na ravni posameznega organizma. Altruistično vedenje posameznika, ki na račun zmanjšanja lastnega fitnesa zviša fitnes drugih posameznikov, je videti preprosto nemogoče. Ne glede na to najdemo altruizem tako rekoč povsod. Dodaten problem, ki ustvarja zmedo, je dejstvo, da spolni organizmi ne morejo reproducirati samega sebe. Kot odgovor na to neu-

jemanje sta George Williams in pozneje Richard Dawkins kot enoto selekcije predlagala gen. Geni so se zdeli idealni nesmrtni replikatorji. Koncept izbire rodu in vzajemnega altruizma je pomagal razložiti samo možnost selekcije za altruizem. Žal je ta precej umetni konstrukt, s tem imam v mislih model »sebičnega gena«, med evolucijskimi biologi požel globalni uspeh in za desetletja pokopal holistično razumevanje življenja in evolucije.

Ideja o genu kot replikatorju je vseeno zavajajoča. Gen ni samostojna entiteta. Sam se ne replicira. Je bodisi podlaga bodisi replika. Celica gene izdeluje ravno tako kot tudi druge sestavine celice: RNK, polipeptide, organele. Le samoreproducirajoče, samostojne entitete lahko predstavljajo enote, ki so podvržene selekciji. Govorim v prid skupinski selekciji kot edini pomensko pomembni ravni selekcije pri spolnih posameznikih. Navajam izjavo enega najuglednejših nasprotnikov skupinske selekcije (klin se s klinom izbija): »Ena značilnost je skupna mnogim prehodom: entitete, ki so bile sposobne neodvisne replikacije pred prehodom, so pozneje tega sposobne le kot deli večje enote.« (J. Maynard Smith) Sam dodajam, da glede na visoko raven, kjer deluje selekcija, kakršna koli selekcija na nižji ravni proizvaja samo žrtve (parazitska DNA, maligne celice). Tako imenovani ultrasebični geni so dejansko paraziti s škodljivim neto učinkom na gostitelja. Skupaj z drugimi paraziti in škodljivimi mutacijami predstavlja uničujočo moč narave. Aktivna evolucija pa je nenehen boj proti temu. Najproduktivnejše orodje je sodelovanje. Biološka vrsta pomeni sodelovanje posameznih organizmov.

Nismo več prilagojeni na razmišljanje znotraj holistične paradigme. Našim analitičnim možganom ustreza poslušati, da so aleli pod vplivom selekcije, kar pa je zmotno mišljenje. Gotovo spreminjanje celote vključuje spreminjanje njenih sestavnih delov. Druge možnosti za spreminjanje celote ni. Pa vendar, ali je to smiselno znanje? Naj pojasnim s primerom. Evolucija je ustvarjalni proces, ki je podoben drugim ustvarjalnim procesom. Formalno lahko trdimo, da pesnik izbira črke in besede, da zapiše verz. Vendar pa je ta sicer pravilna trditev prazna. V resnici pesnik izbira nekaj, česar črke in besede ne vsebujejo. Prav tako naravna selekcija izbira nekaj, česar geni in drugi sestavni deli enote, ki je podvržena selekciji, ne vsebujejo. Rezultat biološke selekcije – biološke entitete – so empirične dobrine, ki jim naravna selekcija zagotovi sposobnost dolgoročnega obstoja. Teh entitet z redukcionistično logiko ne moremo deducirati. Njihovo evolucijo lahko razumemo samo retrospektivno. Dober gen in dober posameznik nista sebična, ampak se ustrezno zlivata v genski bazen vrste in populacije ter ohranjata njeno vitalnost.

Nasprotniki skupinske selekcije ta proces zavračajo, ker naj bi bil prepočasn: »selekcija na nižji ravni lahko prehiti

selekcijo na višji ravni«. Kot prvo, skupinska selekcija je lahko dovolj hitra: tvorba populacije (enote reprodukcije) je enako dolgoživa kot posamezen organizem; in kot drugo (in najbolj pomembno), selekcija na nižji ravni je sama po sebi destruktivna plat celotnega procesa. Če populacija ni sprejemljiva na višji ravni selekcije, preprosto ne more obstati. Najverjetneje se največji delež speciacijskih dogodkov konča neuspešno. Ponovno je treba poudariti, da tekmovanje med nastajajočimi podpopulacijami igra le majhno vlogo pri njihovem izumiranju: izginejo zaradi notranjih nepopolnosti, na primer zaradi prevladujočega sebičnega vedenja entitet, ki jih tvorijo.

Ko populacijo enkrat prepoznamo kot samoreproducirajočo enoto, nam izvor in vzdrževanje altruizma nista več uganka. Ne sprašujemo se več, zakaj celice v našem telesu (npr. kožne celice, ki živijo le nekaj dni) ne tekmujejo za neomejeno proliferacijo. Dobro namreč vemo, kaj sledi, če celice neomejeno proliferirajo. Definirajmo altruistično vedenje kot vedenje posameznih delov za preživetje celote. Ker posamezni organizmi niso vsebinske entitete, se morajo vesti altruistično ali pa bodo skupaj s celoto izginili. Ta izjava je videti celo neintuitivna. Običajno razumevanje altruizma kot neprizadeta pomoč drugim nas ovira pri pogledu na altruizem kot biološki in evolucijski pojav. Preobleke altruizma so lahko videti nepričakovane. Dovolj je reči, da je preživetje posameznika najpomembnejši prispevek k preživetju populacije – tako se sebično in nesebično vedenje lahko prekrivata.

Spolni organizem je izgubil lastno suverenost kot biološka entiteta. Svoje gene je umestil v skupni genski bazen in s tem pokazal 100 % altruizem na najosnovnejši genetski ravni. To je celo več kot najpomembnejše komunistično pravilo: »Vsak naj prispeva po svojih sposobnostih in za vsakega je na voljo sorazmeren delež glede na njegove potrebe.« Organizem je pri tem popolnoma neprizadet. Je začasna sestavina vrste in enkratni dogodek v zgodovini biosfere in se nikoli ne ponovi.

Odnosi med osebki so pogosto interpretirani kot sebični. Vendar je pravo sebično vedenje posameznega organizma napaka, podobna je vedenju rakaste celice. Običajno vedenje posameznih delov vedno deluje s ciljem preživetja celote. Torej altruizem, kot smo ga opredelili zgoraj, ni nič posebnega. Je samo poseben vidik vsakega vedenja, v okviru katerega je pomoč drugim le določen tip altruizma. Klasični darvinizem je razglasil boj za obstanek, v okviru katerega je bil poudarjen boj za omejene vire med posameznimi organizmi. Vendar pomanjkanje virov ni glavni vzrok za smrt organizma. Univerzalni sovražnik življenja, ki je navzoč vedno in povsod, je entropija. In edina sila, ki pomaga kljubovati entropiji, je *smiselno* vedenje. Zgoraj sem opredelil vedenje kot »smiselno«, če ima to vedenje za cilj preživetje te entitete. Znatno del celote, na primer

dem, se vede smiselno, ampak vedenje njenih sestavnih delov (posameznih organizmov), ki ima za cilj preživetje celote, je altruistično. Torej lahko rečemo, da smiselno vedenje je (in mora biti) sebično. Živi svet je hierarhično organiziran: skupina (dem) → posamezniki → organi → celice → organeli → geni. Čeprav je samo dem pomembna entiteta, so lahko tudi druge (atributivne) komponente *relativno* avtonomne glede reprodukcije in lastnega vzdrževanja. Torej mora biti tudi njihovo vedenje usmerjeno k njihovemu lastnemu preživetju. Vedenje teh relativno avtonomnih enot je dvojno. V določenem pogledu je lahko videti sebično in kompetitivno, a je v celoti altruistično. Skrb za lastno preživetje je nujno za preživetje skupine. To pomeni, da je sebičnost vedenje, ki ima za cilj preživetje entitete, vendar ne nujno »na račun drugih entitet«.

Najbolj pogosta oblika altruističnega vedenja je samomor. Notranjo selekcijo med spermatogenezo in oogenezo lahko razumemo kot neke vrste altruizem. Velika večina generativnih celic in njihovih predhodnikov je podvrženih programirani celiči smrti. Vsaj delno ima ta množični samomor za cilj izbor genetsko robustnih zarodnih celic. Na primer, pokazali so, da se nivo mutacij med spermatogenezo v testisih miši zniža: na poti od spermatogonijev tipa A do tipa B se frekvenca mutacij zmanjša za petkrat. To zmanjšanje sovпада z valom apoptoze celic tipa A (to pomeni, da večina močno mutiranih celic naredi samomor).

Naslednji primer, ki ga ne moremo razložiti s pogledom, ki se osredotoča na posameznika, je fenoptoza, programirana smrt organizmov. V svoji najbolj izraziti obliki se pojavlja pri lososih: po drstenju pride do smrti odraslih osebkov. Verjetno je, da je tudi staranje počasnejša oblika fenoptoze. Omejena življenska doba posameznika je lahko izraz istega pojava. Dolgoživost posameznikov mora biti optimalna za preživetje vrste. Tudi pojav frustracije se lahko razume kot vrsta fenoptoze. Z vidika posameznika frustracija kot vrsta fenoptoze ni logična, saj je zagotovo neadaptivna (zlasti ker vključuje uničenje lastnega imunskega sistema). Po drugi strani je lahko tudi primer altruističnega samomora.

Druge oblike altruizma so lahko videti bolj privlačne: od starševstva, prijateljstva, vzajemne pomoči in drugih primerov pomoči pa vse do patriotizma. Vsi ti primeri so dobro znani. Rad bi se samo uprl mnenju, da altruistični posameznik v konfliktu s sebičnim vedno izgubi. To sta predlagala Price in Maynard Smith z modelom goloba in sokola. Poudarjam, da ta trditev ni utemeljena na podlagi praktičnih opazovanj. Avtorja sta to le predvidevala. Zakaj bi predpostavljali, da je altruist vedno poraženec in egoist vedno zmagovalec? Mislim, da si šibek posameznik preprosto ne more privoščiti altruističnega (v splošnem smislu) vedenja. Dovolite mi citat Theodorja Sologuba:

Na polju je popolna tema.

Nekdo kliče na pomoc.

- Kaj lahko storim?

Sem prestrašen in neznaten.

Utrujen sem na smrt.

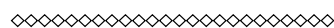
- *Kako lahko pomagam?*

Kdo bi se lahko odzval na ta poziv v temačnosti noči? Kdo bo zapustil toplo varno zavetišče in si upal pomagati? Poraženec? Nikakor ne! Heroj ali svetnik. Potomcev morda ne bodo zapustili, a zagotovo niso poraženci. Menihi po definiciji nimajo otrok, vendar se v populaciji ljudi stalno pojavljajo in obstajajo že mnoga stoletja; podobna je stabilna tvorba, na primer hepatocitov ali živčnih celic ali pa čebel delavk, čeprav te entitete nikoli ne presežejo meje ene generacije. Altruisti se prek generacij stabilno ohranjajo, čeprav nimajo lastnih potomcev.

Primerno vedenje posameznika mora biti koristno tako zanj kot za vrsto. Altruistični oziroma sebični fenotip posameznika določajo številni geni, populacijo pa sestavlja široka paleta posameznikov, od »čistih altruistov« do »čistih egoistov«. Ta razdelitev je »vrstna lastnost«. Zaradi naključnega mešanja znotraj genskega bazena se prenese v naslednje generacije, četudi skrajni altruisti nimajo lastnih potomcev in skrajni egoisti premalo skrbijo za svoje potomce. Med evolucijo se oblika te razporeditve optimizira za preživetje vrste. Seveda pa je vrstno specifična in mora zato biti usklajena s *splošno strategijo za preživetje vrste*.

VIRI

- Shcherbakov, V. P. (2010): Biological species is the only possible form of existence for higher organisms. Evolutionary meaning of sexual reproduction. *Biology Direct*, 5, 14.
- Shcherbakov, V. P. (2011): Stasis is an inevitable consequence of every successful evolution. *Biosemiotics*, DOI 10.1007/s12304-011-9122-4.
- Delbrück, M. (1986): *Mind from Matter?* Palo Alto, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Victoria: Blackwell Scientific Publications, Inc.
- Teilhard de Chardin, P. (1959): *The Phenomenon of Man*. New York: Harpers & Brothers.
- Maynard Smith, J, Szathmary, E. (1995): *The Major Transitions in Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Williams, G. C. (1966): *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton: Princeton University Press.
- Dawkins, R (1976): *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press.
- Wynne-Edwards, V. C. (1962) *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*. Edinburgh: Oliver and Boyd.



What is life? And what is death? There are two ways of existence: animate and inanimate. Second Law of thermodynamics predicts the final dissipation of everything in the Universe. Longevity it is a quantitative measure of any existence. The Universe is evolving entity: ephemeral forms of being are replaced by the long-lasting ones.

Evolution of the Universe may be portrayed as resistance to chaos. The four fundamental interactions prevent immediate dissipation of the inanimate world; the living world resists chaos by means of sensible behavior. I name a behavior sensible if it is aimed at survival of the behaving entity. Biological evolution might also be portrayed as self-knowledge of Nature: mind from matter (Delbrück; Teilhard de Chardin). The mind is not just epiphenomenon of life. It is the fifth fundamental interaction preventing the living world from dissipation, a major instrument for survival of the living entities. To survive means to resist *any change*, not only decay. The words »mind«, »knowledge«, »sense« should not be taken as metaphors. They are good terms. The cells of my body know how to replicate DNA. This knowledge does not differ principally from my knowledge of how to read and write, being of course much more important for my survival than my literacy. The total knowledge a biological entity enjoys is the knowledge of how to reproduce itself. In inanimate nature, all the processes are directed from a less probable state to a more probable state: movement to equilibrium. Life is a movement to a less probable state. It is a river flowing upward. A stone falling from the mountain is an example of a physical process; an alpinist climbing up a mountain is an example of a biological process. The latter needs not only energy, but *intention (will)* and *mind*. The laws of physics are not violated during this »climbing up«. Instead, they are harnessed by the goal-directed programs of life in such a way that *low probable, virtually impossible events become the most probable*.

A living entity may disappear for two reasons: it may die or it may change. In both cases the previous entity ceases its existence. Evolution implies disappearance of the ancestor entity. To exist means to exist long. Biological species know how to exist long. This is miraculous knowledge because living entities are improbable things. We are »quite unable to grasp the extreme complexity of the simplest of organisms« (Prigogine). It is not complexity in itself that is miraculous but the fact that biological complexity is highly organized. Complexity implies availability of a large space of the states for the system, while the term »organized« implies that only very few of the states are compatible with vitality, i.e. living systems are non-equilibrium, low-entropy systems. We do not say that organisms violate the Second Law of Thermodynamics. Instead, we say that living things are open systems, continuously sharing matter and energy with their environment. Organisms export entropy to environment, thus keeping their internal states far from equilibrium. This is a correct description of the state of affairs, yet it is not an adequate explanation of biological organization. Energy is necessary but not sufficient for implementation of life. It needs knowledge. The living entities survive due to their sensible behavior. Taking the

word behavior in the broadest sense, we may speak about the behavior of molecules, cells, organisms, populations, and ecosystems.

Why do organisms reproduce?

One reason is evident: multiplication increases the number of organisms and provides expansion of a species. This is an important factor of species survival. Yet this does not explain the mortality of individual organisms. The point is that organisms, being low-entropy systems, cannot withstand entropic pressure in perpetuity. The homeostatic mechanisms consume energy; absolutely perfect homeostasis would require infinite energy expense. Organisms inevitably die even in the most favorable environment, in the absence of any competition, with an abundance of energy and substance. They perish because of entropy.

Why reproduction, an evidently more complex phenomenon than the simple existence of an individual organism, may prevent the entropy from growing? The point is that reproduction is *coupled with selection*. Natural selection is quality control. It retains only those entities that survive, i.e. mainly and primarily the old-established things. By this, it proves the perfection of the homeostatic mechanisms. Novelties have a chance to be selected only if they improve or at least do not essentially worsen homeostasis. So, the outcome of natural selection is largely conservative. Without this conservatism, only chaos would be possible.

Thus, the essence of reproduction is renewal, replacement of the old, worn-out body by a new one. Being unable to retain their physical structures perpetually, organisms retain the information needed for their regeneration. Maintenance of information, rather than of the body, is the most distinctive attribute of life demarcating it from abiotic existence. Instead of hopeless efforts to retain complex material structures, the information about them is retained. Reproduction of live systems on the basis of information is the contents of life. Each individual entity is relatively short-lived, but species and lineages are potentially immortal, and some of them remain unchanged for hundreds of millions of years, while pre-Cambrian organisms that lived three billion years ago probably did not differ significantly from modern bacteria.

Template-directed synthesis

Ideally, reproduction should be precise; otherwise, the goal of maintenance is not accomplished. Template-directed synthesis is the first and major invention of nature, from which life itself started. Theoretically, it is clear that the precision of DNA replication must be such that most progeny receives errorless genetic information. The fidelity of

DNA replication is remarkably high. For example, the rate of spontaneous mutations in growing cells of *Escherichia coli* is about 0.003 alterations per genome per replication, (*i.e.* about $6 \cdot 10^{-10}$ mutations per base pair). For unicellular organisms, the attained fidelity of replication and repair of DNA is sufficient for reliable exceeding of the rate of multiplication over the rate of mutation, so that the overwhelming majority of offspring had no mutations and thus guaranteed the potential immortality of the species. In multi-cellular organisms, the number of mutations per genome per generation is very high. For example, in humans, the number of mutations per zygote is 60 or even more. It is hard to imagine how such a dissipating action of mutagenesis can be compatible with life.

Sexual reproduction

Notionally, one may think that in order to persist in time, a biological creature must have homeogenomic reproduction, *i.e.* the genomes of the ancestors and descendants have to be identical. In case of single-cell organisms, this stipulation is observed. But the replication with high fidelity is a costly process. For higher organisms, with their huge genomes and complex development, faithful genome reproduction is impossible, so their longevity needs other means. They have to be able to reproduce themselves even though their genomes cannot be precisely reproduced. One of this means is degeneracy of the structure-meaning link. Evolution retains meaning (function), not physical structure. This provides resistance of development to mutational and environmental perturbations, and enables the avoidance of directional selection. Nevertheless, we have to admit that all those salutary efforts have appeared insufficient: higher organisms fail to reproduce themselves across generations. Organisms of such complexity would rapidly degrade because of mutational overload. The last antientropic barrier created by evolution is sexual reproduction, the creation of biological species rather than individual organisms as self-reproducing unities. Individual sexual organisms renounce the ability to self-reproduce, becoming unique, ephemeral constituents of a higher entity – biological species. This transition, like all other major transitions in evolution, is cooperation. Individual organisms forfeited their ability to autonomous reproduction and evolution. They evolve as part of the biological species. Essentially, the robust genomes created via sexual reproduction are not identical to each other, so the organisms of the same biological species are not identical genetically (»allogenic« lineages).

The transition to sexuality is not merely a change of a mode of reproduction but ascension to a new quality. Sexual populations are coherent systems. Strictly saying, there is no reproduction of an individual organism. Its existence is

ephemeral. It emerges on one occasion in the history of the biosphere and never appears again. Generation of population becomes genuine reproductive unit.

Sexual and asexual individuals have different biological status. An asexual individual is a self-sufficing sovereign player on the stage of life, whereas a sexual, especially obligatory sexual individual is a law-obedient citizen of the multi-organismic realm – biological species. Its behavior must be aimed at the survival of the group, not exclusively at its own survival.

A crucial feature of sexual reproduction is formation of genomes of individual organisms by random picking them over from the continuously shuffled gene pool instead of the direct replication of the ancestor's genome. This is a key factor raising sexual organisms to the highest position on the evolutionary ladder. The main advantage of this way of reproduction is quite evident. Though large genomes cannot be precisely reproduced, there always exists a possibility to manufacture one errorless genome from the two with errors. Moreover, degeneracy of the link structure-function implies that the functionally robust genomes may have various sequences. The intrinsic property of sexual reproduction is creation of great diversity of genomes and hence of individual organisms. The emergent species property that follows is the *genotypic plasticity* – the ability to change reversibly the population gene pool configuration in different environments. This is a powerful factor of species stability.

The other side of the coin is a high probability for formation of genomes (and individuals) of low vitality. Unfortunately, this state of affairs was wrongly interpreted in the classic Darwinism (and in neo-Darwinism as well) in the spirit of Malthus's idea of unlimited exponential growth of population leading to the competition for resources: Struggle of everyone against everybody. The very idea of natural selection was based on the assumption that organisms produce more offspring than can ever survive. Organisms therefore must compete with each other for the limited resources. This competition was construed as a moving force of evolution leading to continuous perfecting biological entities. It was stressed that the struggle is most fierce between the individuals of the same species because they have identical needs. This untrue interpretation begot most malignant forms of social Darwinism and, as a counterbalance, antievolutionary attitude of many intellectual and spiritual leaders.

Once we have realized that the minimal self-reproducing entity is a generation of population (not an individual organism), we should turn the entire problem over. Why is the offspring produced in a quantity that is beyond the life-support resources? Some say: »For evolution«, thus taking up Lamarckian »innate drive for perfection«. I think it is

for unfailing reproduction, *i.e.* for survival of the lineage. »Extra« progeny is made for two reasons: to compensate for the poor fidelity of genome reproduction and to compensate for *random* death of the organisms. In both cases, the differential survival of individual organisms is unlikely to represent as a competition. Rather they survive or die according to the merits of their own, largely irrespective of the presence of other individuals. The »picking over« mechanism of genome formation inevitably leads to the »intrinsic selection« for perfection of the individual organization which begins long before the organism is tested by the environment or come across other members of population. Importantly, since the final selected entity is a generation of population, the final merits of an individual organism are »judged« by their contribution to survival of the population, not just by its own vitality and fecundity. Diversity and genotypic plasticity of population are powerful factor of population stability. Even infertile individuals may be found useful for the population survival.

The general tendency in progressive evolution is diminishing the fecundity. The reproductive rate in most species had evolved through group selection to ensure populations remained below the threshold of over exploitation of resources (Wynne-Edwards). It is funny that the relative fecundity was taken as a key parameter of population genetics reflecting evolutionary success of an allele or an individual organism. Just this conception of fitness has made the problem of origin of sex enigmatic and arcane. Sexual reproduction implies that half of the individuals in population do not produce progeny. For a population geneticist, this means two-fold loss in fitness. In reality, the *reliability* of the population reproduction, not *rate*, that matters. Ideally, one female should provide two healthy offspring, not less and not more. Only during relatively short initial period of the species founding (during creation of robustness and territorial expansion), the geometric Malthusian's increase of the population in the number is conceivable. A matured species needs stable reproduction. The principal »the more the better« stems from the capitalistic psychology that is well known to lead to economic crisis. Natural selection is wiser than the human leaders. Biological species know how to control their numerical strength and exist long. While the competition between asexual lineages and between different species may be real combating, the combating between organisms of the same deme would be akin to the combating between, *e.g.*, hepatocytes and neurons. I do not discard competition, but its biological meaning should be reconsidered: it is instruments, means, and ways for creating, fine-tuning and maintaining species organization, which is cooperation. Scratch *antagonism* and you find *the good of species*. The emphasis on the fierce struggle just creates the problems in the theory that do not exist in reality.

Once, years ago, I asked my fellow student about meaning of sexual reproduction. She was a romantic person and she quickly replied: »Possibility of the Love.« And we both laughed at a joke. But now, being old and wise man, I take it quite seriously. The »love« is rather good term for designation of the intraspecific interactions, not only between sexual partners or parents and children, but for intraspecific interactions in general. The sexual reproduction is a real cooperation not only at the level of gene pool, but at the level of entire inter-individual relationships. The apparent hostility and competition should not hide the basically cooperative character of intraspecific bonds that we would not expect for the asexual organisms that are self-sufficing sovereign players on the stage of life.¹ Above, I defined sensible behavior as fifth fundamental interaction. For particular case of intraspecific bonds it may be named »Love«.

About altruism

Evolutionary origin of altruistic behavior looks puzzling if to assume that natural selection acts at the level of individual organism. The altruistic behavior of an individual as behavior that diminishes own fitness of the individual and enhancing the fitness of other individuals looks simply impossible. Altruism, however, is ubiquitous. One more confusing problem was the fact that sexual organism cannot reproduce itself. To cope with this snag, George Williams and then Richard Dawkins appointed a gene as a unit of selection. Gene seemed to be ideal immortal replicator. The concept of kin selection and reciprocal altruism helped to explain the very possibility of selection for altruism. Regretfully, this rather artificial construction, I mean »selfish gene« model, got global success among evolutionary biologists and buried the holistic understanding of life and evolution for dozens of years.

Yet the idea of gene as a replicator is bewildering. Gene is not substantive entity. It is not a self-replicator. It is a replica or a template. Genes are manufactured by cell, just like all the other cell constituents: RNAs, polypeptides, organelles. Only self-reproducing, substantive entities can serve as the units of selection. I say in favor of group selection as the only meaningful level of selection for the obligatory sexual organisms. Let me cite a statement made by one of the most adamant opponent of group selection (to beat a tartar by a tartar): "One feature is common to many of the transitions: entities that were capable of independent replication before the transition can replicate only as part of a larger whole after it." (J. Maynard Smith) I only add that given the higher level of selection operates, the selection at the lower levels can produce nothing but casualties

¹ Lover's tiffs end in kisses.

like a parasitic DNA or a malignant cell. So called ultra-selfish genes are factual parasites with net harmful effect on the host. They, along with other parasites and harmful mutations, are representatives of the destructive force of nature. Evolution in action is unending struggle against this force. And the most productive way of this struggle is cooperation. Biological species is cooperation of individual organisms.

We are not adjusted to thinking within a holistic paradigm. Our analytical brains feel comforted hearing that gene alleles are selected (delusion of the profound understanding). Of course, changing of a whole does imply changing of its constituents. There is no other way of changing the whole. But is this a sensible knowledge? Let me give a clarifying example. Evolution is a creative process akin to other creative processes. Formally, we may state that when a poet writes verse, he selects letters and words. But this correct statement is vapid. Actually, he selects something that the letters and the words do not contain. And natural selection selects something that the genes and other parts of the unit of selection do not contain. The products of biological evolution – biological entities – are empirical godsendings fixed by the natural selection for their ability to persist. They cannot be deduced via reductionistic logics. And their evolution may be comprehended only retrospectively. A good gene and good individual are not selfish ones but those blending appropriately with the species gene pool and population to sustain their vitality.

Opponents of the group selection reject it as a too slow process: »lower-level selection easily trumped higher-level selection«. First, the group selection may be rapid enough: a generation of population (the unit of reproduction) is of the same longevity as an individual organism; second (and uppermost), the lower-level selection in itself is the destructive side of the overall process. If it is not trumped by the higher-level selection, the group simply will not go through. Most probably, the overwhelming majority of speciation events end with an abortion. And again, competition between the emerging sub-populations may play little role in their extinctions: they perish because of their internal imperfection, *e.g.* because of the prevailing of selfish behavior of the constituent entities.

Once you take population as a self-reproducing unit you see no enigma in origin and maintenance of altruism. We do not wonder why cells of our body, *e.g.* those of skin, living only several days, do not fight for unlimited proliferation. We know very well what follows if they do. Let us define altruistic behavior as behavior of parts for survival of the whole. Since individual organisms are not substantive entities, they all *have to* be altruistic or they will disappear along with the whole. This statement looks contra intuitive. Common understanding of altruism as di-

sinterested aid to others hampers us to see altruism as biological and evolutionary phenomenon. Guises of altruism may look unexpected. It is enough to say that the survival of an individual is the most important contribution into survival of the population so selfish and unselfish behavior may overlap.

Sexual organism lost its sovereignty as biological entity. It places its genes into the common gene pool, hereby demonstrating the hundred-per-cent altruism at the most basic genetic level. It is more than the highest communistic rule: »From each according to its ability, for each according to its need.« Organism is absolutely disinterested. Being a temporary constituent of the species, it emerges on one occasion in the history of the biosphere and never appears again.

Inter-individual relationships are largely interpreted as selfish. But true selfish behavior of an individual organism would be a mistake, similar to the behavior of a cancer cell. Normal behavior of the parts is always aimed at the survival of the whole. Hence, altruism, as defined above, is not something special. It is just a special aspect of every behavior, of which a disinterested aid to others is only a particular type of altruism. Classic Darwinism proclaimed the struggle for existence. And it was implied that it is mainly the struggle between individual organisms for resources. But lack of resources is not the general cause for death of organism. The universal enemy of life, which acts everywhere and always, is entropy. And the only force that helps to resist entropy is *sensible* behavior. Above, I defined a behavior as »sensible« if that behavior is aimed at survival of the behaving entity. The substantive whole, *e.g.* deme, behaves sensibly, but the behavior of its parts, *e.g.* individual organisms, which is aimed at survival of the whole, is *altruistic*. Hence, we may say that sensible behavior is (and has to be) selfish. The living world is organized hierarchically: group (deme) → individuals → organs → cells → organelles → genes. Though only deme is a fully substantive entity, other (attributive) components may also be *relatively* autonomous in their reproduction and maintenance. So, their behavior must be aimed at their own survival as well. The behavior of these relatively autonomous entities is dual. It may look selfish and competitive in a certain respect being altruistic as a whole. Self-preservation of an individual is necessary for survival of the group. In the present context, selfishness is a behavior aimed at survival of the behaving entity, yet it does not necessarily mean »at the expense of another entities«.

Suicide is the most common form of altruistic behavior. The intrinsic selection operating during spermatogenesis and oogenesis may be construed as a kind of altruism. The overwhelming majority of the generative cells and their predecessors undergo programmed cell death. At least

partly, this mass suicide is aimed at selecting genetically robust germ cells. For example, in the testis of mice, the mutation rate was shown to decline during spermatogenesis: on the way from type A to type B spermatogonia, the mutation frequency is reduced by a factor of five. This reduction coincides with a wave of apoptosis of the type A cells. *I.e., the heavily mutated cells mainly commit suicide.*

One more phenomenon, inconceivable from the individual-centered view, is phenoptosis, the programmed death of organisms. In the most expressive form, it occurs in salmon: death of the adult individuals after spawning. It looks probable that aging is a slurred form of the phenoptosis. The limited longevity of the individual life may be a manifestation of the same phenomenon. Individual longevity must be optimal for the species survival. The phenomenon of frustration may also be construed as a type of phenoptosis. From the individual point of view, frustration looks strange, because it is definitely contra-adaptive, especially destruction of the immune system. It may be also a case of altruistic suicide.

Other forms of altruism may look much more attractive: parental care, friendship, mutual aid, and other examples of the uninterested aid, patriotism. They are well-known. I only would like to raise an objection against an opinion that an altruistic individual always fails in conflicts with a selfish one. This was postulated in the 'dove-hawk model' by Price and Maynard Smith. I stress that it was not based on empirical observations. It was just assumed. Why to think that altruist is always a loser and egoist is always a winner? I think that a weak individual just cannot afford altruistic (in common sense) behavior. Let me cite a rhyme by Theodor Sologub:

*It is pitch-dark in the field.
Somebody is calling: »Help!«
– What can I do?
I am scared and petty.
I am dead tired.
– How can I help?*

Who could respond to this call in the dead of night? Who will leave his warm safe dwelling and dare to help? Loser? By no means. Hero or Saint. They may not leave progeny of their own, yet they are certainly not losers. Monks do not have children by definition; however, they are stably produced by the human populations during many centuries; quite similar to the stable production of, for example, hepatocytes or neurons, or worker bees though these entities never cross the frontier of generations. Altruists are stably reproduced across generations even if they happen to have no offspring of their own.

The expedient behavior of an individual must be beneficial both for the organism itself and for the species. The altruistic/selfish phenotype of a given individual is determined by numerous genes, and a population is characterized by a broad continuum of individuals, from the »pure altruists« to the »pure egoists«. This distribution is the »species trait«. Owing to the gene pool shuffling, it is totally transmitted to the next generation, even if the extreme altruists do not produce their own offspring while extreme egoists have too little concern for their offspring. During evolution, the form of this distribution is optimized for the species survival. Of course, it is species-specific and must be coordinated with the *general strategy of species survival*.

REFERENCES

- Dawkins, R. (1976): *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press.
- Delbrück, M. (1986): *Mind from Matter?* Palo Alto, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Victoria: Blackwell Scientific Publications, Inc.
- Maynard Smith J, Szathmari, E (1995): *The Major Transitions in Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Shcherbakov, V. P. (2010): Biological species is the only possible form of existence for higher organisms. Evolutionary meaning of sexual reproduction. *Biology Direct*, 5, 14.
- Shcherbakov, V. P. (2011): Stasis is an inevitable consequence of every successful evolution. *Biosemiotics*, DOI 10.1007/s12304-011-9122-4.
- Teilhard de Chardin, P. (1959): *The Phenomenon of Man*. New York: Harpers & Brothers.
- Williams, G. C. (1966): *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton: Princeton University Press.
- Wynne-Edwards, V. C. (1962): *Animal Dispersion in Relation to Social Behavior*. Edinburgh: Oliver and Boyd.

Razvoj rezistence (odpornosti) proti antibiotikom

Development of antibiotic resistance

Jerneja Ambrožič Avguštin

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo
University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology,
 Večna pot 111, SI-1000 Ljubljana, Slovenija
 Jerneja.Ambrozic@bf.uni-lj.si



Izvleček: Antibiotiki so spojine, ki jih izdelujejo mikroorganizmi in z njimi selektivno ubijajo ali zavirajo rast drugih mikroorganizmov. Od odkritja penicilina leta 1928 so ključni za zdravljenje bakterijskih okužb. Že kmalu po začetku klinične uporabe antibiotikov so se pojavili proti antibiotikom odporni bakterijski sevi. Od leta 2000 spremljamo strmo naraščanje števila proti antibiotikom odpornih bakterijskih sevov, ki danes predstavljajo že resen svetovni zdravstveni problem. Čeprav je na razpolago veliko podatkov o odpornosti pri klinično pomembnih bakterijah, skorajda ne poznamo vloge, ki jo imajo antibiotiki in odpornost proti njim v naravnih ekosistemih. Nova spoznanja o nastanku odpornih sevov, vključno z evolucijo genov z zapisi za odpornost, njihovo razpoložljivostjo v naravi in možnostjo širjenja v humane patogene seve, so nujno potrebna za učinkovito znižanje in zaježitev širjenja proti antibiotikom odpornih sevov.

Abstract: Antibiotics are substances produced by microorganisms which use them to selectively kill or inhibit growth of other microorganisms. Since the discovery of penicillin in 1928, antibiotics are essential for treatment of bacterial infections. However, soon after the introduction of antibiotics into clinical practice bacterial resistances against these »magic drugs« emerged. Since 2000, the era of so called global public health crisis characterized by a worldwide escalation of antibiotic resistant bacteria, began. Although antibiotic resistance has been studied in clinical settings, little is known about the environmental role of antibiotics and antibiotic resistance genes. Insight into the origins, environmental reservoirs and movement of resistance genes from unmanaged ecosystems to human pathogenic bacteria may advance the efforts to combat antibiotic resistance.

Uvod

Ali se morda še spomnite, kdaj ste bili nazadnje pri zdravniku in vam je predpisal antibiotik. Morda ste zboleli za angino, imeli vnetje obnosnih votlin ali ušes? Ali pa morda eno najpogostejših nadlog ženskega spola, to je vnetje sečil? Da ne pozabimo na zdravljenje zobnih korenin in vnetja ran po »puljenju« predvsem modrostnih zob. Gotovo je kdo že slišal o »čudežni injekciji ali tabelatah« za zdravljenje drisk in slabosti, ki se jih dobi pri hotelskem zdravniku v nekaterih pogosto obiskanih turističnih državah. Večino teh tegob lahko s pomočjo čudežnih zdravil – antibiotikov – odpravimo v nekaj dneh. Kar spomnite se, večina ni ostala doma niti en teden, saj ste se po nekaj dneh počutili bistveno bolje in veselo odšli na delo, otroci pa v vrtec in šolo. Ali si sploh predstavljate, da »čudežna tableta ne prime«, se pravi preprosto ne deluje, ker so postali povzročitelji okužbe odporni (rezistentni) proti njej? Oziroma, kako je bilo, ko antibiotikov še nismo poznali?

Če bi povprašali starejše, bi vam vedeli povedati, kako so včasih umirali dojenčki, otroci in tudi odrasli zaradi angin

in škrlatinke, pljučnic, bakterijskih meningitisov, okuženih ran, sifilisa, tuberkuloze in mnogih drugih bakterijskih okužb. Večina je verjetno tudi že slišala za burbonsko kugo, ki je v srednjem veku krepko razredčila prebivalstvo Evrope. Precej neprijetno misel, da bi lahko ostali brez teh čudežnih zdravil, verjetno vsak (ki ni po naravi pesimist) brž prežene z blaženo mislijo o vsemogočnem tehnološkem razvoju, tudi farmacevtske industrije, ki bo že ponudila kakšno alternativo. Če ne tablet, pa cepljenje.

V prispevku želim posredovati stanje našega vedenja o pojavu in širjenju odpornosti bakterij proti antibiotikom. Ne želim povzročati nepotrebne panike, vendar se moramo zavedati, da imata lahko tako globalizacija kot razvoj družbe nehotene posledice tam, kjer jih preprosto nismo pričakovali. Vsi se zavedamo, da časa ne moremo zavrteti nazaj, in resnici na ljubo si večina tega verjetno sploh ne bi želela, ni pa prav, da si zatiskamo oči in se ne pogovarjamo o »stranskih učinkih« našega razvoja. Tega se zavedajo tudi vladne in nevladne organizacije, ki v svoje načrte čedalje pogostejše vključujejo tudi problematiko odpornosti bakterij proti antibiotikom. 7. aprila 2011 je bil svetovni dan zdravja s

tematskim naslovom **Rezistenca proti antibiotikom: če ne bomo ukrepali danes, jutri ne bomo imeli zdravi-la** (<http://www.who.int/world-health-day/2011/en/>, http://www.ivz.si/Mp.aspx?ni=0&pi=1&_1_id=1568&_1_PageIndex=0&_1_groupId=225&_1_newsCategory=&_1_action=ShowNewsFull&pl=0-1.0.).

Kaj so antibiotiki?

Leta 1928 je Alexander Fleming (1881–1955) opazil na plošči z gojiščem, na kateri so rasli stafilokoki, plesen, okoli katere je nastal prostor, kjer bakterije niso rasle. Pripravil je grob izolat učinkovine, ki jo je po plesni imenoval penicilin, in ugotovil, da deluje proti stafilokokom tudi zelo razredčena. Takoj je pomislil na možno uporabo za zdravljenje bakterijskih okužb, vendar učinkovine ni znal izolirati in očistiti v večjih količinah. Postopek za pridobivanje uporabne oblike penicilina sta vpeljala angleža Howard Florey (1898–1968) in Ernst Chain (1906–1979), za kar sta si s Flemingom 1945 delila Nobelovo nagrado za fiziologijo ali medicino. Že pred uvedbo širše uporabe tega »čudežnega zdravila« so ugotovili, da deluje samo proti nekaterim bakterijam. Zato so mnogi raziskovalci iskali še druge bakterije in glive, ki bi izločale učinkovine s protimikrobnim delovanjem. Eden izmed njih je bil ameriški biokemik in mikrobiolog Selman Waksman, ki je preučeval bakterije, ki živijo v zemlji. S sodelavci je odkril številne učinkovine in med najpomembnejše uvrščamo neomicin in streptomycin. Slednji je bil tedaj edini, ki je učinkoval proti povzročitelju tuberkuloze. Leta 1952 je tudi on za svoje delo prejel Nobelovo nagrado. Selman Waksman je 1942 uvedel pojem antibiotik. Definiral ga je kot naravno spojino, ki jo izdeluje bakterija ali gliva in že zelo razredčena zaustavi rast drugih bakterij. **Danes v širši javnosti uporabljamo izraz antibiotiki tudi za učinkovine, ki so pridobljene s kemijsko modifikacijo »naravnih antibiotikov« ali so v celoti proizvod kemijske sinteze in delujejo protimikrobno.**

Po koncu druge svetovne vojne so antibiotiki postali zanimivo tržno blago. Številna podjetja so sodelovala pri iskanju novih antibiotikov. 1945 so odkrili aureomicin, prvi antibiotik iz skupine tetraciklinov. Izolirali so ga iz zemeljske bakterije *Streptomyces aureofaciens* na kmetijskem poskusnem polju Univerze v Missouriju v ZDA. Leta 1948 je bil opisan prvi cefalosporin iz glive *Cephalosporium acremonium*, ki so jo izolirali iz kanalizacijske vode na Sardiniji. Kemijsko spremenjeno spojino so začeli tržiti leta 1964. Prvi makrolidni antibiotik, eritromicin, so izolirali iz bakterije *Saccharopolyspora erythraea*, ki jo je filipinski znanstvenik A. Aguilar leta 1949 poslal svojim delodajalcem – farmacevtski družbi Eli Lilly. Tržiti so ga začeli 1952. Podobnih zgodb je nešteto. Vse pa imajo nekaj skupnega. **Antibiotiki so bili izolirani iz številnih bakterij in gliv, ki so del različnih naravnih ekosistemov po vsem svetu.**

Kakšna je vloga antibiotikov v naravnih mikrobnih združbah?

Antibiotiki torej niso izum človeštva. So spojine, ki so jih mikroorganizmi izdelovali verjetno že v časih, ko na zemlji ni bilo evkariontov. Na podlagi filogenetskih analiz genskih zapisov za izdelavo antibiotikov so namreč znanstveniki prišli do sklepa, da mnoge skupine antibiotikov mikroorganizmi izdelujejo že od kambrija, obdobja pred več kot 500 milijoni let, nekatere pa verjetno celo več kot dve milijardi let (Allen *et al.* 2010). Glede na laboratorijske izkušnje in uporabo za zdravljenje okužb v humani in veterinarski medicini veliko raziskovalcev meni, da imajo antibiotiki v naravi podobno vlogo. Torej da služijo mikroorganizmom, ki jih izdelujejo za obrambo ekološke niše in virov hrane in tako omogočajo hitrejše razmnoževanje in uspešnejše preživetje v primerjavi z drugimi mikroorganizmi. V zadnjih letih je bilo objavljenih nekaj študij, v katerih ugotavljajo, da je odziv bakterij na antibiotike odvisen od njihove koncentracije (koncept hormeze). V medicini za zdravljenje okužb uporabljajo koncentracije, ki presegajo t. i. minimalno inhibitorno koncentracijo (MIK). Ta je opredeljena kot najmanjša koncentracija antibiotika, ki prepreči rast občutljivih bakterij. Problematična je uporaba t. i. subinhibitornih koncentracij, ki ne preprečijo rasti bakterij, sprožijo pa celo vrsto t. i. »stresnih« odzivov bakterij, kar se kaže v spremembi izražanja genov in posledično večji možnosti za razvoj odpornosti oziroma povečane virulence. Takšne koncentracije v laboratorijskih razmerah pospešijo horizontalne prenose genov, ki omogočajo hitro pridobitev genskih zapisov za odpornost proti antibiotikom. Subinhibitorne koncentracije nekaterih antibiotikov so do leta 2006 v Evropi uporabljali pri vzreji živalih kot rastne pospeševalce (Bogaard in Stobberingh 2000). Čeprav je v Evropski skupnosti takšna uporaba od 2006 prepovedana, to ne velja za večino drugih držav po svetu. Še nižjih koncentracij antibiotikov človek namenoma ne uporablja, so pa to verjetno koncentracije, ki so prisotne v naravnih ekosistemih, kjer živijo mikroorganizmi, ki izdelujejo antibiotike. Natančnih podatkov o koncentracijah antibiotikov v (neonesnaženih) ekosistemih namreč ni. Iz novejših študij je razvidno, da nizka koncentracija antibiotikov v naravnih ekosistemih prek specifičnih receptorjev, ki jih v medicinski mikrobiologiji označujemo kot tarče za delovanje antibiotikov, uravnavajo komunikacijo in medsebojno zaznavanje mikroorganizmov (Martinez 2008, Aminov 2009). Nekateri avtorji tak način komunikacije primerjajo s t. i. »quorum sensingom«, to je od gostote bakterijske populacije odvisno uravnavo izražanja genov, ki je posredovana z majhnimi specifičnimi signalnimi molekulami. Poznavanje plejotropnih fenotipskih učinkov, uravnanih z nizko (naravno) koncentracijo antibiotikov – od sprememb metabolnih aktivnosti, izražanja genov z zapisi za virulentne dejavnike, tvorbe biofilma in interakcije z gostiteljem – odpira nove možnosti za povsem drugačno uporabo, predvsem pri

kroničnih vnetjih. Opisani so že modeli kroničnega vnetja, kjer nizke koncentracije antibiotika ne »ubijejo« povzročitelja, pač pa spremenijo komunikacijo in izražanje genov v mikrobnih združbi gostitelja (Ichimiya 1996). Nekatere antibiotike lahko bakterije uporabljajo v katabolnih procesih. Dantas in sodelavci so 2008 opisali mnoge nesorodne vrste bakterij, ko so rasle na gojiščih, kjer so bili antibiotiki edini vir organskega ogljika. Večina opisanih bakterij je bila iz redov *Burkholderiales* in *Pseudomonadales*, ki imajo značilno velike genome, kar povezujejo ravno z njihovo metabolno pestrostjo. ***Ce na kratko povzamem: antibiotike uporabljamo v visokih koncentracijah za zdravljenje bakterijskih okužb, v subinhibitornih pa kot rastne pospeševalce. O vlogi antibiotikov v koncentracijah, ki so v naravnih ekosistemih, in njihovem vplivu na mikroorganizme pa ne vemo skoraj nič.***

Zakaj bi nas moralo zanimati, kako vplivajo antibiotiki na mikroorganizme v nizkih koncentracijah, če pa v humani in veterinarski medicini uporabljamo visoke, inhibitorne koncentracije?

Ko zbolimo in nam zdravnik predpiše antibiotik, nam poda tudi natančna navodila o dozi, času jemanja in trajanju jemanja. Če teh navodil ne upoštevamo, se lahko koncentracija antibiotikov npr. v prebavnem traktu, sečilnih ali v obnosnih votlinah zniža pod minimalno inhibitorno koncentracijo. Povzročitelj okužbe preživi, hkrati pa subinhibitorne koncentracije v bakterijski celici sprožijo vrsto že omenjenih sprememb. Antibiotike iz telesa izločamo bolj ali manj presnovljene v glavnem z blatom in urinom, ki se zbira v greznicah ali pa odteka po kanalizaciji do najbližje čistilne naprave. Če je uporaba antibiotikov velika ali pa na isto čistilno napravo priteka kanalizacija iz obratov živalske proizvodnje (kjer so imeli npr. težave z bakterijskimi okužbami in so morali uporabiti za zdravljenje živali antibiotike) ali celo bolnišnic, je koncentracija antibiotikov v bazenih čistilne naprave lahko tolikšna, da sproži celo vrsto že prej omenjenih procesov: od spremenjenega izražanja genov do povečanega prenosa genov med bakterijami. Čistilne naprave lahko postanejo mesto »druženja« in izmenjave genov med nepatogenih in patogenih bakterijami, ki se morda sicer nikoli ne bi »srečale«. Ali se spomnite, kaj ste vi nazadnje naredili z ostanki antibiotikov? Ali ste jih nesli v lekarno ali ste jih vrgli v smetnjak in so pristali na kakem od velikih odlagališč komunalnih odpadkov? ***Posledica množične uporabe antibiotikov in našega načina življenja je vnašanje neznanih koncentracij antibiotikov v naravne ekosisteme. Problematični so zlasti tisti ekosistemi, ki so na neki način »umetni« in omogočajo zbiranje raznovrstnih, tudi patogenih, bakterij ter množično izmenjavo genov in druge interakcije med njimi.***

Kako je mogoče, da antibiotiki, s katerimi smo lahko še do včeraj zdravili bakterijske okužbe, danes ne delujejo več – razvoj in povečanje števila proti antibiotikom odpornih bakterijskih sevov.

Do leta 1973 so odpornost proti antibiotikom povezovali predvsem s patogenimi bakterijami. Nato pa so raziskovalci začeli odkrivati odporne bakterije v vseh ekosistemih, tudi takšnih, ki niso naseljeni in izpostavljeni neposrednemu vplivu človekovega delovanja. To se morda zdi presenetljivo, če obravnavamo antibiotike kot proizvod farmacevtske industrije, ne pa naravne spojine, ki jih mikroorganizmi izločajo v vseh ekosistemih na našem planetu in so, kot že omenjeno, pomemben mehanizem uravnave bivanja mikroorganizmov v združbah. Zato ni presenetljivo, da so mikroorganizmi, ki izdelujejo antibiotike, oziroma tisti, ki živijo v isti združbi kot izdelovalci, tudi odporni proti njim (Aminov in Mackie 2007). Po navadi so genski zapisi za odpornost kar del gručice genov, ki sodelujejo pri izdelavi antibiotika. Odpornost proti antibiotikom je lahko naravna oziroma intrinzična ali pridobljena. O naravni odpornosti govorimo, kadar antibiotik zaradi specifične, za bakterijsko vrsto ali rod značilne, zgradbe stene ali membrane ne more prodreti v bakterijsko celico ali pa v bakterijski celici ni tarčne molekule, na katero bi se antibiotik vezal in s tem onemogočil ali spremenil njeno delovanje. Primer so bakterije iz rodu *Mycoplasma*, ki nimajo celične stene in so zato naravno odporne proti betalaktamskimki onemogočajo sintezo celične stene.

Pridobljena odpornost je posledica mutacij bakterijske DNA in posledično spremenjene zgradbe celice oziroma njene fiziologije in/ali pridobitve genskega zapisa za proteine, ki omogočajo izčrpanje antibiotika iz bakterijske celice ali inaktivacijo antibiotika s kovalentno modifikacijo ali razgradnjo.

Razvoj odpornosti proti antibiotikom zaradi mutacij bakterijske DNA

Antibiotiki v bakterijski celici delujejo na različne t. i. tarčne molekule. Tako na primer antibiotiki iz skupine betalaktamov inhibirajo skupino encimov, ki sodeluje pri tvorbi bakterijske celične stene. Ker se lahko ti encimi kovalentno povežejo z betalaktami, so jih označili kot PBP (penicillin binding proteins). Če se v genskih zapisih za PBP pojavijo mutacije, zaradi katerih je onemogočena vezava betalaktamskih antibiotikov, hkrati pa je ohranjena funkcionalnost encima, postane bakterija odporna in preživi ter se lahko razmnožuje v prisotnosti antibiotika. Takšna odpornost se prenese le na hčerinski bakterijski celici ob delitvi (vertikalni prenos genov), ne pa na druge bakterijske celice v mikrobnih združbi (horizontalni prenos genov). Odporni so le točno določeni sevi določene

bakterijske vrste. Ko je širjenje odpornosti povezano z določenim sevom/genotipom, govorimo o t. i. klonalnem širjenju. Pogoste tarčne molekule za vezavo antibiotikov so tudi encimi topoizomeraze, ki sodelujejo pri podvojevanju DNA, RNA-polimeraze, ki sodelujejo pri prepisovanju DNA v mRNA, ter ribosomski proteini. Za vse tarčne molekule velja podobno kot za že omenjene PBP. Bakterija postane odporna, če se zaradi mutacij spremeni zgradba tarčne molekule tako, da je ob nespremenjeni celični funkciji onemogočena vezava antibiotika. V zadnjem času se povečuje število odpornih po Gramu negativnih bakterij na račun mutacij v regulatornih regijah ali strukturnih genih za membranske črpalke. Od slednjih izstopajo t. i. črpalke MDR (multidrug resistance efflux pumps), ki niso specifične in lahko posredujejo odpornost proti celi vrsti toksičnih substanc, tudi antibiotikom.

Mutacije, ki omogočajo odpornost, imajo velikokrat plejotropen učinek in lahko vplivajo še na druge fiziološke funkcije, predvsem na t. i. »fitness« bakterij. To pomeni, da bodo imele z mutacijami nastale odporne bakterije sicer prednost, ko bodo izpostavljene selekcijskemu pritisku (antibiotiku), pred drugimi (ki morda sploh ne bodo preživele), ko pa selekcijskega pritiska ne bo več, bodo zaradi učinkov mutacije na druge strukturne ali fiziološke funkcije manj sposobne za preživetje in razmnoževanje v primerjavi z drugimi. Zato so si raziskovalci enotni, da je za nesorazmerno povečanje in predvsem širjenje odpornosti med različnimi bakterijskimi vrstami in rodovi v zadnjem desetletju odgovoren predvsem horizontalni prenos genov.

Horizontalni prenos genov z zapisi za odpornost proti antibiotikom

Pri prokariotih ne poznamo spolnega razmnoževanja, ki evkariontskim organizmom med mejozo omogoča rekombinacijo genetskega materiala in posledično genetsko in fenotipsko raznolikost potomcev. Kljub temu spremembe genomov pri prokariotih niso samo posledica mutacij, ampak tudi možnosti izmenjave genov oziroma odsekov DNA med bolj ali manj sorodnimi bakterijami v nekem ekosistemu s t. i. horizontalnim prenosom genov – HGT (**h**orizontal **g**ene **t**ransfer). Pri bakterijah so najbolj preučeni in opisani trije načini HGT, konjugacija, transdukcija in transformacija. Geni z zapisi za odpornost proti antibiotikom se s HGT po navadi prenašajo na t. i. mobilnih genetskih elementih, tj. plazmidih, transpozonih in integronih (Frost *et al.* 2005). Najpomembnejši način HGT pri širjenju odpornosti proti antibiotikom pri po Gramu negativnih bakterijah v zadnjih dveh desetletjih je konjugacija. Pri konjugaciji se iz donorske celice, ki je prek proteinskega pila povezana z recipientsko celico, prenašajo različno velike zunajkromosomske molekule DNA, ki jih imenujemo plazmidi. Del plazmidov so lahko tudi transpozoni in integroni. Transpozoni so odseki DNA

z določeno zgradbo, ki jim omogoča, da se prenašajo z enega mesta na drugo znotraj ene molekule DNA ali med različnimi molekulami DNA. Skupaj s transpozoni pa se prenesejo tudi genski zapisi za odpornost proti antibiotikom. Del transpozonov so lahko tudi integroni, ki so odlična »platforma« za zbiranje genov. Sestavni del integrone je gen za izdelavo encima integraze, ki omogoča vključevanje različnih genskih kaset (to so fragmenti DNA z zapisom za odpornost in rekombinacijskim zaporedjem) z mestno specifično rekombinacijo, ter eden ali dva promotorja, iz katerega/-ih se prepisujejo geni v genskih kasetah. Integroni se med bakterijskimi celicami prenašajo s plazmidi ali s transformacijo. Transformacija je vnos fragmentov DNA iz okolice v bakterijsko celico. Fragmenti DNA z zapisi za odpornost proti antibiotikom so ostanki DNA odpornih razgrajenih bakterijskih celic. V zadnjem času se preučuje možnost prenosa genov z zapisi za odpornost iz odmrlih gensko spremenjenih organizmov v bakterije iz istega ekosistema. Prav tako je še veliko neznanega o vlogi transformacije pri prenosu genov za odpornost med stalno in prehodno mikrobioto človeških prebavil. Opisani so bili primeri kontaminacije komercialnih antibiotikov z DNA producentnega mikroorganizma, ki je vsebovala gene za odpornost proti temu antibiotiku. Za zdaj je še najmanj podatkov o prenosu genov za odpornost iz ene bakterije v drugo s transdukcijo, tj. prenosom z bakterijskimi virusi – bakteriofagi. ***Prednost pridobitve genov za odpornost s HGT je v tem, da lahko veliko bakterij v populaciji, brez naključnih mutacij in selekcije odpornih in za preživetje sposobnih sevov, zelo hitro pridobi »že narejene« genske zapise in s tem odpornost proti enemu ali celo več antibiotikom hkrati.***

Od kod izvirajo geni z zapisi za odpornost proti antibiotikom?

Geni z zapisi za odpornost proti antibiotikom so evolucijsko zelo stari in so se verjetno razvijali vzporedno z geni za izdelavo antibiotikov v različnih mikroorganizmih v različnih ekosistemih. Za nekatere predvidevajo, da so se razvili iz skupnih predniških genov z zapisi za strukturne dele bakterijskih celic. Primer so betalaktamaze, ki so s strukturnega in evolucijskega vidika podobne PBP-jem in verjetno izhajajo iz skupne predniške bakterije, ki je izdelovala antibiotik (Canton 2008). V zadnjih letih so raziskovalci s pomočjo novih raziskovalnih pristopov ugotovili, da imajo bakterije v naravnih ekosistemih, tudi takšnih, ki niso bili izpostavljeni farmacevtsko pridobljenim antibiotikom, ogromen nabor različnih genov, ki jim omogočijo odpornost proti celi vrsti različnih antibiotikov. Celoten nabor genov z zapisi za odpornost so poimenovali rezistom (Wright 2010). Ker je bila večina raziskav opravljena z izolirano celokupno DNA izbranega ekosistema, so bili v analizo vključeni tudi vsi genomi organizmov, ki jih še ne

znamo izolirati in gojiti v laboratoriju. Med zanimivimi izsledki lahko izpostavimo, da 1: so enaki ali podobni genski zapisi za odpornost, ki smo jih do sedaj poznali le pri patogenih bakterijah, pogosto tudi del genoma okoljskih bakterij, da 2: je v okoljskih mikroorganizmih ogromno genskih zapisov, ki posredujejo odpornost, pa jih še nismo poznali, ali pa so bili geni že opisani v podatkovnih zbirkah, nismo jim pa znali pripisati funkcije in, morda za človeka najbolj osupljivo spoznanje, da 3: imajo komenzalne bakterije, predvsem tiste iz bakterijskih debel firmikutov in bakteroidet, ki številčno popolnoma prevladujejo v prebavilih živali in človeka in pravzaprav o njih najmanj vemo, izjemno veliko še nepoznanih genskih zapisov za odpornost proti antibiotikom (Aminov in Mackie 2007, Allen *et al.* 2009, Sommer *et al.* 2010). **Genski zapisi za odpornost proti antibiotikom so torej v naravi zelo razširjeni. Ob primernem selekcijskem pritisku (povečana obremenitev okolja z antibiotiki zaradi prevelike ali neprimerne uporabe) se lahko mobilizirajo in s HGT prenesejo v druge bakterije.** Če se prenesejo v bakterijo, ki je patogena za človeka, smo ljudje pogosto presenečeni. Zadnji, verjetno vsem še poznan primer, ki je odmeval v javnosti, je »smrtonosna superodporna bakterija NDM-1«, ki »razsaja po Indiji in Pakistanu«. No, NDM-1 ni bakterija, pač pa encim, ki razgradi antibiotike iz skupine karbapenemov, ki se pogosto uporabljajo za zdravljenje težjih okužb oziroma okužb, povzročenih z zelo odpornimi bakterijami. Genski zapis za encim NDM-1 so s HGT pridobile bakterije iz rodov *Klebsiella*, *Acinetobacter*, *Escherichia*, *Enterobacter*, *Citrobacter* in *Morganella*. Kdaj in kje se je to zgodilo ter iz katere bakterije se je mobiliziral ta genski zapis, bodo pokazale šele nadaljnje raziskave.

Namesto sklepa

Walsh (2000): Ko se ugotovi, da je antibiotik učinkovit, in se ga začne množično uporabljati, so njegovi dnevi šteti /.../

Bakterije so verjetno najbolj pestra in prilagodljiva skupina organizmov na našem planetu. So ključni sestavni del vseh ekosistemov zunaj in znotraj človeka. Izdelujejo neznano število biološko aktivnih spojin, med njimi tudi

antibiotike, ki jih uporabljajo v procesih, ki jih komaj začnemo razumeti. Misel, da bomo nekatere izmed njih (patogene) na dolgi rok premagali z njihovim lastnim orožjem, ko vemo, da lahko inaktivirajo in/ali razgrajujejo celo kemijsko spremenjene ali povsem sintetične antibiotike, je precej predrzna. Tako kot prenekatero ravnanje človeka, ki spreminja sisteme, ne da bi jih prej dobro poznal in upošteval povezanost sistemov in njihovega delovanja. Če ne bomo začeli razmišljati in ravnati drugače, bo imel vsak nov antibiotik ali pa tudi širše vsaka »nova biotehnološka« pridobitev vedno krajši rok trajanja oziroma nepredvidljive, morda ne najbolj ugodne ali pa celo usodne posledice za človeka.

VIRI

- Allen H. K., Moe L. A., Rodbunner J., Gaarder A., Handelsman J. (2009): Functional metagenomics reveals diverse beta-lactamases in a remote Alaskan soil. *ISME J.* 3: 243–51.
- Allen H. K., Donato J., Wang H. H., Cloud-Hansen K. A., Davies J., Handelsman J. (2010): Call of the wild: antibiotic resistance genes in natural environments. *Nat Rev Microbiol* 8: 251–259.
- Aminov R. I. (2009): The role of antibiotics and antibiotic resistance in nature. *Environ Microbiol.* 11: 2970–88.
- Aminov R. I., Mackie R. I. (2007): Evolution and ecology of antibiotic resistance genes. *FEMS Microbiol Lett* 271: 147–61.
- Canton R. (2008): Epidemiology and Evolution of beta-lactamases. Evolutionary biology of bacterial and fungal pathogens. Uredniki: Baquero F., Nombela C., Cassell G. H., Gutierrez-Fuentes. ASM Press, Washington, D.C.
- Bogaard A. E., Stobberingh E. E. (2000): Epidemiology of resistance to antibiotics Links between animals and humans. *Int J Antimicrob Agents.* 14:327–35.
- Dantas G., Sommer M. O. A., Oluwasegun R. D., Church G. M. (2008): Bacteria subsisting on Antibiotics. *Science* 20:100–103.
- Frost L. S., Lepplae R., Summers A. O., Toussaint A. (2005): Mobile genetics elements: the agents of open source evolution. *Nature Reviews Microbiology* 3: 722–732.
- Martinez J.L. (2008): Antibiotics and antibiotic resistance genes in natural environments. *Science* 321: 365–367.
- Ichimiya T., Takeoka K., Hiramatsu K., Hirai K., Yamasaki T., Nasu M. (1996): The influence of azithromycin on the biofilm formation of *Pseudomonas aeruginosa* in vitro. *Chemother* 42: 186–191.
- Sommer M. O. A., Church G. M., Dantas G. (2010): The human microbiome harbors a diverse reservoir of antibiotic resistance genes. *Virulence* 1: 299–303.
- Wright D. D. (2010): Antibiotic resistance in the environment: a link to the clinic? *Curr Opin Microbiol.* 13: 589–94.
- Walsh C. (2000): Molecular mechanisms that confer antibacterial drug resistance. *Nature* 406: 775–81.

Dr. Jerneja Ambrožič Avguštin je docentka za genetiko na Oddelku za biologijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani, kjer predava in vodi vaje pri predmetu genetika. Raziskovalno se ukvarja s horizontalnimi prenosi, zgradbo in ekologijo genov, ki posredujejo odpornost proti antibiotikom pri po Gramu negativnih bakterijah, predvsem tistih iz družine enterobakterij. Poleg tega preučuje pri sevih bakterij *Escherichia coli* in *Salmonella* povezave med fenotipsko odpornostjo proti antibiotikom in prisotnostjo genov z zapisi za dejavnike virulence.

Dr. Jerneja Ambrožič Avguštin is a teacher of Genetics at the Department of Biology, Biotechnical Faculty, University of Ljubljana. Her research activities are focused on the structure, horizontal gene transfer and ecology of antibiotic resistance genes among Gram negative bacteria, predominantly from the Enterobacteriaceae family. She is also involved in studies exploring the correlation between antimicrobial resistance and virulence in Escherichia coli and Salmonella strains.

Krog sklopljene zaznave in odziva

The cycle of perception-action coupling

Gregor Belušič

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo
University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology
Večna pot 111, SI-1000 Ljubljana, Slovenija
gregor.belusic@bf.uni-lj.si



Izvleček: Vedenje živali se oblikuje znotraj cikla sklopljene zaznave in odziva, percepcije in akcije. Tok podatkov iz okolja, v čutilih pretvorjen v vzbujenje, proži odzive v efektorskih organih. Najosnovnejša vedenja so posredovana prek refleksov in podedovanih vedenjskih vzorcev. Zapletenejša integracija med zaznavo in odzivom je omogočena z obdelavo podatkov v več smereh in s povratnimi zankami v središčih centralnega živčevja. Senzomotorična integracija je prikazana na primeru vodenja gibov očesnega zrkla prek obdelave vidnih podatkov v zgornjem koliklu. Povratne zveze iz integracijskih in efektorskih središč v čutilna središča so prikazane na primeru modulacije vzdražnosti nevronov v vidnem korteksu s strani središč, ki uravnavajo pozornost, in s strani motoričnih središč. Višji nivoji integracije v okviru cikla zaznave in odziva so prikazani na primerih asociativnih središč v možganski skorji, kjer se porajajo višji kognitivni procesi, kakršna sta spomin ali zavest.

Abstract: Animal behavior is generated within the cycle of perception-action coupling. The flow of information from the environment is transduced in the sensory organs to excitation, which in turn triggers responses in the effector organs. The basic behaviors are mediated through reflexes and inherited behavioral patterns. More sophisticated integration of perception and action is enabled by the processing of information in multiple directions and with refferent loops in the centres of the central nervous system. Sensomatory integration is demonstrated through the case of the eyeball movement regulation via the processing of visual information in the superior colliculus. Refferent loops from the integration and effector centres to sensory centers are represented through the cases of modulation of excitability of visual neurons in the visual cortex by the centers which regulate attention, and by the motor centres. Higher levels of integration within the cycle of perception-action coupling are demonstrated through the cases of associative centres in the cortex, where higher cognitive processes are generated, such as memory or consciousness.

Uvod

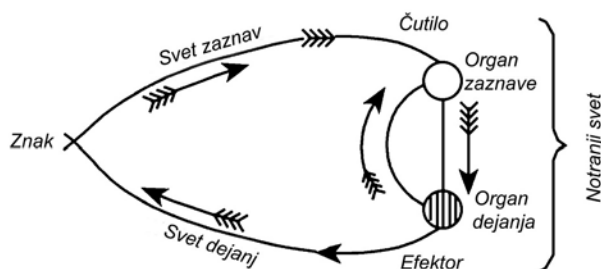
Živalski organizem je sposoben preživetja, ker lahko v zelo različnih časovnih okvirih spozna okolje, glede nanj oblikuje svoje vedenje in v okolje tudi aktivno posega. Pri tem s čutili zaznava različne fizikalne in kemijske količine. Čutilni podatki so obdelani v senzoričnem delu živčevja: odvečni podatki so izločeni, relevantni podatki pa posredovani v del živčevja, odgovoren za motorične ali drugačne odzive organizma. To privede do odzivov, s katerimi se organizem prilagaja dejavnikom v notranjem ali zunanem okolju. Proces v živčevju, ki organizmu dajejo sposobnost smiselnega odzivanja na dražljaje z usklajenim delovanjem čutilnih in gibalnih ter drugih odzivnih (efektorskih) organskih sistemov, tvorijo cikel sklopljene zaznave in odziva – percepcije in akcije. Že pri preprostih organizmih je tok podatkov v živčevju obojesmeren, torej tudi v smeri od efektorskih k čutilnim sistemom, saj omo-

goča učinkovito regulacijo vedenja in oblikovanje koherentne podobe zunanjega sveta. Cikel sklopljene zaznave in odziva predstavlja teoretski okvir, ki nam pomaga razumeti vedenje živali na različnih ravneh, vse od preprostih refleksov do ravni višjih kognitivnih procesov in nemara tudi zavesti.

Zaznava in odziv

Na najosnovnejši ravni sta percepcija in akcija sklopljeni prek enostavnih refleksov, brezpogojnih odzivov na dražljaje. Smiselnost refleksnih odzivov se oblikuje skozi proces evolucije vrste, ki se v okolju srečuje z mnogimi predvidljivimi dejavniki. Odzivi na tovrstne dejavnike, ki prispevajo k uspehu vrste, se skozi proces naravne selekcije ohranijo in razširijo. Programirani in stereotipni odzivi so lahko povsem enostavni ali pa zapleteni in dolgotrajni,

tvorijo pa tako imenovani filetski (tudi *filogenetski*) spomin. Filetski spomin je torej podedovani spomin, ki nastaja skozi evolucijo vrste ob interakciji organizmov z okoljem. Odraža se v strukturi in delovanju čutilnega aparata, ki je prilagojen značilnim dražljajem in motivom v okolju, v sklopu povezav v delu živčevja, ki posreduje med čutilnim in efektorskim delom organizma, ter v strukturi in delovanju efektorskega dela živčevja in drugih organskih sistemov. Med efektorske sklope štejemo celoten gibalni sistem, vegetativni sistem z gladkim mišičjem, žlezami itd. Najznačilnejša vrsta efektorskega sklopa organskih sistemov je gibalni ali motorični del organizma, ki ga tvorita motorični del živčevja in mišičje. Čutilni podatki prožijo odzive motoričnega dela organizma skozi sklop procesov, ki jih imenujemo senzomotorična integracija. Senzomotorična integracija pri različnih organizmih poteka na zelo različnih ravneh, vse od preprostih refleksnih lokov prek senzomotoričnih živčnih preslikav v centrih osrednjega živčevja do obširnih asociacijskih središč osrednjega živčevja, ki omogočajo zapleteno integracijo iz mnogih čutilnih modalitet, pomnjenje, učenje in v končni stopnji tudi ravnanje po svobodni volji.

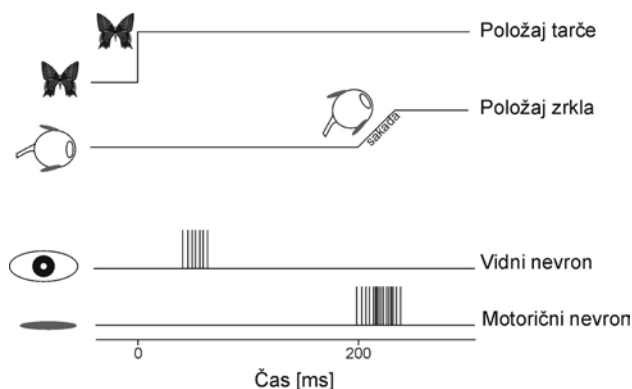


Slika 1: »Funkcionalni cikel«, prirejen po Uexhüllu (1920). Jakob von Uexhüll je živalski organizem postavil v »umwelt«, za organizem specifičen zunanji svet, kakor ga je sposobna žival zaznati s svojimi čutili. Vedenje živali se oblikuje v notranjem svetu, v krogu interakcije med organi zaznave in dejanja, torej v sklenjenem ciklu zaznave in odziva. Že Uexhüll je predpostavil, da tok informacij v notranjem svetu teče tudi v povratni zanki, v smeri od efektorjev k čutilom, kar označuje navzgor usmerjena puščica ob loku med organoma dejanja in zaznave. Predpostavil je, da regulacija s povratnimi zankami (pozneje imenovana *reaferenčno načelo*) omogoča regulacijo vedenja in oblikovanje koherentne podobe zunanjega sveta.

Senzomotorična integracija v zgornjem koliklu

Dobro preučen primer senzomotorične integracije predstavlja uravnavanje hitrih gibov očesnega zrkla, sakadičnih gibov, pri sesalcih oziroma pri primatih. Integracija vhodnih vidnih informacij iz mrežnice z gibi okulomotoričnih mišic poteka v delu srednjih možganov, pri sesalcih imenovanem zgornji kolikel (*superiorni colliculus*). Ta del, zlasti skupaj s spodnjim koliklom, imenujemo tudi tektum

(streha), saj izhaja iz strukture tektum, ki pri drugih vretenčarjih predstavlja sorazmerno velik del možganov, ki omogoča vidne in slušne refleksne odzive. Tektum je slojevita struktura, ki vsebuje površinske plasti čutilnih nevronov in globinske plasti motoričnih nevronov. Površinski ali »vidni« sloj zgornjega kolikla vsebuje topografsko razporejene aksone vidnih nevronov iz mrežnice, ki oblikujejo »vidni zemljevid« projekcije zunanjega sveta na mrežnici. Podobno tudi globoki ali »motorični« sloj vsebuje v »motorični zemljevid« razporejene motorične nevrone, ki vodijo k okulomotoričnim mišicam in z izbruhi akcijskih potencialov uravnavajo vzorce sakadičnih gibov očesnega zrkla. Vidni in motorični zemljevid sta prostorsko usklajena: vidne celice, ki se odzivajo na dražljaj v določenem delu vidnega polja, se nahajajo neposredno nad motoričnimi celicami, ki vodijo očesne gibe, usmerjene k taistemu področju. Mnoge živali imajo specializiran del mrežnice, foveo, ki jo odlikuje posebej visoka ločljivost slike. Zanje je značilno, da si prizadevajo sliko predmeta, na katerega so pozorne, ohraniti ravno v področju fovee. Takšnemu vedenju pravimo foveacija. Senzomotorična integracija v zgornjem koliklu omogoča učinkovito »vidno zapopadenje« tarče, saj ravno uspešno usklajevanje gibov okulomotoričnih mišic s podatki iz mrežnice zagotavlja natančno foveacijo.



Slika 2: Senzomotorična integracija v zgornjem koliklu, prirejeno po Purves et al. (2008). Od zgoraj navzdol: časovni potek premika tarče; položaja očesnega zrkla, ki sledi tarči s časovnim zamikom; val vzburljenja (vlak akcijskih potencialov) v aksonu retinalne ganglijske celice, ki vodi v zgornji kolikel; val vzburljenja v motoričnem nevronu, ki oživčuje okulomotorično mišico.

Opisani model senzomotorične integracije je nastal na temelju poskusov v zgodnjih sedemdesetih letih, ko so odkrili prve kolikularne zemljevide. Pozneje se je izkazalo, da sama dejavnost nevronov v vidnem zemljevidu ni niti nujna niti zadostna za proženje sakadičnih gibov. Zgornji kolikel v vmesnih slojih namreč tvori povezave z drugimi deli možganov, od koder prejema in integrira še slušne in somatosenzorične podatke. Pri primatih so zlasti izrazite povezave s skorjo velikih možganov, ki na račun tektu-

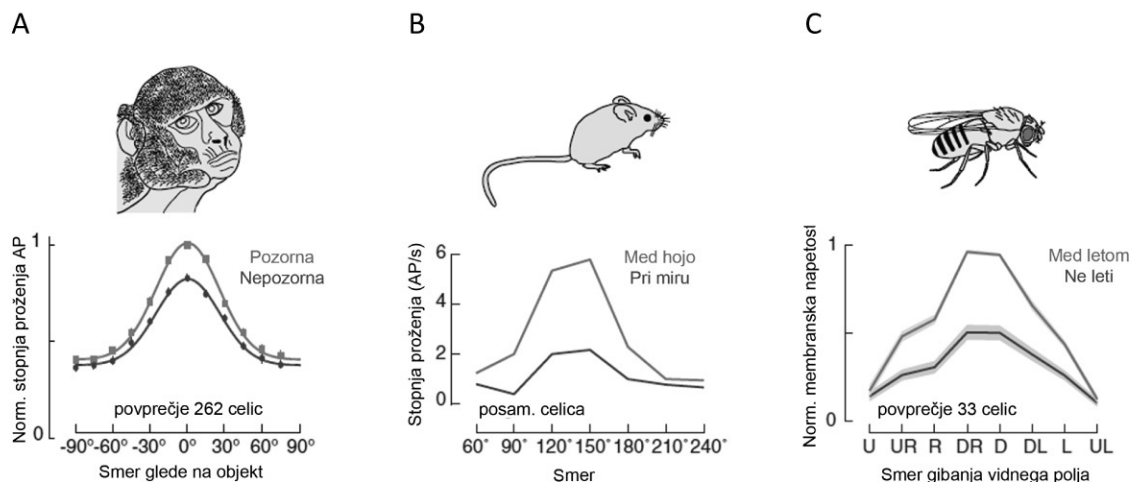
ma prevzema vodilno vlogo pri obdelavi vidnih podatkov. Povezave z višjimi središči v možganski skorji omogočajo spontane sakadične gibe ob odsotnosti dražljaja in hoteno usmerjanje očesnega zrkla. Šele nedavni poskusi s sočasno registracijo električne dejavnosti in anatomskim markiranjem čutilnih in motoričnih celic v zgornjem koliklu so znova potrdili prvotno podmeno integracije na temlju prekrivajočih se čutilnih in motoričnih zemljevidov. Zgornji kolikel je pri primatih torej odgovoren za hitre, refleksne sakadične gibe, medtem ko pri kompleksnejših okulomotoričnih dejanjih – pri fiksaciji pogleda, binokularni koordinaciji, pri gladkem sledenju, hotenih premikih – prek vmesnih plasti kolikla, gibanje zrkla nadzorujejo še druga področja možganov.

Povratne zveze v ciklu zaznave in odziva: vpliv integracijskega in efektorskega dela na senzorični del

Prevladujoči tok podatkov v ciklu zaznave in odziva poteka v smeri od okolja k čutilnemu delu, odtod k efektor-skemu delu in naprej v okolje. V organizmu pa sta čutilni in efektorski del v obojsmerni interakciji, zato lahko tok podatkov spremljamo tudi v smeri od efektorskega k čutilnemu delu – bodisi neposredno bodisi prek reafrenčnih povezav, ki so lahko vzpostavljene v obliki zapletenega vmesnega *integracijskega* dela. Ogledali si bomo primer povratne zveze med integracijskim in čutilnim delom ter

dva primera neposredne povratne zveze med efektorskim in čutilnim delom.

Že 25 let je znano, da se nevroni v vidnem korteksu primatov drugače odzivajo na vidne dražljaje, če je pozornost živali usmerjena na predmet dražljaja. Naloga vidnega sistema je, da iz vidnega okolja pridobi smiselne podatke. Pri tem mora izluščiti vedenjsko pomembne motive in odstraniti nepomembne. To se neprestano dogaja na vseh ravneh obdelave, od receptorja naprej. Pozornost na motiv povzroči, da se kortikalni nevroni nanj močneje odzovejo; reakcijski časi se skrajšajo, sposobnost prepoznave podrobnosti motiva pa se poveča. Vpliv pozornosti na delovanje nevronov v vidnem korteksu lahko pri makakih izmerimo elektrofiziološko, s spremljanjem električne aktivnosti nevronov, ki ob predstavitvi vidnega dražljaja pogosteje prožijo akcijske potenciale (AP). Izmerimo lahko, da je pri pozorni živali pogostost proženja AP višja, zlasti tedaj, ko je predmet pozornosti v središču vidnega polja. Nadaljnji poskusi nam pokažejo, da pozornost po eni strani poveča vzdražnost vidnih poti, ne glede na dražljaj, po drugi strani pa tudi poveča specifičnost odziva na pomemben dražljaj. Študije kažejo, da do modulacije odzivnosti vidnih poti pride na ukaz višjih možganskih središč. Dodaten mehanizem modulacije odzivnosti in ostrenja pozornosti je normalizacija odziva: skupina nevronov, ki se najmočneje odzove na dražljaj, določa maksimalno stopnjo proženja AP, kar povzroči zmanjšanje odziva pri sosednjih skupinah nevronov v čutilnih središčih živčevja. Na zunaj lahko v populaciji čutilnih nevronov ob pojavu pozornosti opazi-



Slika 3: Povratne zveze v ciklu zaznave in odziva, prirejeno po Maimon (2010). Grafi prikazujejo stopnjo proženja akcijskih potencialov v nevronih, ki sodelujejo pri zgodnjih stopnjah vidne zaznave. Podatki so pridobljeni s tehnično zelo zahtevnimi poskusi, pri katerih so merili dejavnost posameznih nevronov živalih s precejšnjo svobodo gibanja. A, vpliv pozornosti na tarčo pri makaku na stopnjo vzburljenja nevronov v vidni možganski skorji, ki sodeluje pri zaznavi tarče. B, vpliv stanja gibalnega sistema miške na stopnjo vzburljenja nevronov v vidni možganski skorji. C, vpliv stanja gibalnega sistema vinske mušice na stopnjo vzburljenja nevrona v vidnem gangliju. Viri: A, McAdams in Maunsell (1999); B, Niell in Stryker (2010); C, Maimon et al. (2010).

mo še upad njihovega medsebojno povezanega delovanja: nevroni, ki pri pozorni živali zaznavajo pomemben dražljaj, delujejo neodvisno od sosednjih nevronov.

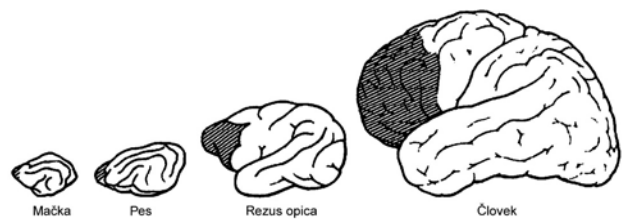
Najnovejši poskusi na miših in mušicah kažejo, da gibalna dejavnost živali vpliva na delovanje vidnih centrov v centralnem živčnem sistemu na podoben način kot pozornost. Prezgodaj je trditi, da natančno vemo, kaj je skupnega primatu, ki je pozoren na objekt, in mušici ali miški, ki se prosto sprehaja. Vsekakor pa lahko sklepamo, da gre v obeh primerih za vpliv splošnega stanja organizma na zaznavne procese, v primerih miške in mušice pa specifično za povratni vpliv motoričnega dela centralnega živčevja na senzorični del. Mehanizmi, ki privedejo do povratne modulacije senzoričnega dela, niso pojasnjeni. Med najverjetnejše kandidate spada sproščanje nevromodulatorskih snovi, kot sta acetilholin pri sesalcih oziroma oktopamin pri žuželkah. Ta spoznanja so omogočila tehnično zelo napredni poskusi na miškah in mušicah, ki so imele imobilizirano glavo, vendar proste okončine oziroma krila, pri tem pa so raziskovalci natančno nadzorovali njihovo vidno okolje in registrirali električno dejavnost posameznih nevronov v možganih. Miške in mušice so obenem zelo primeren model, saj se raziskave nadaljujejo na genetsko spremenjenih živalih, pri katerih lahko raziskovalci genetsko označujejo (t. i. tehnika genetskega fluorescentnega barvanja populacij nevronov »brainbow«), utišajo ali spreminjajo delovanje poljubnih nevronov.

Višje ravni cikla zaznave in odziva

Asociacijska središča v možganski skorji

Krožni tok podatkov v ciklu zaznave in odziva, ki teče med organizmom in okoljem znotraj čutilno uravnavanega, ciljno usmerjenega vedenja, je znotraj osrednjega živčevja obojesmeren, kar je bilo večkrat dokazano pri različnih živalskih skupinah, še zlasti pa pri primatih. Obenem je z razvojem vse kompleksnejšega osrednjega živčevja cikel zaznave in odziva sklenjen tudi na vse več ravneh, hierarhično urejenih po kompleksnosti. Preprosta, avtomatska ali pa podrobno naučena vedenja se oblikujejo na najnižjih ravneh, med primarnimi čutilnimi in efektorskimi (predvsem motoričnimi) središči. Zapletenejša vedenja se oblikujejo na višjih ravneh v osrednjem živčevju, katerih ležišča se pri sesalcih nahajajo v skorji velikih možganov, in sicer v asociacijskih središčih. Skozi razvoj sesalcev lahko spremljamo, kako zelo se z velikostjo možganov in intelektualnimi sposobnostmi živali povečuje delež možganske skorje, ki ga tvorijo asociacijska središča. Tudi v ontogenetskem razvoju človeške možganske skorje lahko zasledimo podoben vrstni red zorjenja v obliki mielinizacije, ki najprej poteče v področjih primarnih senzoričnih in motoričnih središč (okrog Rolandove fisure in v področju primarne vidne skorje), zatem pa zajame dele, ki se naha-

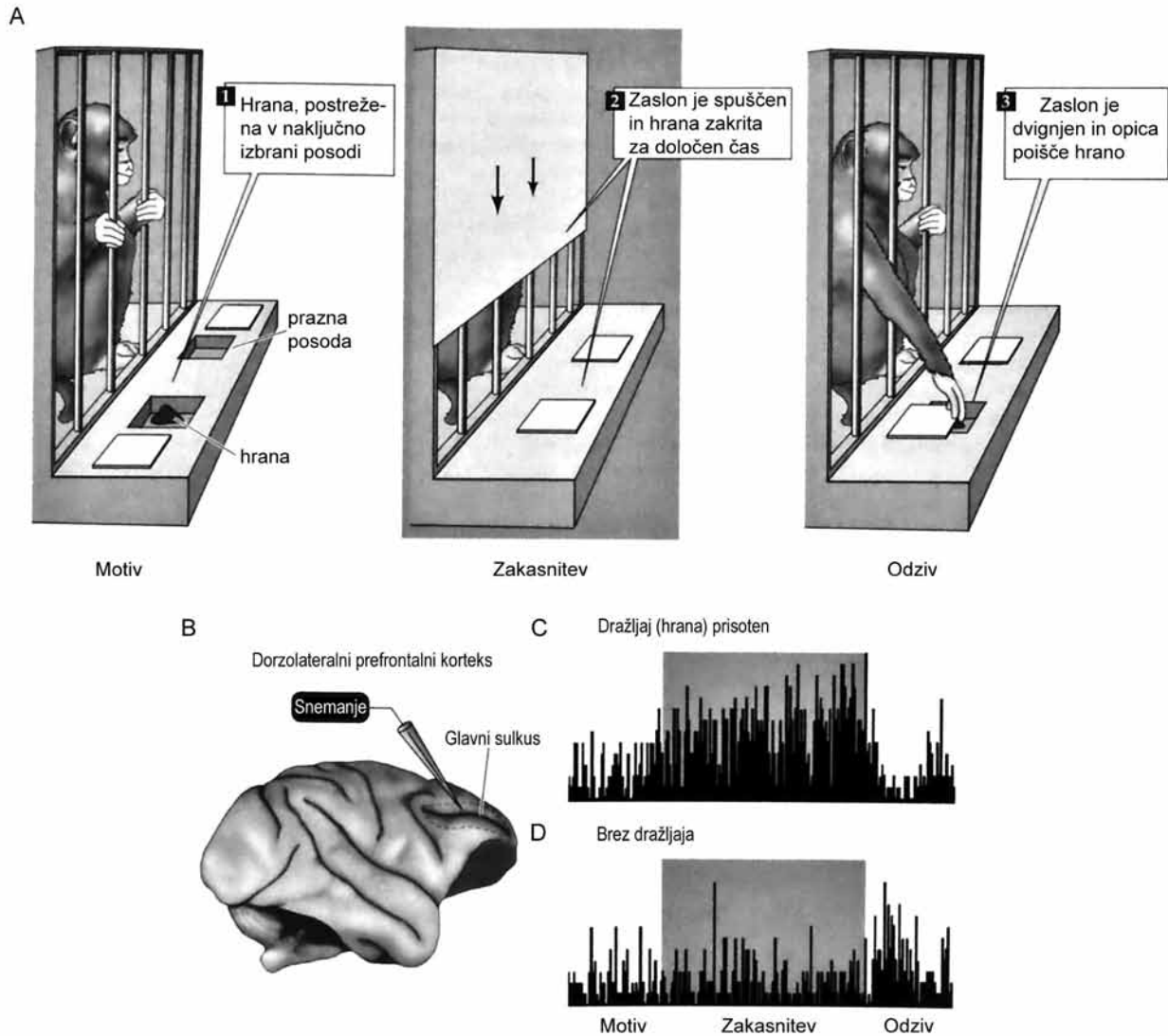
jajo vse dlje od primarnih središč. Višje kognitivne funkcije so omogočene predvsem z ekstenzivnim povečevanjem prostornine asociacijske možganske skorje. Seveda pa so pri sposobnejših možganih močnejše razvite tudi kortiko-kortikalne povezave med asociacijskimi središči, med asociacijskimi središči in primarnimi središči ter kortiko-talamično-kortikalne povezave.



Slika 4: Velikost prefrontalne asociacijske možganske skorje je pri različnih sesalcih povezana z njihovimi kognitivnimi sposobnostmi. Prirejeno po »The brain from top to bottom« [thebrain.mcgill.ca].

Spomin

V možganski skorji je filetski spomin posredovan predvsem skozi strukturo primarnih čutilnih in motoričnih področij. Asociativne mreže v zaznavnih in efektorskih delih možganske skorje so osnova za razvoj zaznavnega in izvršilnega spomina, s tem pa omogočajo kompleksnejšo obdelavo podatkov, prehod od konkretnega k abstraktnemu, končno pa tudi razvoj semantičnih in konceptualnih reprezentacij. Vedenja, ki se porajajo v asociativnih mrežah, obsegajo učenje, sprejemanje odločitev v primerih nejasnosti ali dvoma ter odloženo delovanje. Sposobnost odloženega delovanja, torej časovna diskontinuiteta v ciklu zaznave in odziva, je omogočena z razvojem delovnega spomina. Delovni spomin predstavlja sposobnost začasnega zadržanja podatkov za dejanje v prihodnosti. Primerljiv je s podaljšano pozornostjo, usmerjeno na notranjo reprezentacijo sveta. Delovni spomin omogoča ciljno usmerjeno vedenje, signalizacijo ali govor ter razmišljanje. Pri primatih je delovni spomin prizadet, če pride do poškodb prefrontalnega režnja možganske skorje. Tam lahko z meritvami identificiramo nevrone, ki se specifično vzburi v času, ko žival ohranja zaznavo dražljaja po njegovem prenehanju in odlaga izvršitev odziva (slika 5). Nadaljnji nevrofiziološki poskusi kažejo, da je delovni spomin vsebovan v trajajočem vzburjenju široko razprostranjenih nevronske mreže v zaznavnih in izvršilnih asociacijskih področjih možganske skorje.



Slika 5: Poskus, s katerim so identificirali nevrone, ki se aktivirajo ob zakasnelem odzivu Prirejeno po Purves idr. (2008). A, shema poskusa. Opica opazuje, kako eksperimentator hrano postreže v naključno izbrano posodico. Takoj zatem se spusti zaslon. Ko se zaslon zopet dvigne, sme opica le enkrat seči po hrano. Torej si mora opica zapomniti, v katero posodo je bila postavljena hrana. Po navadi se opice te naloge naučijo v manj kot 500 poskusih in dosegajo več kot 90-odstotno uspešnost. Izjema so opice, ki imajo lezijo v frontalnem delu možganske skorje. B, mesto snemanja dejavnosti nevronov v frontalni možganski skorji. C, aktivnost nevrona, specifičnega za zakasnelo delovanje, med poskusom, kakor je prikazan v podsliki A (histogram pogostosti proženja akcijskih potencialov skozi čas). D, če pred spuščanjem zaslona hrana ni postrežena, je nevron manj aktiven. Poskus je opisal Goldman-Rakic (1987).

Zavest

Cikel zaznave in odziva je eden izmed razpoložljivih teoretskih okvirjev, znotraj katerih lahko razmišljamo o pojavu višjih kognitivnih funkcij in zavesti. Po mnenju mnogih je to celo klasičen teoretski okvir ali naivno realistični model, ki je zdravorazumsko nemara prisoten pri sleherniku, ki se ukvarja s problemom zavesti. Kot klasičen model znotraj področja, ki je še daleč od dokončnih odgovorov, je predmet številnih kritik. Če je v ciklu zaznave in odziva osrednja točka integracije ravno zavest, je potem notranji svet podoben odru, ki ga razsvetljuje zavedanje subjekta kot opazovalca procesov zaznave in odziva (prim. »vidim«

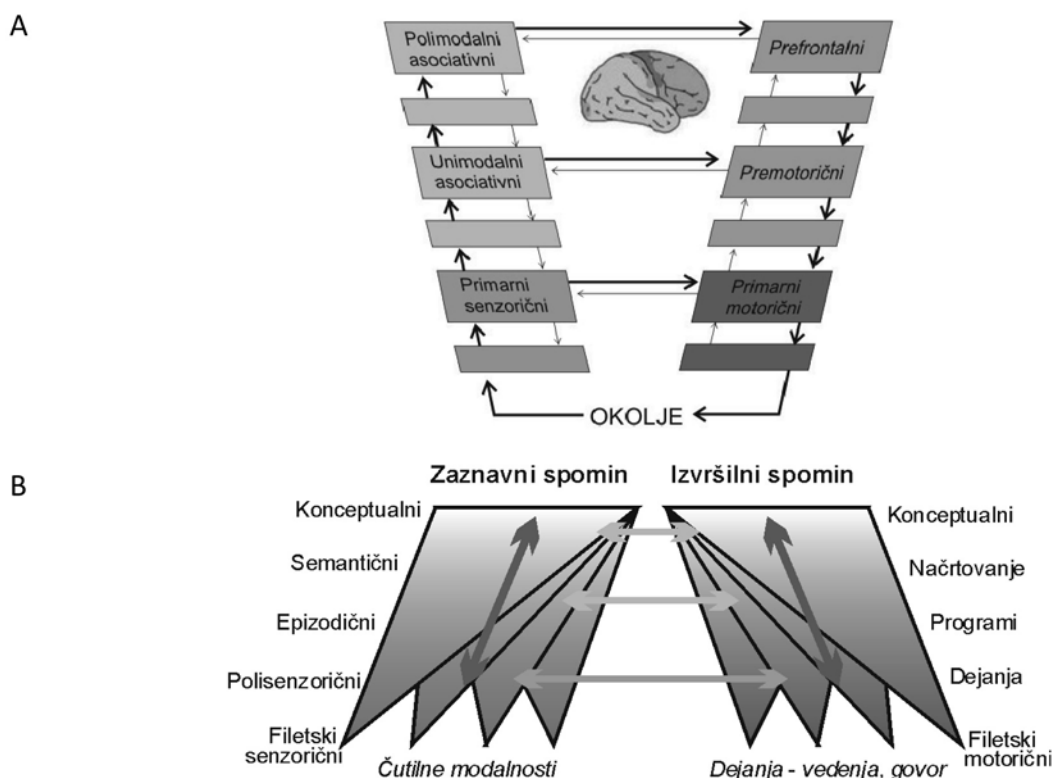
namesto »razumem«). V trenutku, ko subjekt vzpostavimo v podobi opazovalca na odru, naletimo na vprašanje brez odgovora – kdo je ozavestil opazovalca; vzpostavimo neskončno verigo opazovalcev, ki opazujejo opazovalca, ki opazujejo opazovalca, ki ... Opazovalec kot entiteta znotraj centralnega živčevja torej ne rešuje temeljnega vprašanja: kje v živčevju vznikne zavest. Poleg tega mnogi poskusi kažejo, da je zavest deljiva na sestavne dele in na nivoje, ki so različno močno »ozaveščeni«. Torej možgani ne vsebujejo enega samega nadzornega centra, podobnega opazovalcu. Velja, da procesi v možganih potekajo znotraj nešteti skupnosti nevronov, katerih dejavnost večinoma ostaja skrita zavesti. Zato je pri razmišljanju o zavesti v

okviru katerega koli modela nujno izhajati iz preverljivih dognanj sodobne nevroznanosti. Cikel percepcije in akcije se, kljub pomanjkljivostim, znova vrača kot možen teoretski okvir, zlasti v luči odkritij, kakršna so zrcalni nevroni. Zrcalni nevroni so nevroni, ki so vzburljeni tedaj, ko žival izvaja dejanje, ali pa tedaj, ko opazuje izvedbo dejanja. Imajo jih primati v premotorični skorji, v dodatnih motoričnih področjih, v primarni somatosenzorični skorji in v inferiorni parietalni skorji ter nekateri ptiči v velikih možganih. Mnogi raziskovalci menijo, da zrcalni nevroni predstavljajo pravi fiziološki mehanizem za sklopljenje zaznave in odziva. Sklopitev na višjih nivojih gotovo terja določeno stopnjo abstrahiranja, multimodalne integracije, tvorbo konceptov in notranjo reprezentacijo zunanjega sveta. Vse navedeno navdaja z občutkom, da smo z vsakim odkritjem v krogu zaznave in odziva bliže spoznavanju mehanizmov, ki vodijo k zavesti. Zrcalni nevroni so idealni kandidati za fizični lokus socialne kognicije, empatije in razumevanja dejanj drugih, imitacije, govora; nova odkritja pričajo o zrcalnih nevronih pri makakih, ki se vzburi ob zelo abstraktnih pojmi (grabljenje na več načinov, ne samo grabljenje z orodjem določene vrste). Kljub vsemu imajo zrcalni nevroni med nevroznanstveniki še vedno

zelo skeptične kritike z močnimi protiargumenti. Zato do danes še nismo blizu splošnemu soglasju o tem, kako in kam lahko umestimo zrcalne nevrone ter druge protagoniste cikla zaznave in odziva v materialno podstat višjih kognitivnih procesov.

Sklep

Cikel sklopljene percepcije in akcije je zelo dober teoretski okvir za razumevanje vedenja živali na različnih ravneh, v znanosti in v pedagogiki. V športu in fizioterapiji je podlaga za razvoj integrirane vadbe čutilnega in motoričnega sklopa. Obenem deluje kot stičišče biologije, nevroznanosti, kognitivnih znanosti, psihologije in humanistike. Predstavlja tudi izhodišče za kibernetične rešitve in biološko navdahnjeno načrtovanje samovodljivih naprav. Ker je umeščen v žive sisteme, terja korak naprej od mehanicistične kavzalnosti k biološkemu pripisovanju smisla in adaptacijske vrednosti rešitev v razvoju strukture in funkcije. Strukture v ciklu lahko prepoznavamo tudi kot materialno podstat za vznik višjih, Emergenčnih lastnosti, nazadnje zavesti. V najpreprostejših primerih sklopljenja lahko srečamo nepričakovano zapletene rešitve z množico

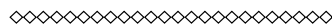


Slika 6: Kortikalni cikel zaznave in odziva ter kortikalni spomin. Modro, zaznavni del možganske skorje. Rdeče, efektorski del možganske skorje. Oba dela v grobem ločuje Rolandova fisura. Prirejeno po Fuster (2007). A, Cikel zaznave in odziva poteka v obeh smereh, od zaznave k odzivu in nazaj, ter na več nivojih, ki so hierarhično urejeni. Označeni so pglavilni funkcionalni sklopi v možganski skorji (korteksu), prazna polja pa označujejo vmesne stopnje obdelave informacij. B, Kortikalni spomin v zaznavnem in efekorskem (izvršilnem) delu možganske skorje, od filetskega do konceptualnega nivoja.

povratnih zank, hkrati pa lahko v okviru cikla zaslutimo preprostost v osnovnem načrtu najkompleksnejšega izmed živalskih organov, človeških možganov.

VIRI

- Dubuc B., Dongier M., Robert P., Paquet D., Daigen A. (2011): The brain from top to bottom. [<http://thebrain.mcgill.ca>]. Canadian Institutes of Health Research: Institute of Neurosciences, Mental Health and Addiction.
- Fuster J. M. (2007): Cortical memory. Scholarpedia (www.scholarpedia.org), 2(4): 1644.
- Goldman-Rakic P. (1987): Circuitry of the prefrontal cortex and the regulation of behavior by representational memory. V: Handbook of Physiology, I. Del, The Nervous System. Vol. 5, Higher Functions of the Brain, I. del. F. Plum (ur.), Bethesda: American Physiological Society, 373–417.
- Maimon G. (2011): Modulation of visual physiology by behavioral state in monkeys, mice, and flies. *Current Opinion in Neurobiology* 21: 1–6.
- Maimon G., Straw A. D., Dickinson M. H. (2010): Active flight increases the gain of visual motion processing in *Drosophila*. *Nature Neuroscience* 13: 393–399.
- McAdams C. J., Maunsell J. H. (1999): Effects of attention on orientation tuning functions of single neurons in macaque cortical area V4. *Journal of Neuroscience* 19: 431–441.
- Niell C. M., Stryker, M. P. (2010): Modulation of visual responses by behavioral state in mouse visual cortex. *Neuron* 65: 472–479.
- Purves D., Augustine G. J., Fitzpatrick D. (2004): *Neuroscience*; 4th ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, MA.
- Rizzolatti G., Craighero, L. (2004): The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience* 27: 169–192.
- Uexküll J. von (1920): *Theoretische Biologie*. 1. Auflage, Berlin, Gbr. Paetel.



Gregor Belušič, rojen 1. 1972, je 1. 2003 doktoriral iz bioloških znanosti na Univerzi v Ljubljani. Ukvarja se s primerjalnimi fiziološkimi raziskavami vida pri žuželkah in z raziskavami vida pri transgeni vinski mušici. Njegovi poglavitni raziskovalni tehniki sta elektoretinografija in znotrajcelična elektrofizilogija. Raziskovalno sodeluje s skupinami iz univerz v Karlsruheju, Hohenheimu in Groningenu. Zaposlen je kot asistent na Oddelku za biologijo na Biotehniški fakulteti v Ljubljani, kjer vodi vaje pri predmetih Fiziologija živali, Fiziologija človeka in Nevrobiologija. Leta 2011 je prejel nagrado Ameriškega fiziološkega društva ADInstruments Macknight Progressive Educator za inovacije pri pouku fiziologije.

Gregor Belušič, born 1972, received PhD degree in Biological sciences from the University of Ljubljana, Slovenia, in 2003. His research interests include comparative physiology of insect visual systems and vision in transgenic Drosophila, and his primary research techniques include ERG and intracellular recording. He has been collaborating with the vision research groups from University of Karlsruhe, University of Hohenheim, and University of Groningen, with whom he has published articles on insect vision. He is currently employed as a teaching assistant at Biotechnical faculty, Ljubljana, Slovenia, leading courses in Animal and Human Physiology and Neurobiology. He has been awarded the ADInstruments Macknight Progressive Educator award by the American Physiological Society in 2011 for innovations in physiology teaching.

Ateroskleroza

Atherosclerosis

Andraž Stožer in Marjan Slak Rupnik

Inštitut za fiziologijo, Medicinska fakulteta Univerze v Mariboru, Center odličnosti za integrirane pristope v kemiji in biologiji proteinov (CIPKEBIP)

Institute of Physiology, Faculty of Medicine, University of Maribor
Slomškov trg 15, 2000 Maribor



Izvleček: Ateroskleroza je sprememba v steni arterije. Neravnovesje med vnosom in iznosom lipoproteinov, ki po telesu prenašajo holesterol, v to steno in odsotnost antioksidantov v njej povzročita lokalno vnetje, tvorbo ateroma in trombozo. Biološke značilnosti in lokacija aterosklerotičnega plaka ter stopnja zožitve svetline arterije vplivajo na klinično pojavljanje ateroskleroze. Razumevanje biologije plakov daje boljši vpogled v različne oblike ateroskleroze in zakaj ta bolezen ostane tiha ali stabilna v daljših časovnih obdobjih z vmesnimi akutnimi zapleti. Pričujoči prispevek opisuje patofiziološke mehanizme, ki vodijo v nastanek in razvoj ateroskleroze in ki predstavljajo tarče za klinične posege prihodnosti, ter izpostavlja pomen preventive.

Ključne besede: dislipidemija, maščobna proga, vnetje, aterom, tromboza, infarkt miokarda

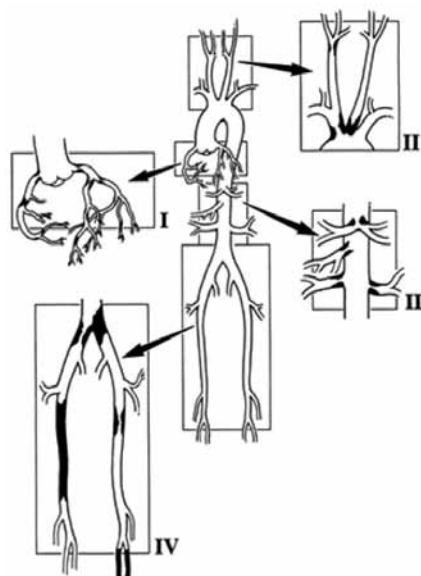
Abstract: Atherosclerosis is a change in arterial wall. Imbalance between input and output of cholesterol-rich lipoproteins and lack of antioxidants produce local inflammation, formation of atheroma, and thrombosis. Features of the pathobiology of the atherosclerotic plaque, in addition to its degree of luminal encroachment and localization, influence the clinical manifestations of atherosclerosis. An enhanced understanding of plaque biology provides insight into the diverse ways in which atherosclerosis can present itself clinically and why the disease may remain silent or stable for prolonged periods, punctuated by acute complications at certain times. This article describes the pathophysiological mechanisms that lead to atherosclerosis development and progression and present the targets for future clinical intervention, and finally, emphasizes the role of prevention.

Keywords: dyslipidemia, fatty streak, inflammation, atheroma, thrombosis, myocardial infarction

Uvod

Ateroskleroza je v razvitem svetu glavni vzrok zgodnje delovne nezmožnosti in smrti. Tudi globalne napovedi za prihodnost so zaradi epidemije debelosti in sladkorne bolezni pri vedno mlajših posameznikih slabe. Poznamo številne splošne in sistemske dejavnike tveganja, ki predisponirajo k razvoju ateroskleroze v organizmu. Med te dejavnike po trenutnem znanju uvrščamo fizično neaktivnost, pomanjkanje učinkov estrogena, starost, dislipidemijo, arterijsko hipertenzijo, šibko delovanje limfnega sistema, kajenje, sladkorno in številne druge bolezni (1–3) ter ne nazadnje tudi psihološke dejavnike (4).

Arterijska stena je tkivo, v katerem bolezenske spremembe najdemo že v zgodnjem otroštvu (5). Določeni predeli ožilja so značilno bolj ogroženi (slika 1) in to se odraža v tipičnih kliničnih pojavnih oblikah (2).



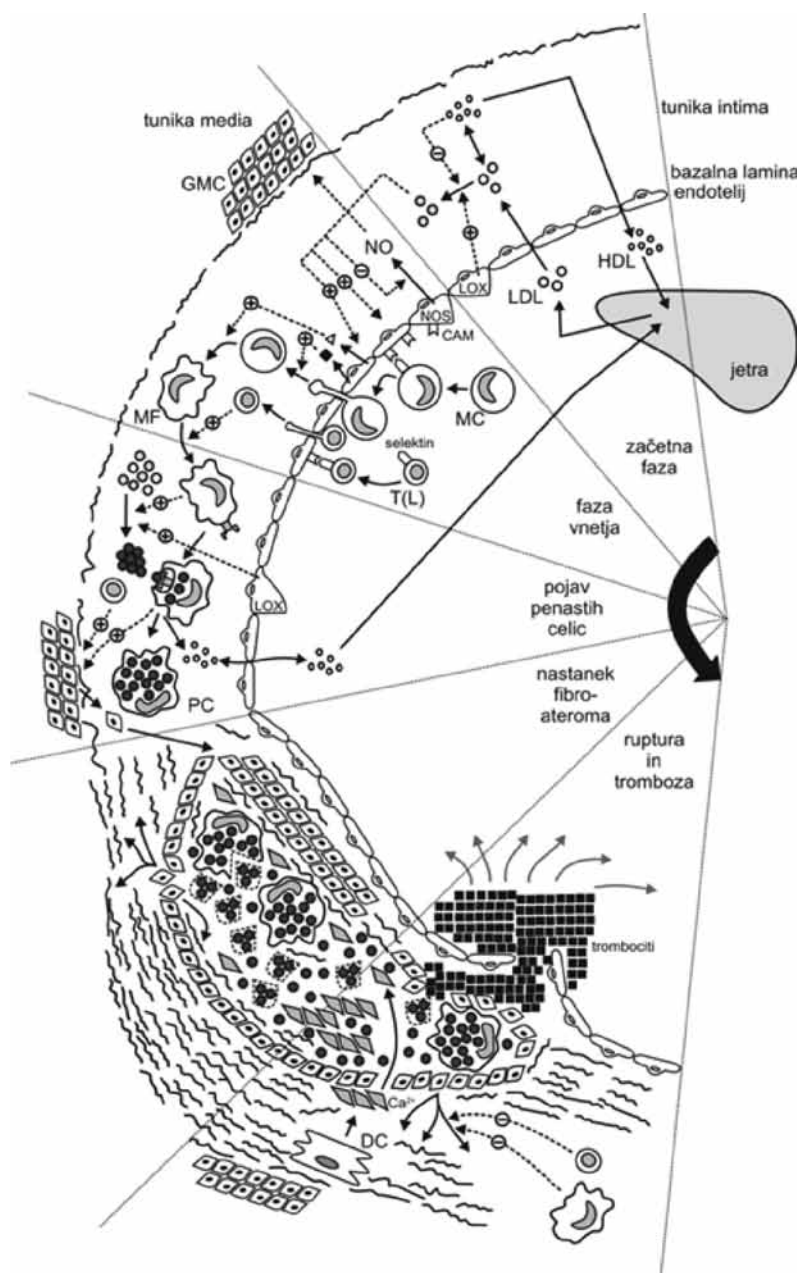
Slika 1. Mesta v arterijskem sistemu, kjer se pogosto pojavijo aterosklerotične spremembe (2).

I – koronarne arterije, II – glavne veje aortnega loka, III – visceralne arterije, izhajajoče iz trebušne aorte, IV – končni del trebušne aorte in glavne distalne veje.

Aterogeneza pri človeku poteka več let ali desetletij. Pogosta je popolna odsotnost kliničnih znakov. Rast aterosklerotičnega plaka ni linearna, ampak pogosteje prekinjajoča z obdobji relativnega mirovanja na eni in pospešene rasti na drugi strani. Klinični potek bolezni je lahko kroničen kot pri angini pectoris. Pogosteje pa na prisotnost ateroskleroze pokažejo dramatični akutni klinični dogodki, kot so infarkt miokarda, nenadna odpoved srca ali možganska kap (1).

Faze razvoja ateroskleroze

Pri razvoju ateroskleroze ločimo 5 glavnih faz (slika 2). V začetni fazi opazimo neravnovesje med vstopom in izstopom s holesterolom bogatih lipoproteinov v intimo in oksidativne spremembe le-teh. Začetni fazi sledi faza vnetja, ki se začne z vstopom vnetnih celic v intimo. V naslednji fazi poskušajo vnetne celice odstraniti oksidirane lipoproteine, a se pri tem samo preobrazijo v penaste celice. Po najslabšem scenariju zaradi aktivnosti gladkih mišičnih celic (GMC) in ob tvorbi fibroznega tkiva nastane fibroaterom, ki lahko poči in pride do tromboze.



Slika 2. Faze v razvoju ateroskleroze

HDL – lipoprotein velike gostote; LDL – lipoprotein majhne gostote; LOX – lipooksigenaza; NOS – sintaza dušikovega oksida; NO – dušikov oksid; GMC – gladka mišična celica; MC – monocit; MF – makrofag; T(L) – limfocit T; PC – penasta celica; DC – dendritična celica; T – trombocit; Ca^{2+} - kalcijevi kristali; CAM – molekula za celično adhezijo

1. Začetna faza

Začetna sprememba v žili, ki vodi v aterosklerozo, je fokalno povečanje vsebnosti lipoproteinov v intimi, tako imenovana **maščobna proga** (8). Nabiranje lipoproteinskih delcev naj bi se začelo predvsem zato, ker se zlahka vežejo na glikozaminoglikane in tako ujamejo v zunajceličnem matriksu intime. Zaradi relativne odsotnosti antioksidantov v intimi se oksidativno spremenijo v različne produkte (9), ki pri patogenezi ateroskleroze igrajo pomembno vlogo (1, 3, 5). Ti produkti so še mobilni, vendar pa inhibirajo izločanje NO iz endotelija, stimulirajo izražanje celičnih adhezijskih molekul na endotelni celici in izločanje kemotaktičnih beljakovin in rastnih dejavnikov iz njih. Nadaljnja oksidacija teh produktov vodi v agregacijo in imobilizacijo (3).

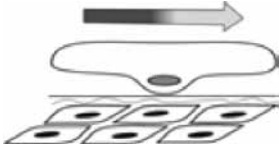
2. Faza vnetja

Ateroskleroza vključuje vnetne procese. Celični tipi, ki prispevajo k razvoju ateroma, so predvsem makrofagi iz monocitov in limfociti. Pri rekrutaciji levkocitov v nastajajoči aterom sodelujejo številne adhezijske molekule in receptorji, izraženi na površini endotelni celice arterije (10). Oksidativno spremenjeni lipoproteini lahko povečajo izražanje teh receptorskih molekul in tako podpirajo vnetne procese, ki vodijo v nadaljnjo imobilizacijo lipoproteinov in s tem v začaran krog (11) (slika 2).

Na vnetne procese v steni arterije pa vplivajo tudi fizikalne lastnosti pretoka krvi skozi žilo in z njimi povezana tvorba dušikovega oksida – NO (tabela 1) (12). Normalne laminarne strižne sile neposredno ali pa prek proženja izločanja dušikovega oksida v večjem delu arterij znižajo izražanje molekul za adhezijo levkocitov. Obremenitev, ki jo povzročajo hemodinamske sile na endotelne celice, spremeni celične lastnosti na endoteliju in prispeva tudi k povečanju lokalnih antioksidantov. Na razvejitvah v arterijskem sistemu prihaja do turbulentnega toka krvi, kar zmanjša odpornost žilne stene na proaterogene vplive (tabela 1). Tako ne preseneča, da so spremembe najpogostejše prav na razvejitvah (slika 1).

Pritrditev monocitov in limfocitov na adhezijske receptorje arterijskih endotelni celic je predpogoj za **prodor** teh celic skozi endotelno plast in naselitev v intimi. Nabor levkocitov se lahko še nadalje poveča z izločanjem citokinov (beljakovinskih posredovalcev vnetja), ki povečajo izražanje adhezijskih molekul. Citokina, ki delujeta tako, sta interleukin 1 (IL-1) in tumorje nekrotizirajoči faktor α (TNF- α). Kemotaktična citokina monocite-kemoatraktantna beljakovina 1 (MCP-1) in makrofagni kolonije stimulirajoči faktor (M-CSF, slika 4) pa usmerjata **migracijo** monocitov v arterijsko steno in njihovo **preobrazbo** v makrofage (13) (slika 2).

Tabela 1: Vpliv tipa pretoka oz. velikosti strižnih sil na izbrane (pato)biološke procese arterijske stene

 laminaren pretok velike strižne sile	 moten pretok majhne strižne sile	tip pretoka in velikost strižnih sil
		(pato)biološki proces, na katerega vpliva tip pretoka oz. velikost strižnih sil
vazodilatacija	vazokonstrikcija	vazoaktivnost
nizka	visoka	permeabilnost za makromolekule in vnos LDL
nizka	visoka	sinteza DNA
nizka	visoka	izražanje adhezijskih molekul, citokinov, kemokinov
nizek	visok	oksidativni stres
proženje	zaviranje	popravljanje poškodb endotelija
preprečevanje	spodbujanje	ateroskleroza in tromboza

3. Faza tvorbe penastih celic

Enojedni fagociti znotraj intime žile zorijo v makrofage in se preko neklasične receptorske endocitoze lipoproteinskih delcev polnijo z maščobami. To endocitozo v glavnem posredujejo makrofagni odstranjevalni receptorji, ki preferenčno vežejo spremenjene lipoproteine (10). Adhezija monocitov na endotelij, migracija v intimo žile in zorenje makrofagov predstavljajo ključne korake pri tvorbi maščobne proge, predstopnje zrele aterosklerotične lehe. Maščobna proga je pogost predznak razvoja aterosklerotičnega plaka, čeprav ne vodijo vse maščobne proge v razvoj kompleksnih ateromov. Enojedni makrofagi, ki nosijo odstranjevalne receptorje, namreč lahko odstranijo lipoproteine iz razvijajoče se lezije. Taki makrofagi lahko zapustijo steno arterije in tako odnašajo maščobe. Obratni promet holesterola pa poteka tudi prek lipoproteinov visoke gostote (HDL) (11) (slika 2), pri katerem se holesterol iz makrofagov prenese v HDL s pomočjo posebnih molekul na površini makrofagov (11). Prenos holesterola iz makrofagnih penastih celic prek HDL do hepatocitov lahko pojasni, zakaj visoka koncentracija HDL deluje antiaterogeno. Verjetnost tvorbe ateroma se poveča, kadar je porušeno opisano dinamično ravnoesje med vdiranjem in izstopanjem maščob (1, 3). **Makrofagi tako igrajo osrednjo vlogo pri nabiranju maščob v steni arterije med aterogenezo (slika 2).**

4. Faza nastanka fibroateroma

Nekatere penaste celice znotraj rastoče lezije intime odmrejo. Smrt teh celic je lahko nekroza ali posledica programirane celične apoptoze. Obsežna apoptotna aktivnost vodi v nabiranje maščob v jedru aterosklerotičnega plaka. Nalaganje vezivnih vlaken zunajceličnega matriksa pa že označuje bolj zapleteno aterosklerotično spremembo. Večino zunajceličnega matriksa izločajo gladke mišične celice (GMC). Izločanje veziva iz GMC stimulirajo **citokini** enojednih makrofagov, predvsem IL-1 in TNF- α , **rastni dejavniki**, vključno z oblikami trombocitnega rastnega dejavnika (PDGF), rastnimi dejavniki fibroblastov in drugimi, ki prispevajo k razvoju plaka in zapletom (slika 2). **Vdor GMC in njihova tvorba zunajceličnega matriksa predstavljata kritičen prehod od preproste maščobne proge v maščobno vezivno lezijo.** Ko aterosklerotična poškodba napreduje, se pojavijo **bogati pleteži mikrožilja** v povezavi z vasa vasorum arterije (zaradi preglednosti ni označeno na sliki 2) (14). Novonastala ožiljenost lahko prispeva k aterosklerotičnim zapletom na več načinov. Nove žile predstavljajo zelo veliko površino za promet levkocitov v in iz ateroma. Mikrožilja v plaku so lahko tudi mesta mikrokrvavitev. Zoreči plaki kopičijo tudi **kalcij** in pri tem igrajo pomembno vlogo pericitom podobne dendritične celice (3) (slika 2).

5. Faza z rupturo plaka in trombozo

Ateroskleroza je zelo pogosta. Med 30. in 65. letom je v zahodnem svetu vzrok vsake tretje, med starejšimi od 65. leta pa celo vsake druge smrti (1, 3). Kljub temu večina ateromov pri ljudeh, ki umrejo zaradi ateroskleroze, ne povzroča simptomov in mnogi ljudje z zelo razvito aterosklerozo nikoli ne doživijo kliničnih manifestacij in umrejo zaradi drugih bolezni (1). Eden od razlogov za omenjeno variabilnost je **remodeliranje** stene arterije med tvorbo ateroma. Med začetnimi fazami plak običajno raste v ab-luminalni smeri, šele pozneje proti lumnu, kar povzroča stenozo, ovira prekrvitev tkiva in vodi v stabilne sindrome, kot so angina pectoris ob naporu. V koronarnih in drugih predelih krvožilja tudi popolna okluzija žile ne bo brez izjeme vodila v infarkt. Hipoksični dražljaj ponavljajočih se obdobjih ishemije tipično sproži tvorbo kolateralnih žil v miokardu in s tem zmanjšuje posledice nenadne zapore koronarne arterije. Prav nasprotno pa mnogi akutni aterosklerotični sindromi, posebno v koronarnem žilju, nastanejo iz plakov, ki ne povzročajo stenoz, so pa nestabilni¹ (1, 7). Površinska erozija endotelija ali ruptura t.i. nestabilnega plaka povzroči stik med dejavniki strjevanja v krvi in subendotelnim kolagenom oziroma visoko trombogenimi dejavniki, ki jih izražajo makrofagne penaste celice v maščobni sredici plaka. Nastali trombus nenadoma zoži (slika 2) ali popolnoma zapre svetlino žile in povzroči obdobje t. i. nestabilne angine pectoris ali celo povzroči akutno odpoved srca (1, 3, 5–7). Rupturirajo najpogostejše plaki s tanjšimi vezivnimi kapicami, z relativno velikimi maščobnimi sredicami in visoko vsebnostjo makrofagov in limfocitov. V teh prevladujejo dejavniki, ki zmanjšujejo količino stabilizirajočega veziva okrog središča ateroma.

Preventiva

Kljub napredku v obvladovanju zapletov ostaja ateroskleroza glavni vzrok srčnožilne obolenosti in umrljivosti (1, 15, 16). Ker bolezen poteka napredujoče in šele v končni fazi najhujše ogroža zdravje posameznika, jo skušamo zgodaj prepoznati in preprečiti ter upočasniti njeno napredovanje in zaplete, toliko bolj agresivno, kolikor večja je ogroženost bolnika. Ker zaenkrat še ne znamo prepoznati ranljivih leh z neinvazivnimi diagnostičnimi metodami, ocenimo ogroženost na podlagi statistične verjetnosti za pojav klinične oblike bolezni ali smrti zaradi ateroskleroze. Za tovrstno oceno se uporabljata t. i. Framinghamski točkovnik in točkovnik SCORE (*angl. Systemic COronary Risk Evaluation*). Med bolj ogrožene spadajo ljudje z že znano srčnožilno boleznijo (pri teh je možna sekundarna preventiva), tisti s sladkorno boleznijo in tisti, ki ima-

¹ Miokardni infarkt je pogosto prva manifestacija bolezni koronarnih arterij, kar pomeni, da se pojavi pri pacientih brez predhodne angine pectoris (pribl. 30 % primerov).

to involve the rest of the world due to rapidly spreading epidemics of obesity and diabetes mellitus in ever younger age groups of all ethnicities. Many general and specific risk factors predispose to atherosclerosis, such as physical inactivity, lack of estrogen effects, age, dyslipidemia, arterial hypertension, insufficient functioning of the lymphatic system, smoking, diabetes mellitus, psychological factors, and others (1–4). In the arterial wall, first pathological changes become evident already in the early childhood (5). Later on, lesions are most prominent in some parts of the arterial system (Figure 1) – a fact that results in typical clinical symptomatology (2).

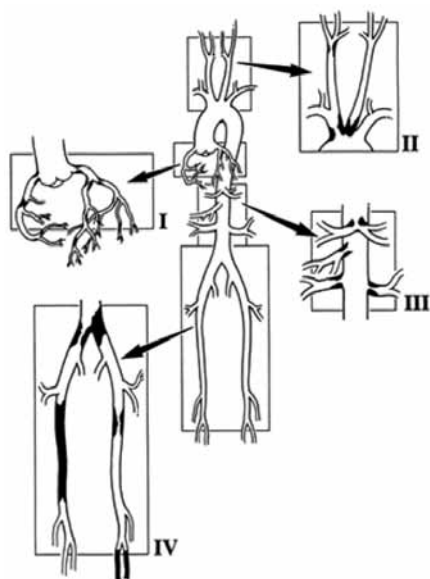


Figure 1. Loci in the arterial system where atherosclerotic lesions occur most commonly (2). I – coronary arteries, II – main branches of the aortic arch, III – visceral branches of the abdominal aorta, IV – aortic bifurcation and main branches of the iliac arteries.

The process of atherogenesis in humans evolves over a period of many years to decades, typically with a complete absence of symptoms. Growth of the atherosclerotic plaque is usually not linear but rather intermittent, with bouts of accelerated progression. After the disease manifests itself clinically, this can be in the form of chronic debilitation, such as angina pectoris or abdominal angina, or, more often, in the form of more dramatic acute events, such as myocardial infarction, sudden heart failure, or stroke (1).

Phases in the development of atherosclerosis

In the etiopathogenesis of atherosclerosis, five major phases can be discerned (2) (Figure 2). The most prominent feature of the initial phase is an imbalance in the arterial wall between entry and exit of cholesterol-rich lipoproteins and

their local oxidation. This is followed by an inflammatory phase, initiated by infiltration of intima with leukocytes. Next, the futile attempts of inflammatory cells to remove the lipids only result in foam-cell formation. If the worst case scenario ensues, smooth muscle cells get activated, secrete fibrous connective tissue and form the so called fibroatheroma that can rupture and lead to thrombosis.

1. Initial phase

The first macroscopically detectable morphological change is a focal accumulation of lipoproteins in the arterial intima, the so called **fatty streak** (8). Lipoproteins can bind to glycosaminoglycans of the extracellular matrix which is believed to be the main causal factor for their much prolonged dwell time inside the intima. Due to a relative lack of antioxidants in the intima different pathogenic particles are formed from native lipoproteins (9). These particles play an important pathogenic role through inhibition of nitric oxide (NO) release from endothelial cells, stimulation of expression of cell adhesion molecules (CAMs) on the surface of endothelial cells, triggering these cells to release chemotactic proteins and growth factors. Minimally oxidized particles are still mobile but through further oxidation they retain the pathobiological potency but also aggregate, become practically immobile (3).

2. Inflammatory phase

In the process of atherogenesis, inflammation plays a key role. Most important cell types contributing to atheroma formation are monocyte-derived macrophages and lymphocytes. A number of adhesion molecules and receptors expressed on the surface of endothelial cells recruit these leukocytes into the nascent atheroma (10). The aforementioned oxidatively altered lipoproteins stimulate expression of receptor molecules and thereby strongly support the inflammatory processes leading to further immobilization of lipoprotein particles and initiating a vicious cycle (11) (Figure 2).

Physical parameters of blood flow that determine NO formation modulate the inflammatory process (see Table 1) (12). Normal drag forces characterising the regular laminar blood flow inhibit the expression of CAMs – directly or by stimulating NO release. Hemodynamical forces acting upon endothelial cells largely influence also the expression pattern of other proteins, most importantly, local antioxidant activity is increased this way. At branching points in the arterial tree, flow becomes turbulent, increasing the susceptibility of the arterial wall to proatherogenic factors (see Table 1). Not surprisingly, atherosclerotic lesions most commonly occur at ramifications (see Figure 1). **Adhesion** of monocytes and lymphocytes to receptor molecules on endothelial cells is a prerequisite step for

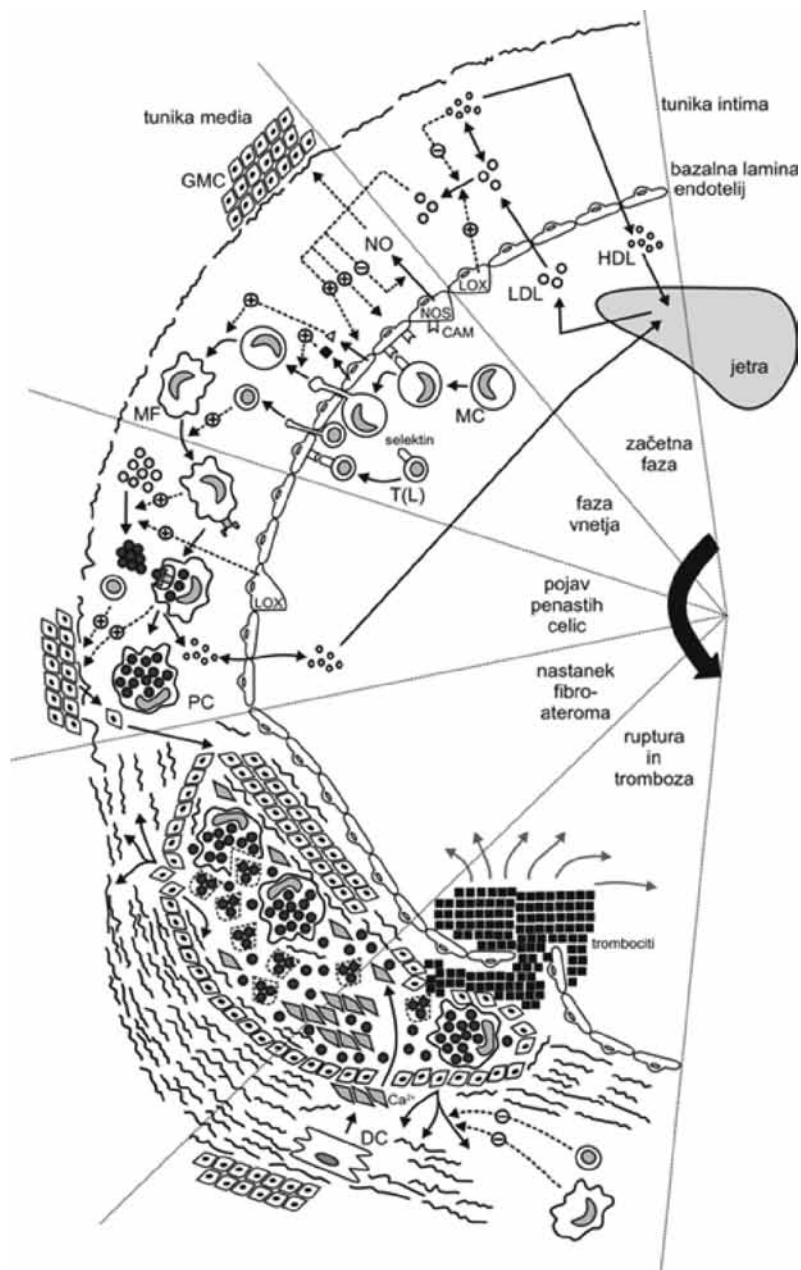


Figure 2. Pathogenesis of atherosclerosis.

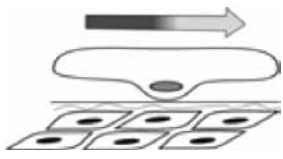
HDL – high-density lipoprotein; LDL – low-density lipoprotein; LOX – lipoxygenase; NOS – nitric oxide synthase; NO – nitric oxide; GMC – smooth muscle cell; MC – monocyte; MF – macrophage; T (L) – T lymphocyte; PC – foam cell; DC – dendritic cell; T – platelet; Ca^{2+} - calcium crystals; CAM – cell adhesion molecule

their **transmigration** through the endothelial layer into the subendothelial intima. Leukocyte recruitment is further enhanced by a positive feedback loop of cytokine (protein mediators of inflammation) release from the infiltrating inflammatory cells, stimulating expression of CAMs on endothelium. Interleukin 1 (IL-1) and tumor necrotizing factor α (TNF- α) are the most potent among cytokines acting this way. Chemotactic cytokines monocyte chemoattractant protein – 1 (MCP-1) and macrophage colony – stimulating factor (M-CSF) on the other hand coordinate monocyte migration and their transdifferentiation to macrophages (13) (see Figure 2).

3. Foam cell formation

In the intima, monocytes mature to macrophages and become progressively crammed with lipid material they engulf via the nonclassical receptor-mediated endocytosis. The main receptor involved in this process is the so called **scavenger receptor** that preferentially binds modified lipoprotein particles (10). Monocyte adhesion to endothelium, migration into the subendothelial intima, and maturation to macrophages are the most important steps leading to fatty streak formation, which in turn is the precursor lesion of a fully developed atheroma. All atherosclerotic plaques

Table 1: Influence of blood flow type/drag forces on selected (patho)biological processes in the arterial wall.

 laminar flow large drag forces	 turbulent flow small drag forces	type of blood flow and size of drag forces
		(patho)biological process
vasodilation	vaconstriction	vasoactivity
↓	↑	permeability for macromolecules
↓	↑	DNA synthesis
↓	↑	expression of CAMs, cytokines, and chemokines
↓	↑	oxidative stress
↑	↓	healing of endothelial disruptions
↓	↑	atherosclerosis and thrombosis

develop from fatty streaks but not all fatty streaks evolve into a mature atheroma, since lipids can also be removed from the developing lesion. On the one hand, macrophages can leave the lesion and take the endocytosed lipids with them; on the other hand, cholesterol can be exported from the macrophages to HDL particles which then carry it to the liver in a process dubbed the reverse cholesterol transport (11) (see Figure 2). In this process, specific transporters export cholesterol from the cytoplasm of the macrophages to HDL particles. The function of HDL particles in the reverse transport of cholesterol explains the important role of high HDL levels in the prevention of cardiovascular diseases. **Thus, it is an imbalance between import and export of lipids to and from the intima which increases the probability that an atherosclerotic lesion will develop and progress, and macrophage is the cell type that takes a central position in the process of atherogenesis** (1, 3) (see Figure 2).

4. Formation of fibroatheroma

In the growing intimal lesion, some of the foam cells undergo necrosis and some die off via the programmed cell death. As a consequence, cellular debris progressively accumulates in what is to become the core part of a fully developed atheroma. Further, smooth muscle cells (SMCs) invade the subendothelial intima from intima and

media, settle around the lipid-rich core, and increasingly synthesize and secrete collagen and extracellular matrix components. This profibrotic process that characterizes more advanced lesions is largely stimulated by **cytokines** secreted from macrophages, particularly IL-1 and TNF- α , **growth factors** including platelet-derived growth factor (PDGF) and fibroblast growth factors, and others that together contribute to the development of a fibrous envelope around the lipid core (fibroatheroma) and to complications that may result (see below and Figure 2). **SMC invasion from intima and media and the deposition of collagen and extracellular matrix mark the transition from a simple fatty streak to a more complex fatty-fibrous lesion.** As the lesion grows, it becomes progressively more dependent on sufficient perfusion and under the influence of angiogenic factors released from the atheroma, microvessels start to bud from vasa vasorum and grow into the atheroma (for reasons of clarity not marked in Figure 2) (14). **Neovascularization** in many regards shapes the clinical course of the disease. The total surface available for exchange of lipids and leukocytes is increased. In addition, the new vessels are highly permeable, fragile, and prone to rupture. As a consequence, **hemorrhages** frequently occur at sites of neoangiogenesis. **Calcium** deposits can also be found in fully developed plaques and it is believed that pericyte-like dendritic cells regulate the process of mineralization (see Figure 2) (3).

5. Plaque rupture and thrombosis

Atherosclerosis is very common. In western world, it causes 1 out of 3 deaths in people 30–65 years old, and 1 out of 2 deaths in people older than 65 years of age (1, 3). In those who die of atherosclerosis, most plaques never cause any symptoms and many people with advanced atherosclerotic lesions reach high age and succumb to other disease (1). One of the possible explanations for this high variability is arterial wall remodeling during development of the disease. Initially, plaque grows in an abluminal fashion (i.e. away from the lumen), and only in later stages it starts to expand towards the lumen, giving rise to stenosis, impeding tissue perfusion and leading to stable syndromes such as exercise-induced angina pectoris. Most interestingly, even total occlusion of arterial lumen does not necessarily cause infarction. Hypoxic stimuli that arise during repeated periods of underperfusion are believed to induce formation of collateral vessels that rescue the tissue in case of an acute blockage of blood flow through the diseased vessel. On the other hand, a significant proportion of acute syndromes arise from non-occlusive lesions, particularly in the coronary circulation¹ (1, 7). After endothelial denudation or rupture of a so called unstable plaque, blood coagulation factors come in contact with subendothelial collagen or highly thrombogenic factors produced by foam cells. This triggers the coagulation cascade and leads to thrombus formation, acutely impeding the blood flow (Figure 2). Clinically, angina pectoris or even acute heart failure ensue, depending on the severity of obstruction (1, 3, 5–7). A thinner fibrous cap, a relatively larger lipid core and an abundant inflammatory infiltrate are all believed to negatively affect plaque stability and increase its probability to rupture.

Prevention

Despite the progress in controlling complications of atherosclerosis, it remains the single most important cause of morbidity and mortality (1, 15, 16). The progressive nature of the disease and the fact that it endangers one's health only late in its course stimulated our efforts for early detection and prevention. Typically, the greater the risk, the more aggressive the measures to prevent or delay the onset of the disease and its complications. The current state of knowledge does not provide any solutions for noninvasive detection of unstable plaques, therefore, risk estimation is based on statistical probability for clinical events or death due to cardiovascular disease. To this end, the Framingham study-based scoring and the SCORE (*angl. Systemic CO*ronary *R*isk *E*valuation) sytem are used. Among those

at higher risk are individuals with known cardiovascular disease, diabetics, and people in whom the calculated 10-year probability for death due to cardiovascular disease is greater than 5 % (SCORE) and in those with a greater than 20 % 10-year risk for a clinical event such as myocardial infarction (Framingham score) (1, 15, 16). Regarding the pathophysiological relevance of LDL particles, hemodynamical factors, and oxidative stress, it does not come as a surprise that cholesterol, arterial pressure and smoking, respectively, play a key role in the aforementioned scales for risk prediction. Moreover, they present the major targets for pharmacological and nonpharmacological intervention in both people at lower (population-based prevention) and higher risk (clinical prevention). Individuals from both groups are advised to quit smoking, arterial pressure should be maintained at less than 140/90 in those at lower risk and at less than 130/80 in those at higher risk, respectively, and cholesterol values shown in Table 2 should be reached (15).

Furthermore, fasting blood sugar should fall below 6 mmol/l in both groups and the Mediterranean type of diet (nonsaturated fatty acids, more than 400 g of vegetables and fruit per day, limited salt intake and moderate alcohol consumption) is encouraged. Also, for both groups, the body mass index should not exceed 25 kg/m². It is strongly recommended that those at lower risk be physically active for at least 30 minutes per day (moderate aerobic activity). In individuals at higher risk, physical activity is tailored on an individual basis² (15).

Table 2: Target values of lipids in prevention of cardiovascular diseases (15).

Lipid	Population-based prevention	Clinical prevention
Total cholesterol	<5 mmol/l	<4 mmol/l
LDL	<3 mmol/l	<2 mmol/l
HDL	>1.1 mmol/l in men >1.3 mmol/l in women	>1.1 mmol/l in men >1.3 mmol/l in women
Triglycerides	<1.7 mmol/l	<1.7 mmol/l

Conclusion

Atherogenesis is triggered by accumulation of lipoproteins in arterial intima. Relative lack of antioxidants facilitates their oxidative transformation and, together with a turbulent blood flow pattern, supports the recruitment of inflammatory cells that endocytose lipids and stimulate SMCs to form a fibrous envelope surrounding the lipid-rich core. Thereby, the lesion becomes more complex, grows, and gives rise to chronic clinical syndromes. Acute

¹ Often, MI is the first clinical presentation of underlying coronary artery atherosclerosis. In other words, approximately 30% of patients diagnosed with MI have never experienced an attack of angina pectoris.

² In patients after MI with persistent angina pectoris and heart insufficiency for instance, a structured programme of physical activity is recommended within the scope of an integrated rehabilitation.

clinical manifestations on the other hand, occur mostly due to plaque rupture that initiates thrombus formation at the site of lesion. Atherogenesis is an inevitable process, but modifying the various risk factors can strongly influence the rate of its progression and delay the onset of clinically important disease.

REFERENCES

1. Libby P. The pathogenesis, prevention, and treatment of atherosclerosis. In: Braunwald E., Fauci A., Kasper D., Hauser S., Longo D., Jameson J. et al, eds. Harrison's Principles of internal medicine. 17th ed. New York: McGraw Hill; 2008. p. 1501–9.
2. DeBakey M. E., Glaeser D.H. Patterns of atherosclerosis: Effect of risk factors on recurrence and survival – analysis of 11,890 cases with more than 25-year follow up. Am J Cardiol 2000; 85: 1045–53.
3. Baretton G. B., Kirkpatrick C. J., Bültmann B. D. Arteriosklerose – Atherosklerose. In: Böcker W., Denk H., Heitz P. U. Pathologie. 3., völlig überarbeitete Auflage. München: Urban & Fischer; 2004. S. 484–92.
4. Marušič A. Psychological factors associated with coronary heart disease. Ir J Psych Med 2000; 17: 135–9.
5. Šuput D., Bunc M., Pavlin R. Ateroskleroza. In: Ribarič S., ed. Izbrana poglavja iz patološke fiziologije. 9th ed. Ljubljana: Inštitut za patološko fiziologijo, 2005. p. 235–50.
6. Schoen F. J. Blood vessels. In: Kumar V., Abbas A. K., Fausto N., eds. Robbins and Cotran Pathologic basis of disease. 7th ed. Philadelphia: Elsevier; 2005. p. 511–54.
7. Starc R., Bunc M. Patofiziologija akutnih koronarnih sindromov. Med razgl 2002; 41: 41–9.
8. Stary H. C., Chandler A. B., Glagov S., Gijton J. R., Insull W. Jr., Rosenfeld M. E. et al. A definition of initial, fatty streak, and intermediate lesions of atherosclerosis. A report from the Committee on vascular lesions of the Council on Arteriosclerosis, American Heart Association. Arterioscler Thromb 1994; 5: 840–56.
9. Matsuura E., Kobayashi K., Tabuchi M., Lopez L. R. Oxidative modification of low-density lipoprotein and immune regulation of atherosclerosis. Prog Lipid Res 2006; 6: 466–86.
10. Hansson G. K., Robertson A. K. L., Naucle C. S. Inflammation and atherosclerosis. Annu Rev Pathol Mech Dis 2006; 1: 297–329.
11. Hersberger M., von Eckardstein A. Modulation of high-density lipoprotein cholesterol metabolism and reverse cholesterol transport. Handb Exp Pharmacol 2005; 170: 537–61.
12. Chiu J. J., Chien S. Effects of disturbed flow on vascular endothelium: pathophysiological basis and clinical perspectives. Physiol Rev 2011; 91: 327–87.
13. Libby P., Sukhova G., Lee R. T., Galis Z. S. Cytokines regulate vascular functions related to stability of the atherosclerotic plaque. J CardiovascPharmacol 1995; 25 Suppl 2: 9–12.
14. Hojs N., Hrovat E. Vasa vasorum in ateroskleroza koronarnih arterij. Med razgl 2008; 47: 43–9.
15. Jug B., Fras Z. Novosti v preventivni srčno-žilni bolezni. In: Bunc M., Gradecki I. Kronična koronarna bolezen. Novosti v zdravljenju koronarne bolezni. Novo mesto: Društvo za izobraževanje in raziskovanje v medicini; 2010. p. 10–3.
16. De Backer G., Ambrosini E., Borch-Johnsen K., Brotons C., Cifkova R., Dallongeville J. et al. European guidelines on cardiovascular disease prevention in clinical practice. Third joint task force of European and other societies on cardiovascular disease prevention in clinical practice. Eur Heart J 2003; 24: 1601–10.



Andraž Stožer je bil rojen 17. 1. 1983 v Mariboru. Po tem, ko je z najvišjim povprečjem v zgodovini diplomiral iz medicine v Ljubljani, se je kot mladi raziskovalec in asistent za fiziologijo zaposlil na Inštitutu za Fiziologijo Medicinske fakultete v Mariboru. Z optičnimi in elektrofiziološkimi metodami preučuje delovanje eksokrinih in endokrinih celic trebušne slinavke. Predvsem ga zanima povezanost celic beta v funkcionalni sinciciji in povezanost med fiziološkimi sekretagogi in izločalno funkcijo tako celic Langerhansovih otočkov kot okolišnjih acinarnih celic.

Andraž Stožer was born on January 17th 1983 in Maribor. After obtaining his MD at the Faculty of Medicine in Ljubljana with highest average grade in the history, he became a young researcher and assistant at the Faculty of Medicine in Maribor. Employing optical and electrophysiological methods he studies the function of pancreatic exo- and endocrine cells. His particular interest lies in the understanding of beta cell connectivity and functioning as a syncytium and of secretagogue-secretion coupling in cells of Langerhans' islets and in the surrounding acinar cells.

Marjan Slak Rupnik je od leta 2005 predstojnik in vodja znanstvenoraziskovalnega laboratorija na Inštitutu za fiziologijo na Medicinski fakulteti Univerze v Mariboru. V Maribor se je vrnil potem, ko je 5 let vodil Laboratorij za nevroendokrinologijo na Evropskem inštitutu za nevroznanosti/Max-Planck Inštitutu za biofizikalno kemijo v Göttingenu v Nemčiji. Znanstveno-raziskovalno preučuje osnovne celične mehanizme sekrecije hormonov iz žlez z notranjim izločanjem, predvsem sekrecijo inzulina iz trebušne slinavke. S svojimi sodelavci natančno meri delovanje ionskih kanalov in drugih ključnih beljakovin in ugotavlja vzroke okvar celic, ki lahko pripeljejo do bolezni, kot je sladkorna bolezen. Kot dejaven fiziolog predseduje Slovenskemu fiziološkemu društvu in je že drugi mandat član Sveta Mednarodne zveze za fiziološke znanosti (IUPS).

Marjan Slak Rupnik is a head of the Scientific Research Laboratory at the Institute of Physiology of the Medical Faculty (University of Maribor) since 2005. Before that he had led the Laboratory of Experimental Neuroendocrinology at the European Neuroscience Institute/Max-Planck Institute for Biophysical Chemistry in Göttingen (Germany) for five years. His research interests are the basic cell mechanisms of hormonal secretion from the endocrine glands, especially of the insulin secretion from the pancreas. He and his colleagues study the functioning of the ion channels and other important proteins. They also try to ascertain the factors which may lead to diseases such as diabetes. Marjan Rupnik is a president of the Slovenian Physiological Society and for a second mandate a member of the Council of the International Union of Physiological Sciences (IUPS).

Primarna produkcija s perspektive rastlin

Primary production from a plant's perspective

Marjana Regvar, Katarina Vogel-Mikuš

Oddelek za biologijo, Biotehniška fakulteta, Univerza v Ljubljani
Department of Biology, Biotechnical Faculty, University of Ljubljana
 Večna pot 111, SI 1000 Ljubljana, Slovenija
 marjana.regvar@bf.uni-lj.si, katarina.vogel@bf.uni-lj.si



Izvleček: Fotosinteza je osnovni proces rastlinske primarne produkcije s pomembnimi posledicami za produktivnost ekosistemov. Neposredno je odvisna od morfoloških in strukturnih posebnosti rastlinskih celic in njihovih organelov, še posebej kloroplastov. Strukturne lastnosti posameznih membranskih sklopov v kloroplastih omogočajo razvoj ustreznih biofizikalnih in biokemijskih pogojev za potek fotosinteze. Pomembno pa na njen potek in učinkovitost vplivajo tudi posamezni encimi udeleženi v različnih fotosinte-

znih reakcijah, kar je izrednega pomena predvsem v ekstremnih ekosistemih. Poglavitni namen sestavka je osvetliti povezanost struktur in funkcij v procesih fotosinteze.

Abstract: Photosynthesis is fundamental process of plant primary production with obvious consequences for productivity of terrestrial ecosystems. It is ultimately linked with complex morphological and structural properties of plant cells and its compartments, in particular chloroplasts. Structural significance of chloroplast's sub-compartments is in providing biophysical and biochemical properties that are prerequisite for photosynthetic processes. In addition, biochemical specificities of the enzymes involved may significantly affect photosynthesis and its efficiency, particularly under extreme environmental conditions. The main aim is to shed more light on the relationships of structure and function during photosynthesis.

Uvod

Kot vsa živa bitja tudi rastline za rast in razvoj potrebujejo energijo in organske snovi. Njihova specifična lastnost, ki jih ločuje od večine ostalih organizmov je, da se ne prehranjujejo z drugimi organizmi (heterotrofi), ampak so avtotrofi, ki potrebno energijo in gradnike za rast (organske snovi) pridobivajo iz anorganskih snovi z osnovnim procesom primarne produkcije – fotosintezo.

Osnovni produkti fotosinteze so sladkorji (primarna produkcija). Vsi sladkorni produkti nastali s fotosintezo predstavljajo bruto fotosintezne produkte. Del teh se uporabi za pridobivanje energije (celično dihanje), preostali del pa prispeva k izgradnji rastlinske biomase (neto fotosinteza). Sladkorni produkti neto fotosinteze vseh rastlin ekosistema, ki prispevajo k izgradnji biomase, predstavljajo primarno produkcijo ekosistemov. Rastlinska biomasa v ekosistemih predstavlja vir energije za primarne porabnike

(herbivori), ti pa so vir energije za sekundarne porabnike (karnivori). Tako avtotrofi, kot porabniki lahko služijo tudi kot vir energije za razgrajevalce (detritivori). Zato so rastline osnovni vir za zagotavljanje energije v terestričnih ekosistemih.

Z osnovnim procesom primarne produkcije – fotosintezo rastlin se srečamo v zgodnjem procesu šolanja. Redki pa so posamezniki, ki dejansko razumejo njen potek in medsebojno soodvisnost morfoloških, strukturnih in biokemijskih lastnosti fotosintezno aktivnih celic in tkiv. Namen sestavka je povezati osnovne procese fotosinteze z biokemijskimi in strukturnimi lastnostmi celic, ter osvetliti funkcionalne lastnosti rastlinskih struktur.

Kompleksnost rastlinske zgradbe

Celica je osnovna funkcionalna enota rastlinskih tkiv. Kontinuirano vzdrževanje fizioloških procesov znotraj

posameznih zaključenih sistemov (npr. celic) je vezano na njihovo delitev na podsisteme (celični organi). Fotosinteza poteka v kloroplastih, v mitohondriji pa poteka celično dihanje. Tudi posamezni organi so sestavljeni iz podsistemov. Rastlinski kloroplasti nastajajo z delitvijo ali z diferenciacijo iz plastidov. Vsak kloroplast obdaja dve membrani, ki ju ločuje med-membranski prostor. Notranja membrana obdaja stromo kloroplastov. V stromu je vložen tretji membranski sklop tilakoidnih membran, ki obdaja takoimenovan lumen tilakoid, kot enoten prostor (Sakamoto s sod. 2008). Vsak od razdelkov ima specifične lastnosti, ki pogojujejo potek fizioloških procesov posameznih podsistemov in bodo podrobneje predstavljeni v nadaljevanju.

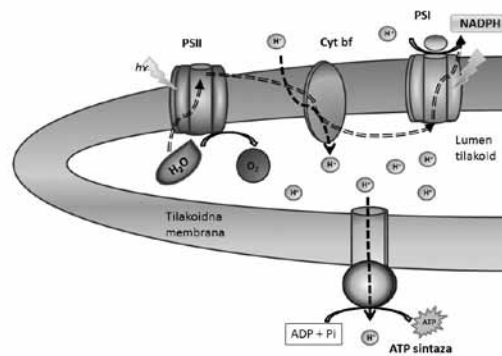
Mitohondriji se tvorijo z delitvijo. Tudi mitohondrije obdajata dve ovojnici, od katerih je notranja membrana oblikovana v gube (kriste). Takšna struktura dopušča relativno neselektiven transport molekul v med-membranski prostor in zelo skrbno kontroliran privzem preko notranje mitohondrijske membrane v mitohondrijski matriks (Millar s sod. 2008).

Vsi rastlinski organi so porabniki (ponori) fotosintatov, v polno razvitih listih pa se sladkorji tudi sintetizirajo. Z rastjo celic se manjša razmerje med površino in prostornino celic, pomembno za njihovo preskrbo. Ko to razmerje postane neugodno za zagotavljanje celičnih potreb po energiji in osnovnih gradnikih, te prenehajo z rastjo. Ocenjujejo, da bi molekula glukoze za svoj transport z difuzijo preko ene celice potrebovala 2,5 sekunde, za razdaljo enega metra pa bi ista molekula potrebovala 32 let (Teiz in Zeiger 2010). Za zagotavljanje preskrbe rastlinskih organov se je zato razvil sistem žil, na nivoju celic transportno vlogo opravljajo številni transporterji na membranah celic in organelov, znotrajcelični transport makromolekul pa opravlja sekretorni sistem celic.

Fiziološki procesi celic in organov so neposredno odvisni od razvoja posameznih struktur, ki omogočajo zagotavljanje ustreznih fizikalnih in biokemijskih lastnosti za njihov potek in s tem nemoteno rast rastlinskih celic in organov.

Funkcionalne lastnosti kloroplastov

Primarna naloga kloroplastov je optimizacija lovljenja svetlobe v fotokemičnih reakcijah fotosinteze. Svetlobni kvanti se lahko ujamejo v molekule fotosinteznih barvil - klorofilov ali karotenoidov. Molekule fotosinteznih barvil so vezane na beljakovine in združene v komplekse na tilakoidnih membranah in tvorijo zaključene celote - svetlobne žetvene komplekse. Ti kompleksi so neposredno povezani s fotosistemoma PSII in PSI (Slika 1).



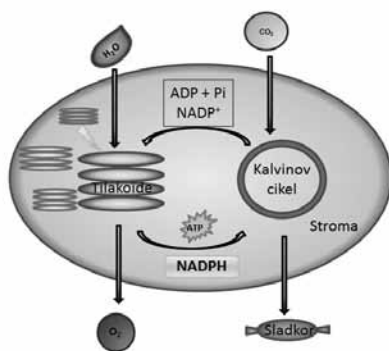
Slika 1: Fotosintezni kompleksi so nameščeni na tilakoidnih membranah, nakazan je potek fotokemičnih reakcij. Po sprejemu svetlobnih kvantov v svetlobnih žetvenih kompleksih ($h\nu$ ob robu obeh fotosistemov) se izbije elektron iz reakcijskega centra fotosistema II (PSII) in potuje po kompleksih transportne verige (Cyt *b_f*) ter se odda na NADPH na fotosistemu I (PSI). Ob elektronskem transportu se s cepitvijo vode in s črpanjem protonov preko tilakoidnih membran povečuje protonski gradient v lumen tilakoid, ki služi za sintezo ATP na ATP sintazi.

Prednost vezave različnih barvil na proteine je v tem, da lovijo svetlobo različnih valovnih dolžin; poleg rdeče in modre, ki ju ujamejo klorofili, tudi modrozeleni del spektra, ki ga ujamejo karotenoidi. Ob sprejemu svetlobnega kvanta v molekuli barvila pride do dviga elektronov na višji energijski nivo, ki predstavlja relativno nestabilno stanje, zato se kmalu vrne v osnovno stanje, svetlobni kvant pa se absorbira v sosednjo molekulo. Ena od nalog proteinov je približevanje pigmentnih molekul, ki omogoča ponovno absorpcijo z bližnjim pigmentom, proces prenosa svetlobnih kvantov med pigmentnima molekulama pa imenujemo resonančni prenos, za katerega so značilne relativno majhne izgube energije.

Sprejeti energijski kvanti iz svetlobnih žetvenih kompleksov se na koncu vedno prenesejo na molekulo klorofila a v reakcijskem centru enega od fotosistemov (PSII, PSI). To je posebna molekula, ki ob sprejemu lahko odda elektron sprejemnikom elektronov v elektronski transportni verigi oziroma na končni sprejemnik NADP, ki se ob tem reducira v NADPH in je eden od produktov fotokemičnih reakcij fotosinteze (Slika 1). Ob prenosu elektronov po elektronski transportni verigi se v lumen tilakoid na dveh mestih črpajo tudi protoni; i) s sproščanjem ob cepitvi vode na fotosistemu II (ki je potrebna za nadomeščanje elektronov izbitih iz molekul klorofila a v reakcijskem centru), in ii) s privzemom iz strome ob prenosu elektronov na citokrom *b_f* (Slika 1). Gradient protonov preko tilakoidne membrane pa dodatno iii) povečuje sintezo NADPH s porabo protonov v stromi (ob oddaji elektrona s fotosistema I na koncu elektronske verige). Povečevanje tega protonskega gradienta znotraj lumna tilakoid je gonilna sila za sintezo

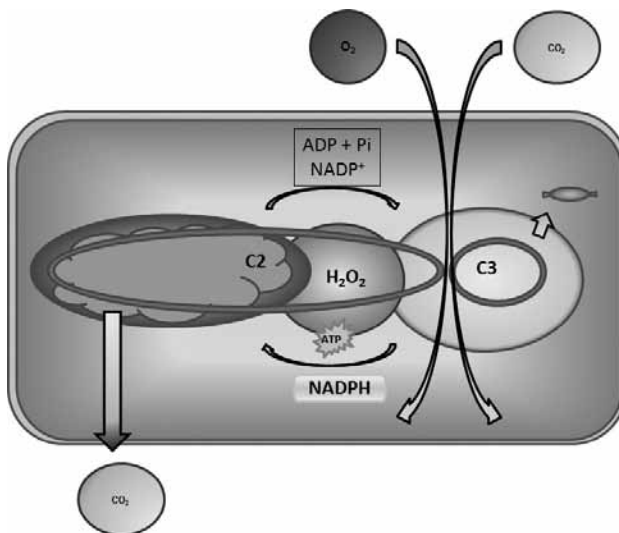
ATP z ATP-sintazo, kot produktom fotokemičnih reakcij fotosinteze (Raghavendra 2000).

Ogljikov dioksid se porablja šele v drugem delu, to je v nefotokemičnih reakcijah fotosinteze, ki potekajo v stromi kloroplastov (Slika 2). Veže se na ribuloze 1,5 bisfosfat z encimom Rubisco (ribuloze 1,5 – bifosfat karboksilaza oksigenaza) in se tako vključi v Kalvinov (C3) cikel, s tvorbo dveh molekul s tremi C-atomi. Da te molekule pridobijo energijsko vrednost sladkorjev se morajo reducirati, za kar so potrebni produkti fotokemičnih reakcij fotosinteze, ki se ob tem porabljajo. Od šestih C3 molekul v Kalvinovem ciklu le ena zapusti cikel, kar 5 C3 molekul pa se porabi za regeneracijo treh molekul sprejemnika za CO_2 - ribuloze 1,5 bisfosfata (C5) ob dodatni porabi ATP-ja (Raghavendra 2000).



Slika 2: Ogljikov dioksid se porablja v nefotokemičnih reakcijah fotosinteze z vezavo v Kalvinov cikel (C3), ki poteka v stromi kloroplastov. Reducirane molekule (ATP, NADPH) potrebne za fiksacijo ogljika se zagotavljajo v fotokemičnih reakcijah.

Rubisco ima tudi oksigenazno aktivnost. Na vsake 3 molekule CO_2 namreč veže molekulo O_2 . Nastali fosfat glikolne kisline (C2) in nekateri njegovi metabolični produkti zavirajo različne encime Kalvinovega cikla, zato se v procesu fotorespiracije oz. fotorespiratornem C2 ciklu zagotavlja odstranjevanje teh metabolitov in njihova pretvorba v glicerinsko kislino. C2 cikel poteka v kloroplastih, peroksisomih in mitohondrijih (Slika 3).

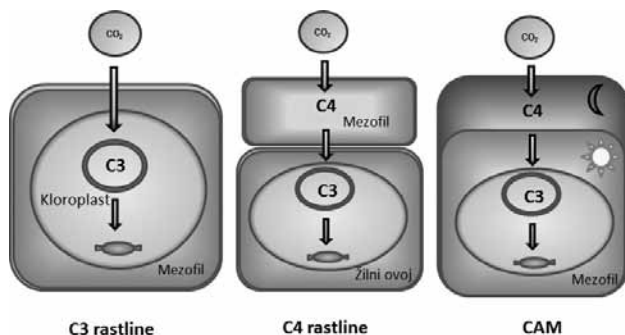


Slika 3: Oksigenacijska aktivnost rubisca vodi v fotorespiracijo. Fotorespiratorni (C2) cikel poteka v kloroplastih, peroksisomih in mitohondrijih in služi vračanju ogljika v C3 cikel, ob porabi svetlobnih produktov fotosinteze, sintezi nekaterih makromolekul in povečevanju tolerance na stres s sintezo vodikovega peroksida.

Eden od namenov C2 cikla je vračanje 75% teh molekul v Kalvinov cikel, preostali ogljik pa se izloči iz mitohondrijev v obliki CO_2 . V fotorespiratornem ciklu se porabijo dodatne molekule svetlobnih produktov fotosinteze, ki se oksidirane vrnejo v fotokemične reakcije (ADP , NADP^+), s tem pa se zmanjšuje možnost inhibicije fotokemičnih reakcij (fotoinhibicija). V pogojih visokih svetlobnih jakosti se lahko iz kloroplastov poleg sladkorjev transportirajo tudi intermediati C2 cikla kot sta glicin in serin, ki prispevajo k biosintezi makromolekul. Eden od stranskih produktov cikla je še vodikov peroksid, ki dokazano povečuje toleranco rastlin na stres (Peterhansel s sod. 2010).

Optimizacija vezave CO_2 s preprečevanjem fotorespiratornega cikla bi lahko učinkovito povečala donos rastlin, zato so se znanstveniki intenzivno spopadli s problemom vezave O_2 na Rubisco, a zaenkrat relativno neuspešno. Prav tako neuspešni so bili tudi poskusi preprečevanja poteka fotorespiratornega cikla za zmanjšanje inhibitornih učinkov fosfoglikolata in njegovih metabolitov na vezavo CO_2 . Še največ optimizma zaenkrat vliva preusmerjanje posameznih korakov fotorespiratornega cikla na druge metabolične poti v celicah rastlin s C3 metabolizmom (Peterhansel s sod. 2010). Rastline sušnih in vročih rastišč, ki jih fotorespiracija najbolj prizadane, pa so pod pritiskom naravnega izbora ta problem rešile pred približno sedmimi milijoni let z razvojem C4 cikla. To je dodatni cikel, v katerem se CO_2 z encimom fosfoenolpiruvat karboksilazo veže v C4 kislino malat (Slika 4). Ta encim je 6-krat učinkovitejši od Rubisca, saj je njegov substrat dejansko ogljikova kislina (H_2CO_3), ki se tvori po raztapljanju CO_2 v vodi, aktiven pa je v celicah mezofila (sredice lista). Malat se prenese v ce-

lice žilnega ovoja in tam dekarboksilira, odcepljeni CO_2 pa Rubisco veže v Kalvinov cikel. Za obnovo sprejemnika za CO_2 (fosfoenolpiruvat) se porabijo dodatne molekule ATP, zato C4 cikel imenujejo tudi od ATP odvisna CO_2 črpalka.



Slika 4: Vezava CO_2 v stromi kloroplastov pri različnih tipih rastlin. C3 rastline: vezava v Kalvinov cikel (C3) in sinteza sladkorjev v celicah mezofila; C4 rastline: vezava v C4 kisline v celicah mezofila (C4) in nato v Kalvinov cikel (C3) v celicah žilnega ovoja; CAM rastline: vezava v C4 kisline ponoči (f) in v Kalvinov cikel (C3) podnevi (a) v celicah mezofila.

Podobno rešitev so našle tudi sočnice s takoimenovanim krasulacejskim kislim metabolizmom (CAM), le da pri njih fiksacija CO_2 v C4 kislino poteka ponoči, ko so reže odprte, podnevi, ko so reže zaradi zmanjševanja izgub vode zaprte, pa poteka vezava CO_2 v Kalvinovem ciklu (Teiz in Zeiger 2010). Zaradi kompleksnosti obeh rešitev bo potrebnih še veliko raziskav, preden bo mogoče metabolizem C3 rastlin prirediti tako, da bi lahko CO_2 vezale tudi v C4 ciklu (Peterhansel s sod. 2010), saj je kljub prizadevanjem še veliko neznank.

Na učinkovitost fotosinteze vplivajo svetloba, koncentracije CO_2 in temperatura (Slika 5). Fotokemične reakcije fotosinteze lahko uspešno optimiziramo z višanjem svetlobnih intenzitet do točke, ko so vsa mesta za sprejem

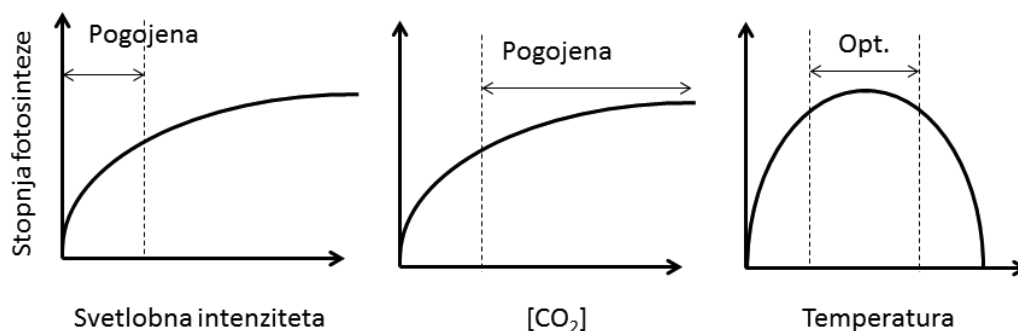
svetlobnih kvantov v svetlobnih žetvenih kompleksih zasedena. Tedaj je dosežena svetlobna saturacijska točka. Nefotokemične reakcije pa lahko optimiziramo s poviševanjem koncentracije CO_2 , ki povečuje učinkovitost fiksacije CO_2 ali s povečevanjem temperature, ki pospešuje hitrost biokemijskih procesov. Vendar ima temperaturna odvisnost fotosinteze zvonasto krivuljo z optimumom (Slika 5) kar pomeni, da pri previsokih temperaturah njena učinkovitost upada (Teiz in Zeiger 2010).

Fotosinteza pri pouku biologije

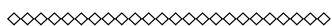
Na problematiko poučevanja biologije v slovenskem prostoru lahko gledamo z različnih zornih kotov. Med temi pogleda študentov biologije zagotovo ne gre prezreti. Ugotoviti moramo, da njihova mnenja ne prinašajo veliko novega in zdi se, da smo s problematiko nejasnih konceptov v biologiji, nepovezanosti bioloških struktur z njihovimi funkcijami, preštevilnega naštevanja bioloških dejstev in nepreglednosti učbenikov - prenatrpanih s številnimi ilustracijami, iz katerih ni mogoče izluščiti niti splošnih bioloških dejstev, navkljub prizadevanjem mnogih strokovnjakov, seznanjeni že leta. Vprašanje tega trenutka torej je - ali se zavedamo, koliko škode smo s tem že do sedaj naredili eni trenutno najbolj perspektivnih ved – klasični biologiji in njenim preštevilnim aplikacijam?

VIRI

- Millar A.H., Small I.D., Day D.A., Whelan J. (2008) Mitochondrial biogenesis and function in Arabidopsis *The Arabidopsis Book* 6:e0111. doi:10.1199/tab.0111
- Peterhansel C., Horst I., Niessen M., Blume C., Kebeish R., Kürkcüoglu S., Kreuzaler F. (2010): Photorespiration. *The Arabidopsis Book* 8:e0130. doi:10.1199/tab.0130
- Raghavendra A.S. (2000) *Photosynthesis. A Comprehensive Treatise*. UK: Cambridge University Press.
- Sakamoto W., Miyagishima S., Jarvis P. (2008): Chloroplast biogenesis: control of plastid development, protein import, division and inheritance. *The Arabidopsis Book* 6:e0110. doi:10.1199/tab.0110
- Taiz L., Zeiger E. (2010): *Plant Physiology*. MA: Sinauer Assoc., Inc.



Slika 5: Na stopnjo fotosinteze vplivajo ekološki dejavniki, predvsem svetloba, temperatura in razpoložljivost CO_2 . V pogojih nizkih intenzitet svetlobe je stopnja fotosinteze pogojena s svetlobno intenziteto, v pogojih visokih svetlobnih intenzitet pa je odvisna od razpoložljivosti CO_2 . Temperaturna odvisnost izkazuje zvonasto krivuljo z območjem optimuma.



Prof. dr. Marjana Regvar, diplomirana biologinja je diplomirala, magistrirala in doktorirala s področja fiziologije rastlin. Pedagoško in raziskovalno delo je posvetila regulaciji razvoja rastlin, rastlinskim simbiozam in problemom onesnaževanja za rastline, s poudarki na pomenu za prehrano in fitoremediaciji. Od leta 1991 poučuje študente Biotehniške fakultete smeri biologija in biotehnologija ter študente Pedagoške fakultete Univerze v Ljubljani na dodiplomski in podiplomski stopnji.

Prof. dr. Marjana Regvar is a biologist with BSc, MSc and PhD degrees from Plant Physiology. Her main research and teaching fields are plant growth regulation, plant symbioses and environmental pollution focusing on food and phytoremediation. Since 1991 she is teaching Biotechnical Faculty students of Biology and Biotechnology and students from Faculty of Education on BSc, MSc and PhD levels.

Doc. dr. Katarina Vogel-Mikuš diplomirana biologinja je diplomirala in doktorirala s področja fiziologije rastlin. Raziskovalno delo je posvetila predvsem interakcijam rastlin s kovinskimi onesnažili in rastlinskim simbiozam. Od leta 2000 poučuje študente Biotehniške fakultete smeri biologija in biotehnologija ter študente Pedagoške fakultete Univerze v Ljubljani na dodiplomski in podiplomski stopnji.

Doc. dr. Katarina Vogel-Mikuš is a biologist with BSc and PhD degrees from Plant Physiology. Her main research fields are plant interactions with metal pollutants and plant symbioses. Since 2000 she is teaching Biotechnical Faculty students of Biology and Biotechnology and students from Faculty of Education on BSc, MSc and PhD levels.

Dinamika gozdne prehranske mreže s poudarkom na življenjski združbi tal

Forest food web dynamics with special emphasis on soil biota

Heikki Setälä

University of Helsinki, Department of Environmental Sciences, Niemenkatu 73, 15140 Lahti, Finska
University of Helsinki, Department of Environmental Sciences, Niemenkatu 73, 15140 Lahti, Finland



Izveček: Dinamiko gozdnih ekosistemov navadno obravnavamo s stališča površinskega dogajanja in procesov, v katerih odigrajo rastline, predvsem drevesa, ključno vlogo pri uravnavanju sistema. Vendar pa so nedavne intenzivne raziskave pokazale, da imajo predvsem organizmi v prehranskih mrežah (*food web*) pod zemljo še veliko večji vpliv na procese v gozdovih, najpomembneje na produktivnost dreves. Glede na to, da predstavlja saprofitski mikrobi, zlasti bakterije in glive, kar 98 % vse biomase v gozdnih tleh, lahko upravičeno pričakujemo njihovo odločilno vlogo pri razgradnji odmrle organske mase in pri sproščanju sicer za rast dreves ključnih, a pogosto v količinah omejenih hranil, dušika in fosforja, v tleh. Ta domneva pa ni nujno resnična in je bila preverjena v mnogih manjših laboratorijskih poskusih. Na podlagi lastnih raziskav, ki so se začele že v osemdesetih letih, bom predstavil dokaze o ključni vlogi talne favne v gozdnih tleh. S hranjenjem s saprofitskimi mikrobi talna favna pravzaprav

spodbuja aktivnost mikrobov in ima tako izjemno velik vpliv na proces razgradnje v tleh. Videli bomo tudi, da talna favna z obžiranjem ektomikoriznih gliv na koreninah vpliva na rast in aktivnost teh gliv in da je ta splet povezav ključen za drevesno rast. Pokazalo se je, da je za podzemelske procese in rast rastlin pomembna pestrost funkcionalnih skupin znotraj talne favne (npr. mikrobivori, ki se hranijo z glivami ali bakterijami, detritivori, plenilci) in ne dejanska biotska pestrost, torej število vrst, skupin. Kljub temu so se posamezne vrste, denimo beli deževnik vrste *Cognettia sphagnetorum*, izkazale za bolj vplivne od drugih, zato jih lahko upravičeno štejemo za ključne vrste gozdnega ekosistema. Odsotnost takih vrst v tleh ima namreč za posledico spremembe v vsebnosti nekaterih za rastline ključnih nutrientov v tleh, kar se odraža tudi na populacijah rastlinojedih žuželk na površju. Zaradi tega je za razumevanje dinamike in stabilnosti gozdnega ekosistema neobhodno potrebno poznavanje pozitivne povratne zanke (*mutualistic feedback apparatus*) med življenjsko združbo tal in površinskimi organizmi.

Abstract: The dynamics of forests are commonly considered from the above-ground point of view, where plants, mostly trees, are believed to play a regulative role. Accumulating amount of evidence suggests, however, that the organisms of the below-ground food webs can pose a strong control over the various phenomena in the forests, most importantly forest productivity. As soil saprophytic microbes, such as fungi and bacteria, comprise up to 98% of the total biomass of the forest soil food webs they are often considered to play a decisive role as affecting the decomposition rate of dead organic matter and liberating growth-limiting nutrients, such as nitrogen and phosphorus, for the uptake by forest trees. This belief is, however, not necessarily true and it has been challenged by a multitude of experiments conducted in small-scale experiments under laboratory conditions. Based on the studies that I have conducted with my research group since late eighties, I will present evidence showing that, by feeding upon soil saprophytic microbes, soil fauna stimulate the activity of soil microbes and thereby pose a strong effect on decomposition processes in forest soils. I will also show that soil fungal-feeding fauna can affect the growth and activity of ectomycorrhizal fungi on the plant roots and that this interaction can be beneficial for tree growth. Results of these studies suggest that it is the functional group (such as fungal feeders, bacterial feeders, detritus feeders, predators) diversity of soil fauna and microbes, rather than species diversity of the two groups, that control below-ground processes and plant growth. However, some species, such as the enchytraeid worm *Cognettia sphagnetorum*, are more influential than others and can deserve the status of a key-stone species in the forest. The absence of such taxa can lead to changes in the nutrient content of plants which can reflect in the performance of plant foliage-eating insects above the ground. It is concluded that to fully understand the dynamics and well-being of forest ecosystems it is essential to recognise that these ecosystems are driven by the mutualistic feedback apparatus existing between soil biota and the organisms living above the ground.

Gozd in gozdna tla

Tipična krajinska značilnost mnogih evropskih držav, vključujoč Slovenijo, so gozdovi. Glede na gozdnatost je Slovenija na tretjem mestu med državami Evropske unije, takoj za Finsko in Švedsko, saj gozdovi pokrivajo skoraj 60 % ozemlja države (poročilo Zavoda za gozdove Slovenije za leto 2004). To pomeni, da je pomen gozdov na območju ne le v ekonomskem izkoriščanju, pač pa v mnogih življenjsko pomembnih ekosistemskih storitvah, kot so na primer regulacija hidrološkega cikla in podnebni razmer, preprečevanje erozije, skladiščenje ogljika ter druge kulturne in rekreacijske storitve.

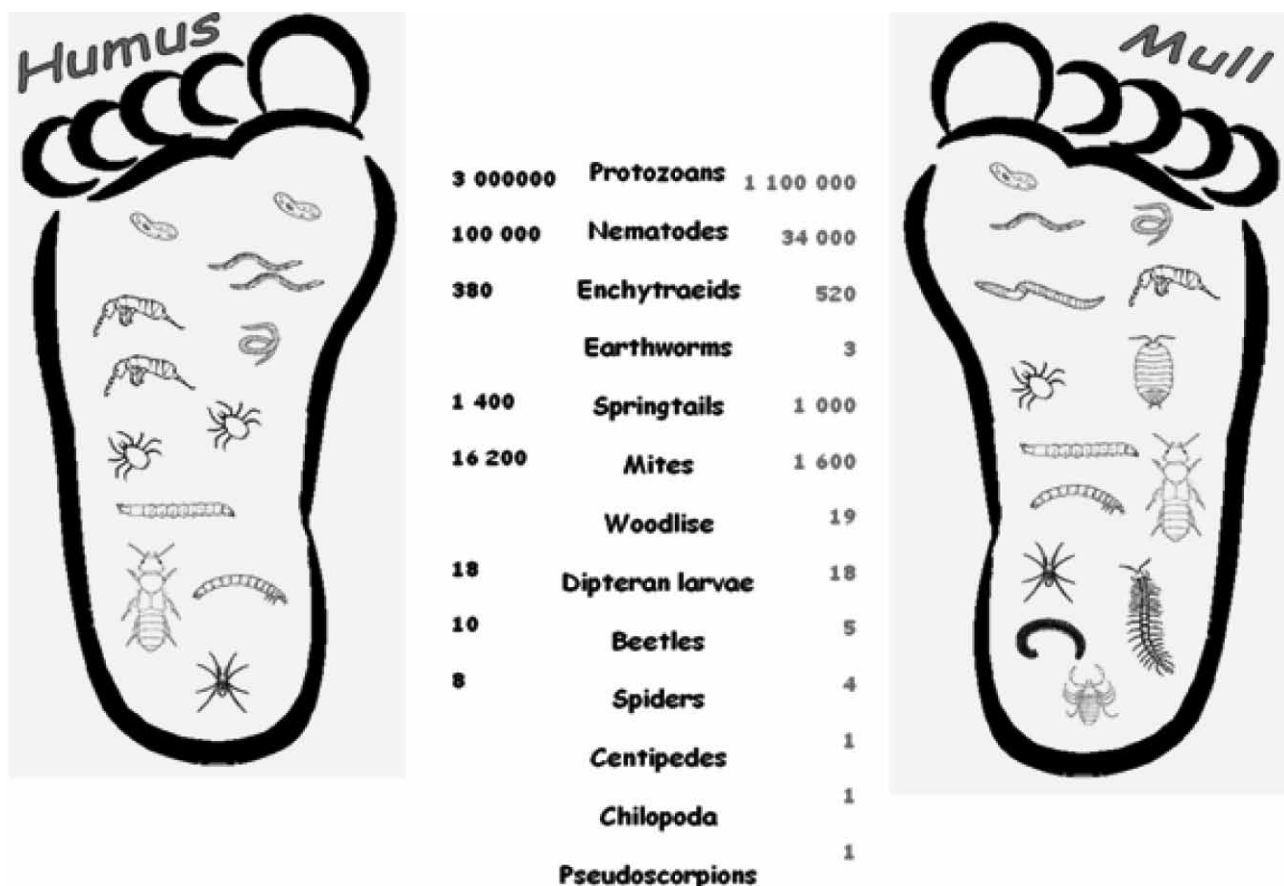
Videz oziroma koncept značilne strukture gozdnega prostora navadno dajejo drevesa in druga večja vegetacija. Vendar pa nam je danes vedno bolj jasno, da je rast drevev in drugih rastlin odvisna od nam nevidnih organizmov. Gre za izjemno bogato in številčno bioto (življenjsko združbo), ki poseljuje gozdna tla (slika 1). Na samo 1 m² gozdnih tal živi na stotisoče majhnih členonožcev (zlasti pršice Acarina in skakači Collembola), na desettisoče deževnikov, zlasti beli deževniki Enchytraeidae, več milijonov glist Nematoda, več deset milijonov praživali Protozoa in nepregledno število mikrobov, gliv in bakterij (Wardle 2005). Ta izjemno številčna združba z veliko biomaso tvo-

ri v gozdnih tleh značilno prehransko mrežo (*food web*) in ima ključno vlogo pri razgradnji organskih snovi in kroženju hranil v gozdnih tleh. Učinki delovanja prehranske mreže gozdnih tal se posledično kažejo na rodovitnosti tal in rasti dreves in druge gozdne vegetacije.

Glede na to se torej kaže povezava med aktivnostjo prehranskih mrež tal in blagostanjem ne le gozdnih ekosistemov, pač pa tudi človeške družbe v državah, bogatih z gozdom. Zaradi tega so vlaganja v raziskave gozdnih tal zlasti v teh državah ključna, še posebej v raziskave zelo aktivne in pestre življenjske združbe gozdnih tal.

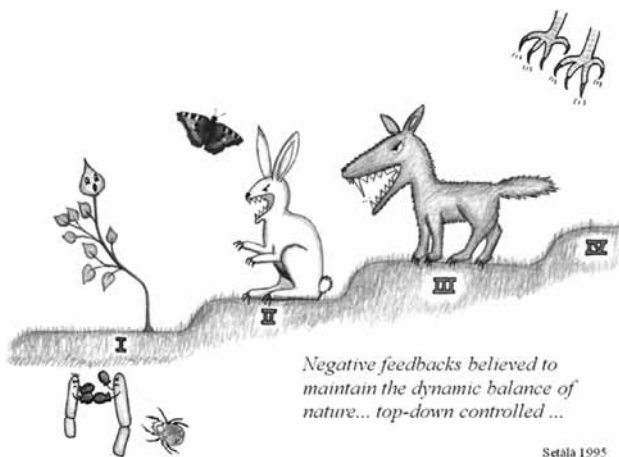
Zakaj je svet zelen?

Lotimo se našega raziskovanja povezave med vidnim (nadzemskim) in nevidnim (podzemskim) svetom v gozdu z vprašanjem, ki so si ga Hairston s sod. (1960) postavili v njihovem imenitnem članku: »Zakaj je svet zelen? (*Why is the world green?*)«. Najočitnejši, čeprav zelo fizikalno-kemijski, odgovor je, ker rastline vsebujejo klorofil, ki odbija zeleni spekter svetlobe. Z ekološkega vidika predstavlja odgovor nekoliko večji izziv. Najpreprostejša razlaga temelji na predpostavki, da mesojedi plenilci uravnavajo populacije rastlinojedcev in tako preprečujejo, da



Slika 1. Številčnost tipičnih talnih živali, ki živijo na površini surovega humusa le ene stopinje človeške noge v iglastem (levo) ali listnatem gozdu (desno). Površina stopinje je ustrezna številki noge 42 (237 cm²).

bi le-ti požrli vse zaloge rastlinske hrane, torej da bi obžrli vso vegetacijo (slika 2). Novejše raziskave pa kažejo, da so se tudi rastline sposobne braniti pred obžiranjem rastlinojedcev s tvorbo strukturnih obrambnih tvorbo (npr. trni) ali s tvorbo kemičnih snovi odvratnega okusa (Futuyma & Slatkin 1983). Kakor koli že, raziskovalci gozdnih tal vidijo vprašanje o zelenosti sveta s povsem drugačne plati: če sta nadzemjska (predvsem rastline) in podzemjska biota (združba gozdnih tal) povezani (rastline so odvisne od hranil, ki se v prsti sprostijo iz prehranske mreže tal, prehranska mreža tal pa se napaja z energijo iz rastlin), potem barvo planeta uravnava aktivnost milijard majhnih organizmov v tleh. To trditev bom skušal osvetliti s skokom v preteklost, kjer si bomo ogledali, kako se je pojavila ideja o mehanizmu pozitivne oziroma mutualistične povratne zanke (*mutualistic feedback apparatus*) med rastlinami in talno bioto. Primere za to osvetlitev bom črpal iz rezultatov lastnih raziskav (od leta 1988 dalje), ne zato ker bi bili boljši ali relevantnejši od drugih študij, pač pa zato, ker tvorijo jasen kronološki razvoj raziskav, iz katerih je mogoče izluščiti jedrnat in poučno zgodbo, ki si jo bomo ogledali v nadaljevanju.



Slika 2. Tradicionalni vidik uravnavanja primarne produkcije (rast rastlin). Velike zveri (raven III) uravnavajo populacijsko rast svojega plena (rastlinojedi; raven II) in tako preprečujejo preveliko obžiranje rastlin (raven I). Pri tem je bila prisotnost življenjskih združb v tleh sicer znana, vendar njihova vloga pri vzdrževanju »zelenega sveta« ni bila prepoznana kot pomembna.

Kako se je vse začelo?

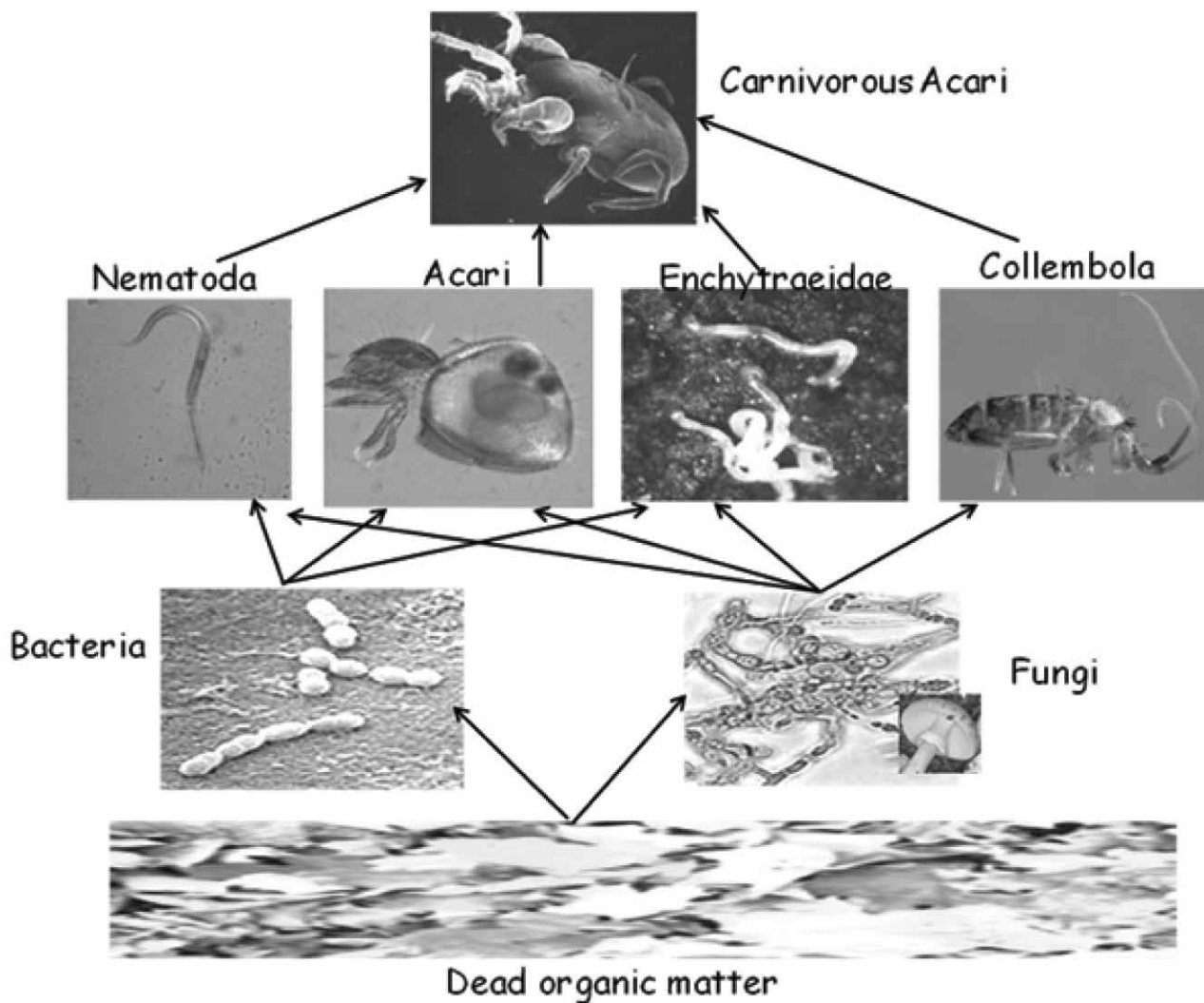
Da kakovost prsti pomembno vpliva na produktivnost danega območja, je že stoletja znano dejstvo. Že pred več kot 100 leti so znanstveniki ugotovili, da rodovitnost prsti ni le odvisna od fizikalno-kemijskih lastnosti (Coleman & Hendrix 2000), marveč tudi od kvantitete in kvalitete življenjske združbe tal, zlasti **talnih mikrobov** (bakterije in glive). Za boljšo rast rastlin je zato ključno, da sta kvan- titeta in kvaliteta virov za talne mikrobov v tleh optimalni. Na kmetijskih površinah zato kmetje puščajo rastlinske

ostanke po žetvi na poljih ali dodajajo organski material v tla z gnojenjem. Šele stoletje pozneje so ugotovili, da na rastlinsko rast ne vplivajo le mikrobi, pač pa ima pomembno vlogo tudi **večja biota v prsti (large soil biota)**. Med prvimi, ki so opozorili na pomen talne favne, je bil tudi Charles Darwin. Opozoril je, da pri razgradnji organskega opada v sadovnjakih pomembno sodelujejo deževniki, ki mešajo organski material s prstjo in tako izboljšujejo strukturne lastnosti prsti v prid boljše rasti dreves (Darwin 1881).

Razvoj talne biologije in ekologije po Darwinu pa je bil razmeroma počasen, še zlasti v primeru ekologije gozdnih tal. Šele v zgodnjih sedemdesetih letih prejšnjega stoletja se je, zahvaljujoč novim metodam za ocenjevanje biomase talnih mikrobov, začela nova doba ekoloških raziskav gozdnih tal. To dobo lahko imenujemo »energetska doba v talni ekologiji«, saj je bil poudarek na izračunih biomase in aktivnosti v prehranskih mrežah tal. Izsledki različnih raziskav so pokazali, da predstavlja združba talnih mikrobov kar okoli 98 % vse biomase in energetske aktivnosti v celotni detritski prehranski verigi oziroma mreži. Poleg tega so domnevali, da kljub manjšemu deležu celotne biomase talna favna porabi večji del letne mikrobne produkcije, ki se odraža v zelo številčnih populacijah organizmov v tleh (Anderson 1977). Z drugimi besedami, stopnjo in velikost vpliva tal na hitrost kroženja rastlinskih hranil vsaj teoretično določa talna favna, ki se hrani z mikrobi. To je bil tudi začetek naslednje dobe raziskav prehranskih mrež v tleh, ki so poudarile pomen različnih talnih živali pri uravnavanju dinamike gozdnih tal in celotnega gozdnega ekosistema (Bardgett & Wardle 2010) (slika 3).

Kaj talni organizmi delajo? Eksperimentalni pristop

Raziskave vloge talnih organizmov v procesih pod zemljo predstavljajo svojevrsten izziv zaradi skrivnostne narave biote gozdnih tal in izjemno majhnih organizmov v njej (premer talnih bakterij in širina glivnih micelijev v tleh je le okoli 3 µm, dolžina večine talnih živali pa ne presega 1 mm). Da bi prešli te praktične ovire, se je kot učinkovit pristop pri eksperimentalnem manipuliranju s strukturo talnih prehranskih mrež izkazal t. i. pristop mikrokozmosov. Mikrokozmosi so majhne (navadno približno 1 dl; slika 2) posodice s prstjo (predhodno navadno sterilizirano), v katerih se vzpostavi talna združba (slika 4). Na primer, za raziskavo vloge talne favne v dinamiki ogljika in hranil v tleh iglastega gozda smo vzpostavili mikrokozmos s sterilnim humusnim materialom na dnu posodice in opadom (iglice, listje) na vrhu (Setälä s sod. 1988). V polovico pripravljenih mikrokozmosov smo vnesli le zasevek talnih mikrobov (saprofitske glive in bakterije), v drugi polovici



Slika 3. Zelo poenostavljena shema prehranske mreže tal. Smer pretoka hranil in energije, ki v celoti izvira iz odmrle organske mase, je označena s puščicami. Saprofitski mikrobi (baterije in glive) predstavljajo okoli 98 % vse žive biomase v tleh. Ti so hrana mikrobiovorov, npr. gliste (Nematoda), pršice (Acari), beli deževniki (Enchytraeidae) in skakači (Collembola), ki tvorijo pestro združbo mikrobiovore favne. Kljub veliki pestrosti, pa mikrobiovori predstavljajo le majhen odstotek celokupne biomase tal. Upoštevati je treba tudi, da se nekatere živalske vrste v talni favni lahko prehranjujejo tudi neposredno z odmrlo organsko maso (označeno s prekinjeno puščico).

pa je zasevek poleg mikrobov vseboval tudi tipične predstavnike talne favne, ki se hranijo z mikrobi (t. i. mikrobiovori). Že kmalu po začetku poskusa se je jasno izkazalo, da ima talna favna kljub manjši biomasi v primerjavi z mikrobi odločilno vlogo pri povečevanju mineralizacije ogljikovih (merjeno s produkcijo CO_2) in dušikovih spojin (kvatificiranje NH_4 , ki se izlučuje iz prsti) (Huhta s sod. 1988, Setälä s sod. 1988). Da je prisotnost talne favne (beli deževniki, pršice in skakači) ključna pri uravnavanju količine ogljika in hranil (dušik in fosfor) v tleh, se je potrdilo v prek enega leta trajajočem poskusu z mikrokozmosi (Setälä s sod. 1990). V tem poskusu nismo simulirali le heterogenosti in strukturne kompleksnosti gozdnih tal, pač pa tudi sezonske cikle, torej zimo in poletje.

Z rezultati različnih raziskav tako na mikro- kot makronivoju smo potrdili, da talne živali zaradi prehranjevanja z mikrobi močno vplivajo na dinamiko dušika in fosforja

v tleh borealnega gozda (Setälä s sod. 1988, Huhta s sod. 1990, Setälä s sod. 1991). Iz tega smo sklepali, da so očitno hranila, ki jih sprosti talna favna v gozdna tla, takoj dostopna gozdnim rastlinam. Posledično je razvoj evolucije poskusov na tem področju vodil v razvoj t. i. »miniekosistemov«, ki so vsebovali tudi rastline. Konec osemdesetih let smo tako ustvarili prvi miniekosistem (Setälä & Huhta 1990). Skušali smo preveriti hipotezo, ali kalice gozdnih dreves rastejo hitreje v sistemih z različnimi tipi talne favne kot pa v sistemih brez le-te. Ob prisotnosti talnih živali v prsti so kalice puhaste breze (*Betula pubescens*) rasle dvakrat hitreje in imele boljše preživetje v primerjavi s prstjo, v kateri so bili prisotni samo mikrobi (Setälä & Huhta 1990, Laakso & Setälä 1999a). Koncentracija dušika v brezovih listih je bila za kar 200 % višja ob prisotnosti talne favne v tleh. To je jasni kazalnik pozitivnega vpliva talnih živali na rast dreves zaradi povečanega kroženja

hranil in večje dostopnosti sicer v količinah omejenih hranil za rastline v miniekosistemih (slika 5).



Slika 4. Tipični poskusni mikrokosmosi (v velikosti čajne skodelice, pribl. 3 dl) uporabljeni v ekoloških raziskavah procesov v tleh. Med poskusom so mikrokosmosi neprodušno zaprti, kar omogoča natančne meritve, zlasti plinov, ki se sproščajo iz prsti. Cevke na dnu posodic služijo odvajanju vode, ki pronica skozi prst v mikrokosmosu. Inkubacija mikrokosmosov poteka v komorah z določenimi svetlobnimi in temperaturnimi pogoji.

Vpliv prehranske mreže na rast drevja

Treba se je zavedati, da biomasa talne favne v tleh borealnega gozdnega ekosistema predstavlja le 1–5 % vse biomase v detritski prehranski mreži, preostalo so glive in bakterije (Persson s sod. 1980). Zaradi tega je kar presenetljivo, da skoraj zanemarljivo majhna biomasa talne favne tako pomembno vpliva na rast rastlin ne le s svojo prisotnostjo, temveč tudi s sestavom. Na ta vprašanja so odgovorili poskusi v miniekosistemih s kalicami dreves, v katerih smo spreminjali kompleksnost sestave talne favne, torej prisotnost/odsotnost bakterijskih plenilcev, glivnih plenilcev, detritivorov in končnih plenilcev (Laakso & Setälä 1999 a,b). Izkazalo se je, da rast drevesnih kalic ni bila odvisna od prisotnosti končnih plenilcev (npr. plenilskih pršic), pač pa od sestave talne favne na nižjih prehranskih ravneh. Na primer, odstranitev glivnega ali bakterijskega plenilca se je jasno odrazila na nižji produkciji biomase drevesnih kalic (Laakso & Setälä 1999a). Pri tem so imele ključno vlogo celo nekatere posamezne živalske vrste. Ob odsotnosti vrste belega deževnika *Cognettia sphagnetorum* v kisljih gozdnih tleh sta se na primer rast drevesnih kalic in njihova sposobnost črpanja hranil iz prsti izrazito zmanjšali (Laakso & Setälä 1991a, Setälä 2002, Liiri s sod. 2002). Ti majhni in komaj opazni deževniki so v tleh namreč lahko izjemno številni, navadno nekaj 10.000 osebkov na m² tal. Gre namreč za vrsto, ki se glede na svojo omnivoro (vsejedo) naravno prehranjuje z zelo različnimi viri (npr. mikrobi, detritom, drugimi živalmi ipd.), zaradi česar gre za zelo pomembnega razgrajevalca v gozdnih tleh. Upravičeno

lahko sklepamo, da gre celo za ključno vrsto borealnega gozdnega ekosistema!



Slika 5. Rezultat rasti kalic navadne breze (*Betula pendula*) v poskusnih posodah na koncu poskusa po dveh rastnih sezonah. Kalica na levi je rasla v sistemu z normalno oziroma pestro talno favno in saprofitsko mikrobno združbo, kalica na desni pa na enaki prsti, vendar brez talne favne. Rastlinam na sliki smo pred fotografiranjem odstranili plastični obroč poskusne posode.

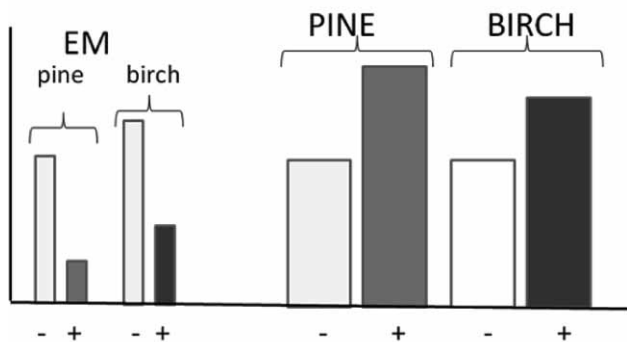
Vrstna pestrost in produktivnost gozda

Ob povečanem upadanju biotske pestrosti zaradi globalnih podnebnih sprememb in drugih vplivov človeka (Millennium Ecosystem Assessment 2005) se poraja pomembno vprašanje, ali ima izginjanje vrst lahko za posledico tudi izgubo različnih življenjsko pomembnih funkcij ekosistema, ki so vezane na organizme (Hooper s sod. 2005). Na primer, ali je večina ali celo vse vrste v tleh ključnega pomena za učinkovito in trajnostno delovanje borealnega gozdnega ekosistema? Glede na to, da se je izkazalo, da je rast dreves in gozda izjemno občutljiva na biotsko sestavo prehranske mreže tal, lahko pričakujemo, da bo posledično produktivnost gozda odvisna od števila vrst oziroma biotske pestrosti v združbi gozdnih tal. Ker je to domnevo praktično nemogoče testirati na terenu v naravnih razmerah, je bilo treba zopet poseči po laboratorijskih miniekosistemskih poskusih, da ugotovili povezavo med vrstno pestrostjo in delovanjem ekosistema.

Upošteva izkušnje iz preteklih tovrstnih študij z uporabo miniekosistemov, s katerimi simuliramo naravne razmere, smo pripravili vrsto različnih poskusnih miniekosistemov, kjer smo spreminjali število vrst talnih členonožcev (1 do

50 vrst v Liiri s sod. 2002; 0 do 8 vrst v Laakso & Setälä 1999a) in talnih saprofitskih gliv (0 do 48 vrst; Setälä & MacClean 2004). Poskus smo izvajali dovolj dolgo, da se je v poskusnih posodah vzpostavila združba z bolj ali manj naravnimi gostotami vrst in da sta se razvili vsaj dve generaciji v populaciji vsake vrste. Rezultati so bili dokaj jasni in nedvoumni: čeprav talne živali pospešujejo proces razgradnje v tleh in izboljšujejo rast rastlin (v našem primeru kalic puhaste breze) ter njihovo preskrbo hranili, je imelo samo število vrst – vrstna pestrost – zelo malo ali nič učinka na merjene dejavnike. Ta dejanska odvečnost dodatnih vrst v sistemu gre domnevno na račun generalističnega oziroma omnivorega načina prehranjevanja večine živalskih in mikrobnih vrst v tleh. V strukturno kompleksnem trodimenzionalnem svetu borealnih gozdnih tal organizmi pač ne morejo biti pretirano izbirčni glede prehranskih virov. Zato se prehranjujejo z vsem užitnim, na kar naletijo (Setälä s sod. 2005).

Kljub temu da število vrst v življenjski združbi tal očitno ni pomemben kazalnik ekosistemske aktivnosti, je treba poudariti, da imajo nekatere vrste, denimo zgoraj omenjena vrsta belega deževnika *Cognettia sphagnetorum*, verjetno večji vpliv kot druge. Glede na trenutno znana dejstva lahko tako sklepamo, da na primarno produkcijo in kroženje hranil v gozdnih ekosistemih bolj vpliva vrsta sestava kot pa biotska pestrost oziroma število vrst v združbi tal.



Slika 6. Vpliv talne favne na biomaso ektomikoriznih gliv (EM) in rast kalic rdečega bora (*Pinus sylvestris*; PINE) in navadne breze (*Betula pendula*; BIRCH) v poskusu z miniekosistemi (Setälä 1995). Tanjši stolpci na levi prikazujejo biomaso ektomikoriznih gliv, širši stolpci na desni pa rast drevesnih kalic. Na X-osi so označeni sistemi brez talne favne (-) in s talno favno (+). Čeprav je imela talna favna izrazit negativni vpliv na količino biomase ektomikoriznih gliv (levo), je bil učinek talne favne na rast drevesnih kalic še vedno očitno pozitiven (desno).

Zadrega manjkajočega člana

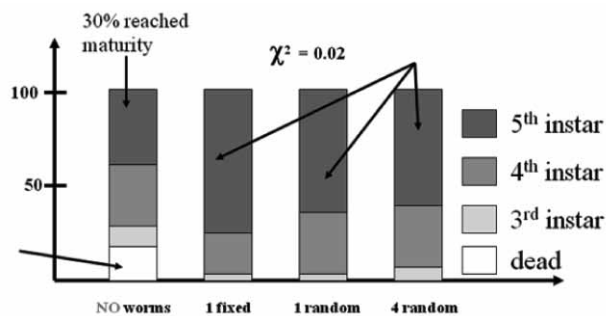
Med iskanjem ključnih točk v talni združbi, ki uravnava rast v gozdu, smo doslej pozabili na izjemno pomembno skupino talnih organizmov, mikorizne glive. Znano je na-

mrež, da te glive s svojimi mutualističnimi oziroma simbiotskimi povezavami z višjimi rastlinami, vključujoč drevesa, ključno vplivajo na uspešnost in preživetje gostiteljskih rastlin (Allen 1991). Poleg tega mikorizne glive predstavljajo pomemben vir hrane za množico vrst v talni favni. Očitno je torej, da so dosednji poskusi pravzaprav izpustili ključni del prehranske mreže tal iz obravnave, ki je morda celo najpomembnejši dejavnik v gozdnem ekosistemu.

Kljub odsotnosti mikoriznih gliv so dosednji poskusi pokazali, da talna favna povečuje sproščanje hranil v tleh in s tem spodbuja rast rastlin v miniekosistemi. Nasprotno pa lahko ob dejstvu, da se veliko talnih živali pravzaprav tudi hrani z mikoriznimi glivami (Ek s sod. 1994, Harris & Boerner 1990), upravičeno pričakujemo celo celokupno negativen vpliv talne favne na rastlinsko rast prek odžiranja za rastlino življenjsko pomembnega glivnega partnerja. Da bi to hipotezo testirali, smo zopet uporabili miniekosistemski pristop (Setälä & Huhta 1990). Tokrat smo v polovico sistemov dodali raznolik nabor ektomikoriznih gliv, preostala polovica pa je bila brez le-teh. V ta dva sistema s kalicami navadne breze (*Betula pendula*) ali rdečega bora (*Pinus sylvestris*) smo dodali običajno združbo talne favne, del pa je ostal brez le-te (Setälä 1995, Setälä s sod. 1997).

Po dveh rastnih sezonah rastlin v miniekosistemi smo ugotavljali 1) rastlinsko biomaso in koncentracijo hranil, 2) količino ektomikoriznih gliv na koreninah in 3) strukturo in biomaso razgrajevalcev v tleh (saprofitski mikrobi in talna favna). Ne glede na rastlinsko vrsto je bila količina ektomikoriznih gliv na koreninah izrazito manjša, če je bila v prsti prisotna talna favna. To kaže na dejstvo, da so se talne živali prehranjevale in učinkovito odstranjevale ektomikorizne glive iz sistema med poskusom (Setälä 1995, Setälä s sod. 1997). Presenetljivo pa odstranjevanje ektomikoriznih gliv ni pomembneje vplivalo na rastlinsko rast. Še več, rastline so rasle precej bolje v sistemih s prisotno talno favno in v katerih je bila biomaso ektomikoriznih gliv posledično zmanjšana (slika 6; Setälä 1995, Setälä s sod. 1997). Te nepričakovane ugotovitve so vodile v oblikovanje nove podmene: obžiranje mikoriznih gliv s strani talne favne ne vpliva na funkcionalnost odnosa rastlina – gliva vse dotlej, dokler so pozitivni učinki prehranjevanja talnih živali s saprofitskimi mikrobi (in s tem sproščanja hranil v tla) večji od učinkov zmanjševanja biomase ektomikoriznih gliv (Setälä 1995). Prav tako je mogoče, da talne živali z obžiranjem ektomikoriznih gliv pravzaprav odstranjujejo stare in neaktivne dele glivnega micelija ter tako stimulirajo aktivnost preostalih mlajših delov micelija. To pravzaprav podpira idejo, da sama količina biomase ni tako pomembna v primerjavi z aktivnostjo določene skupine organizmov, kar ima šele vpliv na delovanje ekosistemov (Persson 1980). Glede na to niti ni več tako

presenetljivo, da ima talna favna kljub svojemu majhnemu deležu biomase v prehranski mreži tal tako velik vpliv na rast v gozdovih.



Slika 7. Učinek strukture združbe talne favne na preživetje in rast gosenic zeljne sovke (*Mamestra brassica*), ki so se hranile z listi perzijskega jeticnika (*Veronica persica*). Stolpci ponazarjajo deleže različnih razvojnih stadijev gosenic po treh tednih trajanja poskusa. Struktura talne favne je opisana na X-osi: NO worms (le mikrobi in talna mikrofavna), 1 fixed (enaka življenjska združba kot prej, vendar z dodano eno vrsto deževnika), 1 random (po ena a različne vrste deževnikov dodane na poskusno posodo), 4 random (pester, a raznolik nabor deževniških vrst). V posodi brez deževnikov je približno 15 % gosenic poginilo med samim poskusom (označeno s puščico), medtem ko v poskusih z dodatnimi deževniki do poginjanja ni prišlo. V sistemih z deževniki se je kar 70 % gosenic razvilo do zadnje razvojne faze, medtem ko se je v sistemu brez deževnikov do zadnje razvojne faze razvilo le 30 % gosenic.

Odras površinskih potrošnikov

Iz ugotovitev raziskav, ki smo si jih ogledali, se kaže vloga povezav v prehranski mreži, torej »kdo je koga«, odločilna pri uravnavanju drevesne rasti in posledično celotne produktivnosti gozda. Prehranska mreža tal torej izboljšuje razpoložljivost hranil (zlasti dušika in fosforja) za rastline v tleh (Setälä 2002). Na podlagi tega lahko sklepamo, da povečane koncentracije hranil v rastlinskem tkivu (npr. Setälä & Huhta 1990) vsaj potencialno vplivajo tudi na rast in preživetje nadzemnih rastlinojedov. Znano je namreč, da so koncentracije hranil v listih izjemno pomembne za rast tako vretenčarskih kot nevretenčarskih potrošnikov (White 1993).

Tovrstnih raziskav s povezavami z nadzemnimi potrošniki v gozdnih ekosistemih ni. Zato si bom za ilustracijo na tem mestu izposodil rezultate raziskave v rastlinjaku na primeru travniške prsti, dveh rastlinskih vrst, deževnikov (gradient pestrosti deževnikov in brez deževnikov) in gosenic zeljne sovke *Mamestra brassicae* (Newington s sod. 2004). V poskusu smo skušali s spreminjanjem strukture deževniške združbe vplivati na produkcijo rastlinske biomase in koncentracijo hranil v listih rastlin ter ugotavljati, kako se to odraža na rasti in preživetju gosenic, ki se hranijo s temi listi. Z rezultati tega dokaj dolgotrajnega poskusa (kar dve rastni sezoni rastlin) smo potrdili naslednje hipo-

teze: 1) sestav prehranske mreže tal je imel očiten vpliv na vsebnost nitrata v prsti, 2) povečano vsebnost nitrata so izkoristile rastline s produkcijo listov z večjo koncentracijo dušika in 3) rast in preživetje gosenic sta bila odvisna od kakovosti listov. Pokazali smo na jasno povezavo med sestavom prehranske mreže tal in njenim učinkom na nadzemeljske rastlinojede, pri čemer vlogo posrednika odigrajo rastline. Ni še raziskano, ali takšne povezave obstajajo tudi v iglastih gozdovih, vendar je zelo verjetno, da je podoben vzorec povezav prisoten v različnih kopenskih ekosistemih.

Sklepi

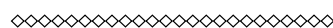
Glede na veliko biomaso razgrajevalskih mikrobov, bakterij in gliv v tleh je tradicionalno prevladovalo mnenje, da so prav mikrobi glavni dejavnik pri razgradnji in mineralizaciji organskega materiala v gozdnih tleh. Raziskave zadnjih 30 let pa so pokazale, da pri razgradnji ni ključna le celokupna biomasa, pač pa tudi aktivnost razgrajevalcev, ki uravnava proces razgradnje. Poudariti je treba, da sta bili v zadnjem času večje pozornosti deležni tako kvantiteta kot kvaliteta prehranskih odnosov znotraj prehranske mreže tal, torej kdo je koga. Izkazalo pa se je tudi, da ti odnosi niso pomembni le za razumevanje procesov v tleh, torej pod zemljo, temveč da se učinki odražajo tudi v nadzemeljskem delu ekosistema. Cela vrsta opravljenih manjših poskusov je tako tlakovala pot razvoju celostnega koncepta pozitivne povratne zanke prst-rastlina (*soil-plant mutualistic feedback apparatus*; Wardle et al. 2004). Posledično se kaže dejstvo, da dejavnikov gozdne prehranske mreže ni mogoče več razumeti brez poznavanja očem nevidnega dogajanja pod zemljo. V praksi to pomeni, da je treba gozdnogojitvene ukrepe za povečevanje pridelave lesa (npr. gnojenje ali sečnja) nujno ovrednotiti s stališča prehranske mreže tal. Na primer, če je ključna vrsta v tleh z večinskim vplivom na mineralizacijo dušika občutljiva na posipavanje kislih gozdnih tal z apnom, lahko tak ukrep (zniževanje zakisanosti oziroma nevtralizacija pH tal) negativno vpliva na rast dreves zaradi zmanjšane mineralizacije dušika, kot posledica omejene aktivnosti ključne vrste. Dinamika gozdnega ekosistema je namreč tesno prepletena z dinamiko prehranskih mrež v tleh, kar je dejstvo, ki ga ne smemo spregledati, saj je človeška družba neobhodno odvisna od gozdnih virov, tako ekonomskih kot duševnih.

VIRI

- Allen M. F. (1991): The ecology of mycorrhizae. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Anderson J. M. (1977): The organization of soil animal communities. V: U. Lohm in T. Persson (ur.), Soil organisms as components of ecosystems, Proc. VI Int. Soil Zoology Colloquium. Ecological Bulletins (Stockholm), 25: 15–23.
- Bardgett R. D. in Wardle D. A. (2010): Aboveground – belowground linkages. Biotic interactions, ecosystem processes, and global change.

- Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford
- Darwin C. (1988): The formation of vegetable mould, through the action of worms, with observations of their habits. London: John Murray, 1881
- Coleman D. C. (1996): Energetics of detritivory and microbivory in soil in theory and practice. V: G. A. Polis in K. O. Winemiller (ur.), Food webs: Integration of patterns and dynamics. Chapman and Hall, New York, pp. 39–50.
- Coleman D. C., and P. F. Hendrix (Eds.) (2000): *Invertebrates as Webmasters in Ecosystems*, CAB International, Wallingford, UK 336 pp.
- Ek H., Sjögren M., Arnebrandt K., Söderström B. (1994): Extramatrical mycelial growth, biomass allocation and nitrogen uptake in ectomycorrhizal systems in response to collembolan grazing. *Appl. Soil Ecol.* 1: 155–169
- Futuyma, Douglas J., Montgomery Slatkin (1983): *Coevolution*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Hairston N. G., Smith F. E. & Slobodkin L. B. (1960): Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94: 421–5.
- Harris K. K. in Boerner R. E. J. (1990): Effects of belowground grazing by Collembola on growth, mycorrhizal infection, and P uptake by *Geranium robertianum*. – *Plant Soil* 129: 203–210.
- Hooper D. U., Chapin III F. S., Ewel J. J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J. H., Lodge D. M., Loreau M., Naem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A. J., Vandermeer J., Wardle D. A. (2005): Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge and needs for future research. – *Ecological Monographs* 75: 3–35.
- Huhta V., Setälä H. in Haimi J. (1988): Leaching of N and C from birch leaf litter and raw humus with special emphasis on the influence of soil fauna. – *Soil Biol. Biochem.* 20: 875–878.
- Laakso J. in Setälä H. (1999a): Sensitivity of primary production to changes in the architecture of belowground foodwebs. – *Oikos* 87: 57–64.
- Laakso J. in Setälä H. (1999b): Population and ecosystem-level consequences of predation on microbial feeding nematodes. – *Oecologia* 120: 279–286.
- Liiri M., Setälä H., Haimi J., Pennanen T. in Fritze H. (2002): Relationship between soil microarthropod species diversity and plant growth does not change when the system is disturbed. – *Oikos* 96: 137–149.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005): *Ecosystems and Human Well-being*. Island Press, Washington DC.
- Newington J. E., Setälä H., Bezemer T. M. in Jones T. H. (2004): Leaf-chewer performance is affected by earthworm community composition. – *Functional Ecology* 18: 746–751.
- Persson T., Clarholm M., Lundkvist H., Söderström B., Söhlenius B. (1980): Trophic structure, biomass dynamics and carbon metabolism in a Scots pine forest. V: Persson T. (ur.) *Structure and function of northern coniferous forest – an ecosystem study*. Ecol Bull (Stockholm) 23: 419–459
- Setälä, H. (1995): Growth of Birch and Pine seedlings in relation to grazing by soil fauna on ectomycorrhizal fungi. – *Ecology* 76: 1884–1851.
- Setälä H. (2002): Sensitivity of ecosystem functioning to changes in trophic structure, functional group composition and species diversity in below-ground food webs. – *Ecol. Res.* 17: 207–215.
- Setälä H. in Huhta V. (1990): Evaluation of the soil fauna impact on decomposition in a simulated coniferous forest soil. – *Biol. Fertil. Soils* 10: 163–169.
- Setälä H. in Huhta V. (1991): Soil fauna increase *Betula pendula* growth: Laboratory experiments with coniferous forest floor. – *Ecology* 72: 665–671.
- Setälä H. in MacLean M. A. (2004): Decomposition of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. – *Oecologia* 139: 98–107
- Setälä H., Haimi J. in Huhta V. (1988): A microcosm study on the respiration and weight loss in birch litter and raw humus as influenced by soil fauna. – *Biol. Fertil. soils* 5: 282–287
- Setälä H., Martikainen E., Tyynismaa M. in Huhta V. (1990): Effects of soil fauna on leaching of nitrogen and phosphorus from experimental systems simulating coniferous forest floor. *Biol. Fertil. Soils* 10: 170–177.
- Setälä H., Tyynismaa M., Martikainen E. in Huhta V. (1991): Mineralisation of C, N and P in relation to decomposer community structure in coniferous forest soil. – *Pedobiologia* 35: 285–296.
- Setälä H., Rissanen J. in Markkola A. (1997): Conditional outcomes in the relationship between pine and ectomycorrhizal fungi in relation to biotic and abiotic environment – *Oikos*:80:112–122.
- Setälä H., Berg M. in Jones T. H. (2005): Trophic Structure and Functional redundancy in Soil Communities. V: Bardgett, R. D., Hopkins D. in Usher M. (ur.) *Biological Diversity and Function in Soils*. Cambridge University Press, Cambridge UK, pp.236–249.
- Wardle D. (2002): *Communities and ecosystems. Linking the above-ground and belowground components*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Wardle D., Bardgett R., Klironomos J., Putten W. van, Setälä H. in Wall D. (2004): Linkages between aboveground and belowground biota: community- and ecosystem-level implications. – *Science* 304: 1629–1633.
- White T. R. C. (1993): *The Inadequate Environment. Nitrogen and the Abundance of Animals*. Springer-Verlag, New York, USA.

Prevedel Al Vrezec



Forest and forest soils

A typical feature of many of the European landscapes, including Slovenia, is forests. In terms of relative forest cover Slovenia – with a forest cover of close to 60 % of the national territory – is third in the European Union, after Finland and Sweden (report of the Forest Service of Slovenia for 2004). This makes forest to be of utmost importance not only for economic purposes but also in the provision of many life-supportive ecosystem services, such as regulation of hydrological cycles and climate, erosion control, storage of carbon and provision of cultural and recreation services.

It is commonly the visual and conspicuous structures such as trees and other larger vegetation that conceptualizes forests. However, it is becoming increasingly evident that the growth and well-being of forest trees and other plants is influenced by organisms invisible to the eye: the tremendously rich and abundant biota living beneath our feet in soils (Fig. 1). An area of 1 m² of forest soil commonly contains hundreds of thousands of microarthropods (soil mites and collembolas), tens of thousands of enchytraeid worms, millions of nematodes, tens of millions of protozoans and an uncountable number of soil microbes, fungi and bacteria (Wardle 2002). Consequently, due to their abundance and relatively large biomass it appears likely that these biota – comprising the forest soil food web – should have a role in affecting the break-down of soil organic matter and, in particular, stimulating nutrient dynamics in forest soils.

This, in turn, should enhance the fertility of the site and enhance the growth of the trees and other forest vegetation.

As written above there appears to be a link between the activity of soil food webs and the well-being of not only the forest ecosystem but potentially also that of the human society in forested countries. There is therefore a good reason to invest research resources to studying forest soils – particularly their active and biodiverse biota.

Why is the world green?

A convenient way to start tackling with the linkages between the visible (aboveground) and invisible (belowground) part of the forest is to repeat the question that Hairston et al. (1960) posed in their famous article: »Why is the world green?« A plausible, although purely a physico-chemical answer is, for sure, that (forest) plants contain chlorophyll which reflects green colour. From an ecological perspective the question is more challenging. A common explanation to the »why is the world green« dilemma bases on the assumption that predators control herbivore populations and thereby prevent the latter from over-consuming their food resource, i.e. vegetation (Fig. 2). Moreover, more recent studies have shown that plants can also defend

themselves against herbivores by producing structural defences (thorns etc.) and bad tasting chemical compounds (Futuyma & Slatkin 1983). However, a soil ecologist sees the question from a different perspective: As the biota living above the ground (mostly plants) and below the ground (soil biota) must be interlinked (plants are dependent on nutrients liberated by soil food webs and soil food webs rest on energy deriving from the plants), the colour of our planet may well be controlled by the activities of the myriads of tiny soil-inhabiting organisms. To shed more light on this statement I will make a historical trip to the past and explore the events that have led to the emergence of the idea of the mutualistic feedback apparatus between plants and soil biota. I will take most of the examples from my own studies (from 1988 onwards) – not because they are better or more relevant than other studies but because they form a clear, chronological flow of studies which, hopefully, make a concise and educative story to be followed.

How this all started?

It has been known for centuries that soil quality is an important factor affecting productivity of a given site. Scientists over hundred years ago detected that soil fertility is not

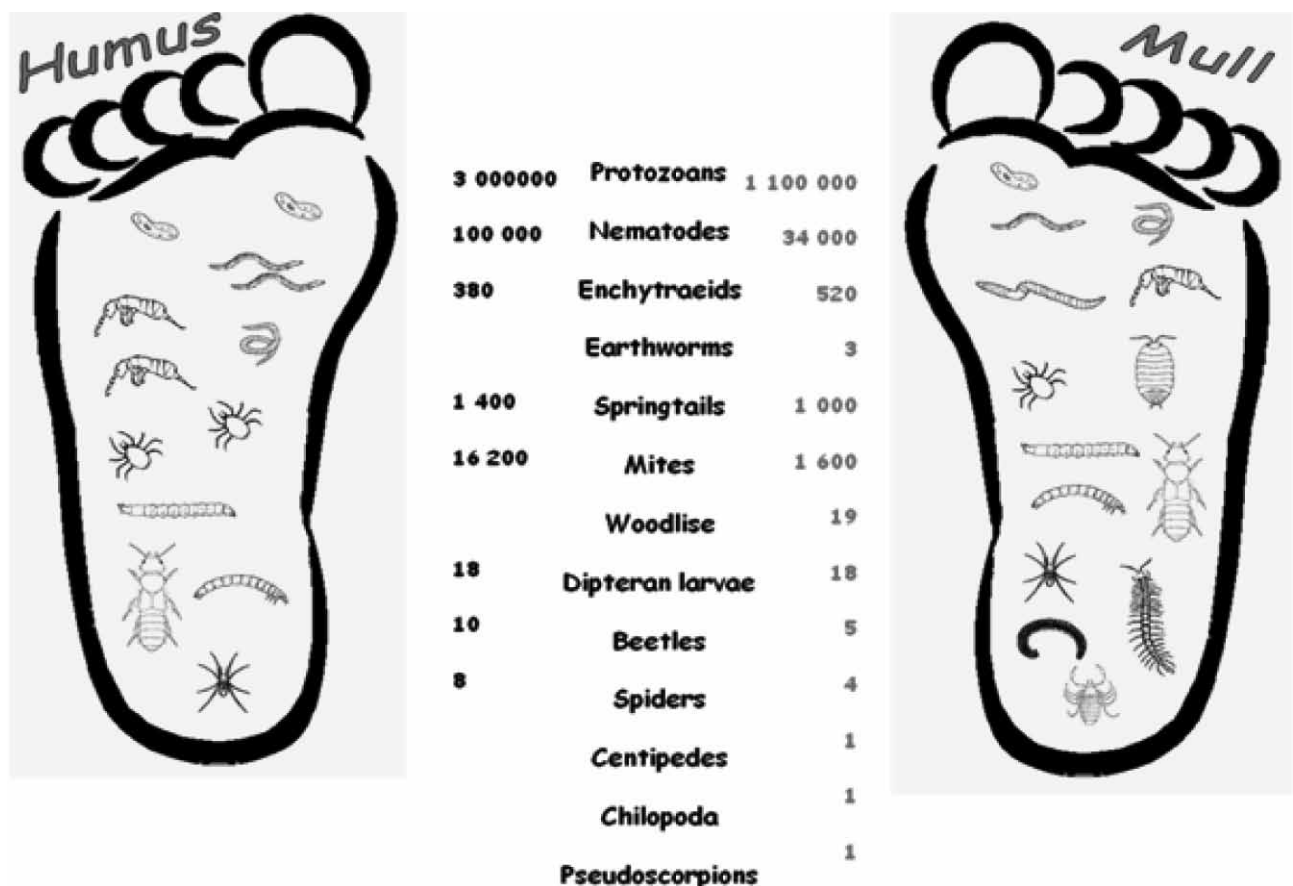


Figure 1. The number of typical soil animals living underneath our feet in the raw humus (coniferous forest) soil (left) and in the mull (deciduous forest) soil. The size of the foot is number 42 (237 cm²).

only governed by soil chemistry and physics (Coleman & Hendrix 2000) but that also the quantity and quality of soil biota, **mostly soil microbes** (bacteria and fungi), may play a role. It was also recognized that to improve plant growth the farmer/forester should ascertain that the quality and quantity of resources for soil microbes in the soil is optimal. This was realized by leaving crop/cutting residues after harvesting or adding organic material in the soil. That it is not microbes alone but also **larger soil biota** that influence plant growth was understood a bit later, about a century ago. Charles Darwin himself was among the first to report that soil fauna, in this case earthworms in an apple orchard, can significantly contribute to litter break down, mixing this organic material in the soil, and thereby potentially improving the structural property of soils for the benefit of apple tree growth (Darwin 1881).

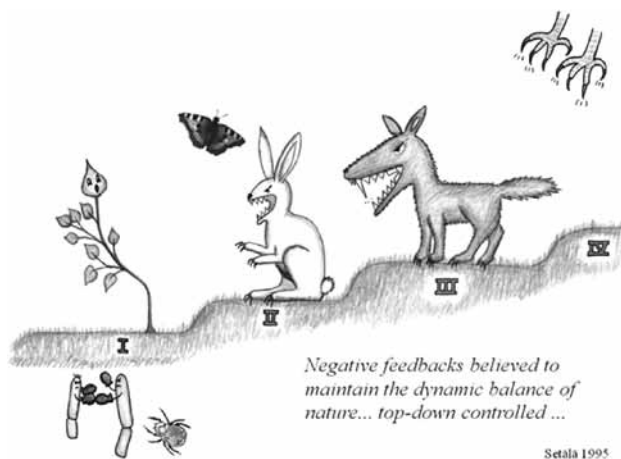


Figure 2. Traditional view as to how primary productivity (plant growth) is controlled. Large carnivores (level III) control the growth of their prey (herbivores, level II) and thereby prevent herbivores from over-consuming their resources (plants, level I). The presence of soil biota in an ecosystem is acknowledged but their functional role as »keeping the world green« is not considered important.

The development of soil biology and ecology after Darwin's time was rather slow. This is especially the case with the ecology of forest soils. Not until early seventies of the previous century, thanks to advances in methods to estimate the biomass of soil microbes, a new era in forest soil ecology emerged. This time can be called as the »energetic era in soil ecology« when amply of emphasis was put on biomass and activity calculations of soil food webs. Various studies reported that soil microbes commonly contribute to ca. 98% of the biomass and energetic activity of the entire decomposer food web. It was also speculated that, despite of their relatively low biomass, soil fauna should consume a large proportion of the annual microbial production to build populations so numerous in soils (Anderson 1977). In other words, it was concluded that the rate and magnitude at which e.g. forest soils can affect the

turnover rate of plant nutrients can, at least in theory, be controlled by soil fauna that feed upon microbes. This can be seen as the start of the soil food web era emphasizing the potential role of a variety of soil animals to control the dynamics of forest soils and the entire forest ecosystem (Bardgett & Wardle 2010) (Fig. 3).

What do the soil organisms do? An experimental approach

Due to their small size (diameter of soil bacteria/width of soil fungal mycelia being ca. 3 μm , and most soil fauna being less than 1 mm in length) and cryptic nature of forest soil biota, studying their role in belowground processes is utmost challenging. One way to overcome the various difficulties is to experimentally manipulate the composition of soil food webs using the so called microcosm approach. Microcosms are small (commonly 1–5 dl in volume; Fig. 2) containers containing soils (often initially sterilized) within which a soil community is successively built up (Fig. 4). For example, to explore the role of soil fauna in carbon and nutrient dynamics of a coniferous forest, Setälä et al. (1988) constructed microcosms with sterile humus material on the bottom and litter material (needle and leaf) at the top of the microcosm jars. Half of the microcosms received an inoculum of soil microbes (saprophytic fungi and bacteria) only, while the other half was inoculated with the same microbes and some typical representatives of soil fauna (i.e. microbial consumers or microbivours). Soon after the start of the study it became obvious that soil fauna – although having a small biomass relative to soil microbes – had a significant contribution to increasing the mineralization of carbon (measured as production of CO_2) and N (the quantity of NH_4 leached through the soil) (Setälä et al. 1988, Huhta et al. 1988). That the presence of soil fauna (enchytraeid worms, mites and Collembola) is of fundamental importance in affecting C and nutrient (N and P) in forest soils was further verified by a long-term (over 1-year experimental period) »macrocosm« study (Setälä et al. 1990). In these macrocosms not only the structural complexity and heterogeneity of typical forest soils, but also the seasonal cycles with artificial winter and summer periods were mimicked.

The results of the various micro- and macrocosm studies conducted by our research team (Setälä et al. 1988, Huhta et al. 1990, Setälä et al. 1991) consistently confirmed that by feeding upon soil microbes soil animals have a strong control over nitrogen and phosphorus dynamics in boreal forest soils. These findings gave rise to the obvious idea that the nutrients liberated by soil fauna in the forest soils should be readily available for the uptake by the forest plants. Consequently, the next step in the experimental evolution was to establish »miniecosystems« with plants

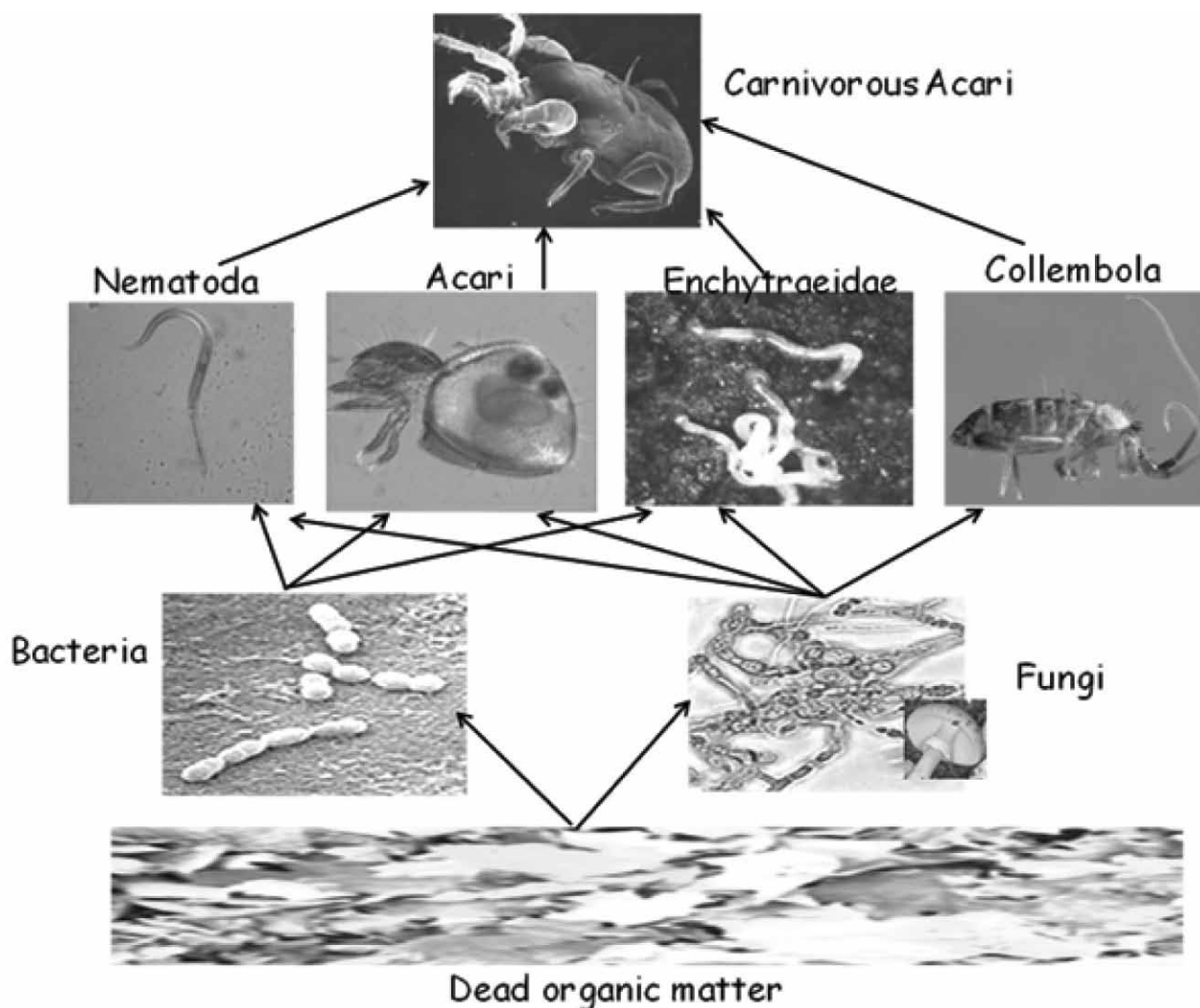


Figure 3. A strongly simplified scheme describing a food web of a forest soil. All the energy and nutrients (indicated by arrows) that flow through the food web up to the top predators derives from dead organic matter. Soil saprophytic microbes (bacteria and fungi) comprise ca. 98 % of the biomass of the »living« soil food web. This resource is fed upon by microbial consumers (Nematoda, Acari etc.) and allows a build-up of a rich community of microbial feeding fauna. Albeit biodiverse and numerally abundant, the biomass of soil fauna is just few % of the total soil food web biomass. Note that some soil fauna may be able to feed upon dead organic matter (shown by the dashed line).

growing in the systems. The first miniecosystem of its kind was created in late eighties (Setälä & Huhta 1990). The hypothesis, according to which seedlings of forest trees should grow larger and healthier in miniecosystems harbouring various types of soil fauna than in systems lacking these fauna, became verified. In the presence of soil animals, seedlings of silver birch (*Betula pubescens*) grew over twice as large and had far better survival as compared to seedlings growing in systems with soil microbes only (Setälä & Huhta 1990, Laakso & Setälä 1999a). That the nitrogen concentration in the birch leaves was about 200% higher in the presence of soil fauna is a clear indicator that the positive influence of soil animals on tree growth was due to stimulated nutrient turn over and availability of growth-limiting nutrients for the plants in the miniecosystems (Fig. 5).

Food web complexity as affecting tree growth

At this point is to be emphasized that in boreal forest ecosystems the biomass of soil fauna comprises only 1–5% of the total biomass of the decomposer food web – the rest is attributable to soil fungi and bacteria (Persson et al. 1980). Given the insignificant biomass of soil fauna it may appear surprising that plant growth seems to be sensitive to not only the presence of soil fauna but also to its composition. Laakso & Setälä (1999a, b) manipulated the complexity of soil fauna (presence/absence of bacterial feeders, fungal feeders, detritus feeders, top predators) in miniecosystems containing tree seedlings. They showed that, while plant growth was not affected by the presence/absence of top carnivores (such as predatory mites), it was

sensitive to soil fauna manipulation at the lower trophic levels. For example, removal of either fungal feeders or bacterial feeders was reflected as clear biomass reduction of tree seedlings (Laakso & Setälä 1999a). Interestingly, even a particular soil animal species can have a substantial role of as affecting plant production. It has been repeatedly shown that when *Cognettia sphagnetorum*, an enchytraeid worm species, is lacking from acid forest soils the growth and nutrient acquisition of by trees is drastically hampered (Laakso & Setälä 1991a, Liiri et al. 2002, Setälä 2002). These small, barely visible worms that are related to earthworms are often abundantly present (commonly tens of thousands of individuals per m²) in soils. Importantly, due their omnivorous feeding habit their ability to use various resources (microbes, detritus, other fauna, etc.) making them particularly influential decomposer species in forest soils. *C. sphagnetorum* can be well considered as a keystone species in a boreal forest ecosystem!



Figure 4. Typical microcosms used in soil ecological studies. The size of a microcosm approximates the size of a tea mug (ca. 3 dl). During the experiment the microcosms are sealed with an air-tight lid to allow exact measurement of e.g. gases that are produced in the soil. The tubes at the lower part of the microcosms are used to collect water that drains through the soil in the microcosms. The microcosms are incubated in a climate chamber with adjustable light and temperature conditions.

Species diversity and forest productivity

Due to the increasing loss of biodiversity due to global change and other smaller-scale human activities (Millennium Ecosystem Assessment 2005), a crucially important question is as to whether the loss of species contributes to the loss of various life-supporting functions carried out by organisms (Hooper et al. 2005). For example, are most, if not all, soil species fundamentally important for an efficient, sustainable functioning of e.g. a boreal forest ecosystem? As forest growth appears to be surprisingly sensitive to variation in the biotic composition of the soil food web, we may assume that the productivity of a forest should be

sensitive to the species number, i.e. species diversity, of forest soil biota. As testing this hypothesis is practically impossible under field conditions, researchers have been obliged to invent sophisticated experiments to shed light on the species diversity – ecosystem functioning relationship – again using miniecosystems in the laboratory.



Figure 5. The growth and performance of the seedlings of Silver birch (*Betula pendula*) at the end of the study (after two growth periods for the birch). The seedling on the left was grown in systems with a normal, biodiverse soil fauna and saprophytic microbial community, while the seedlings on the right grew in the same soil but without soil fauna. The transparent plastic cylinder and the lid surrounding the plant-soil system were removed before taking the photograph.

Based on our previous expertise with constructing miniecosystems that mimic natural condition quite well we established miniecosystems in which the species number of soil microarthropods (1 to 50 species in Liiri et al. 2002; 0 to 8 species in Laakso & Setälä 1999a) and soil saprophytic fungi (0 to 48 species; Setälä & MacClean 2004) was manipulated. The experiments, as was the case with most of our previous ones, lasted long enough for the biota to build up communities of natural density and to produce at least 2 generations for each of the population. The results of the experiments were quite straight forward: although soil animals as a group stimulated decomposition activity and improved plant (*B. pendula*) growth and nutrient uptake, species number or diversity per se had very little or no influence on the measured variables. It was speculated that the high functional redundancy due to generalistic or even omnivorous feeding habits of most soil fauna and microbes explains the insensitivity of ecological functions

to variation in species diversity. In structurally complex three dimensional boreal soils the organisms can't be overly choosy as regards to their nutritional use; they must feed upon resources that they happen to encounter with (Setälä et al. 2005).

It is important to note that although species number of soil biota seems not to be a good predictor of the »ecosystem activity«, some species, such as the enchytraeid worm *Cognettia sphagnetorum* Vejd. mentioned above, can be more »influential« than others. Consequently, current evidence suggest that it is the species composition rather than the species number/diversity that controls nutrient flows and primary production in forest ecosystems (Wardle et al. 2002).

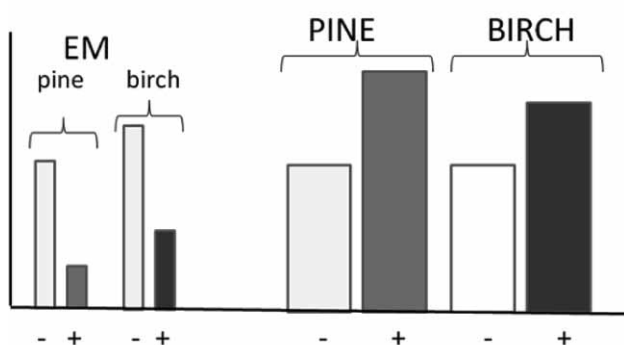


Figure 6. Influence of soil fauna on the biomass of ectomycorrhizal fungi (EM) and growth of Scot's pine (*Pinus sylvestris*) and Silver birch (*Betula pendula*) seedlings in a mini-ecosystem experiment (Setälä 1995). Slim bars on the left describe the biomass of EM fungi, broad bars (on the right) that of the tree seedlings. Below the X-axis – = mini-ecosystems without soil fauna (fungal feeders), + = in the presence of soil fauna. Although soil fauna had a clear negative influence on the biomass of EM fungi (on the left), the fauna had an equally clear positive effect on tree growth (on the right).

Dilemma of the missing link

While seeking for the influential »control points« among soil biota that regulates forest growth one crucially important group of soil organism has hitherto been neglected: the mycorrhizal fungi. These fungi form mutualistic associations with virtually all vascular plants, including forest trees and are known to fundamentally increase the well-being and survival of their host plants (Allen 1991). Furthermore, mycorrhizal fungi provide an important food resource for a vast number of fungal-feeding fauna in the soil. It therefore appears evident that experiments lacking this crucial component of the soil food web ignore a biotic component that is perhaps the most influential driver of the forest ecosystem.

As described above our research group had repeatedly found soil fauna to stimulate nutrient liberation and enhance

plant growth in miniecosystems lacking mycorrhizal fungi. Given that various soil fauna feed upon these fungi (Harris & Boerner 1990, Ek et al. 1994), we may expect that the role of soil fauna as affecting plant growth should be negative when consuming the life-supporting fungal partner for the plant. To test this hypothesis we applied the miniecosystem approach (Setälä & Huhta 1990), this time inoculating half of the system soils with a diverse set of ectomycorrhizal fungi (EM fungi), while the other half received no ectomycorrhizal fungi. The two systems, growing either birch (*B. pendula*) or Scots's pine (*Pinus sylvestris*) seedlings received or did not receive a normal community of soil fauna (Setälä 1995, Setälä et al. 1997).

After two growth periods for the plants the miniecosystems were sampled for (i) plant biomass and nutrient concentration, (ii) the amount of EM fungi on the roots and (iii) the structure and biomass of the soil decomposer organisms (saprophytic microbes & soil fauna). Irrespective of the plant species, the amount of ectomycorrhizal fungi on the plant roots was drastically reduced by the presence of soil fauna, indicating that fungal-feeding soil fauna efficiently consumed EM fungi during the experiment (Setälä 1995, Setälä et al. 1997). Surprisingly however, the reduction of EM fungi did not hamper plant growth. Instead, plants growing in the presence of soil fauna grew significantly larger and were of clearly better health in systems where soil fauna was present and where the biomass of EM fungi was reduced (Fig. 6; Setälä 1995, Setälä et al. 1997). These unexpected findings led us to pose the following hypothesis: feeding by soil fauna on EM fungi does not hamper the functionality of the plant-EM fungus relationship as long as the benefits of soil fauna through feeding upon saprophytic soil microbes (i.e. via enhanced nutrient mobilisation) is greater than the disadvantages due to reduction of EM biomass (Setälä 1995). Furthermore, it is well possible that by feeding on EM fungi soil fauna reduces the old, inactive part of the EM mycelia and stimulates the activity of the remaining, younger mycelia. This lends support to the idea that it is not the biomass per se but the activity of a given organismal group that affects and control the rates at which the many ecosystem functions take place (Persson 1980). Against this back ground it is not surprising that soil fauna, comprising just few percents of the biomass of the entire forest soil food web, can have such a significant effect on forest growth.

Reflections to the above-ground consumers

From the studies described above it has become clear that food web interactions, i.e. »who is eating whom«, in the forest soils have a decisive role in controlling tree growth and thereby forest productivity. Given that soil food web

interactions improve nutrient (such as N and P) availability for the plants (Setälä 2002), we may predict that increased nutrient concentrations in plant tissues (e.g. Setälä & Huhta 1990) could, at least potentially, affect the growth and survival of herbivores above the ground. It is well established that nutrient concentration in the foliage is fundamentally important as controlling the growth of both vertebrate and invertebrate consumers (White 1993).

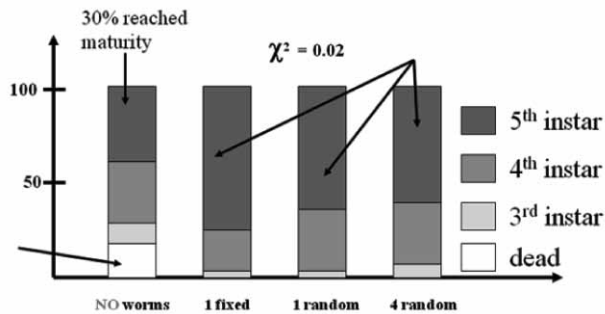


Figure 7. The influence of the composition of soil biotic community on the growth and survival of the butterfly larvae, *Mamestra brassica*, feeding upon leaves by *Veronica persica* plants in a pot trial. The bars describe the proportion of larvae of different developmental stages (instars) after 3-week feeding in the experimental pots. The soil faunal community composition is described below the X-axis: NO worms = soil microbes and soil microfauna only; 1 fixed = the same soil biota as in the previous system plus one species of earthworms in the pot soil, 1 random = one varying species of earthworm in the pots soil; 4 random = a diverse but varying set of earthworm species in the pot soil. In systems with NO earthworms (shown by an arrow) ca. 15% of the larvae died during the experimental period, while in the presence of earthworms no mortality took place. In these systems ca. 70% of the larvae grew well enough to reach reached the final instar stage, while in the absence of earthworms this stage was achieved only by 30% of the larvae.

Due to the lack of studies conducted in forest ecosystems I take a study by Newington et al. (2004) that was established in a green house using grassland soil, two species of herbs, earthworms (no earthworms, a diversity gradient of earthworms) and larvae of a moth species, *Mamestra brassica*, as an example. In this experiment we aimed to explore whether manipulation of the earthworm community structure affects the biomass production and leaf nutrient concentration of the herb plants, and whether these changes would reflect in the growth and survival of the butterfly larvae feeding upon the herb leaves. The results of this rather long-term study (two growth periods for the plants) confirmed the hypotheses that we set prior to starting the study: (i) the soil food web composition had a clear influence on the amount of nitrate in the soil, (ii) the plants took a benefit of the increased nitrate and produced leaves with higher concentration of N, and (iii) the growth and survival of the butterfly larvae was dependent on the quality of the plant leaves. The study thus showed that there is a clear link between soil food web composition and

the performance of aboveground herbivores and that this link is mediated by plant. Whether such a clear link exists for example in coniferous forest is yet to be explored, but it is highly likely that the same pattern is ubiquitous across various terrestrial ecosystems.

Conclusions

Due to their high biomass soil decomposer microbes, i.e. bacteria and fungi, are traditionally considered to be responsible for the decomposition and nutrient mineralisation of organic matter of the forest floor. However, during the past three decades it has become obvious that it is not just the biomass but also the activity of the decomposers that control decomposition processes. Importantly, the quantity and »quality« of feeding interactions within soil food webs, i.e. who eats whom, has recently deserved much attention as regulating not only soil processes but also phenomena taking place above the ground. This, supported by an array of small-scale experiments, has paved road to the holistic concept of *soil-plant mutualistic feedback apparatus* to emerge (Wardle et al. 2004). Consequently, factors influencing e.g. forest food web dynamics cannot be understood unless the invisible phenomena occurring below the ground are considered. In practical terms this would suggest that the relevance of actions targeted to increase wood/fiber production (such as fertilization and clear cutting) should be evaluated from the soil food-web perspective. For example, if a soil-living keystone species that has a disproportionately high influence on nitrogen mineralisation is sensitive to for example liming of the forest floor, the advantages of liming (reduced soil acidity) to tree growth may well turn out to be negative due to the hampered mineralization of nitrogen by the keystone species. So, the dynamics of forest ecosystems are strictly woven to the dynamics of soil food webs, which fact should not go unnoticed by the human society that is dependent, both economically and mentally, on the resources that forests provide.

REFERENCES

- Allen M. F. (1991): The ecology of mycorrhizae. Cambridge University Press, Cambridge, England
- Anderson J. M. (1977): The organization of soil animal communities. In: U. Lohm, and T. Persson (Eds.), Soil organisms as components of ecosystems, Proc. VI Int. Soil Zoology Colloquium. Ecological Bulletins (Stockholm), 25: 15–23.
- Bardgett R. D. & Wardle D. A. (2010): Aboveground – belowground linkages. Biotic interactions, ecosystem processes, and global change. Oxford Series in Ecology and Evolution, Oxford University Press, Oxford
- Darwin C. (1881): The formation of vegetable mould, through the action of worms, with observations of their habits. London: John Murray, 1881
- Coleman D. C. (1996): Energetics of detritivory and microbivory in soil in theory and practice. In: G. A. Polis and K. O. Winemiller (Editors),

- Food webs: Integration of patterns and dynamics. Chapman and Hall, New York, pp. 39–50.
- Coleman D. C., and P. F. Hendrix (Eds.) (2000): *Invertebrates as Webmasters in Ecosystems*, CAB International, Wallingford, UK, 336 pp.
- Ek H., Sjögren M., Arnebrandt K., Söderström B. (1994): Extramatrical mycelial growth, biomass allocation and nitrogen uptake in ectomycorrhizal systems in response to collembolan grazing. *Appl. Soil Ecol.* 1: 155–169
- Futuyma Douglas J.; Montgomery Slatkin (1983): *Coevolution*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Hairston N. G., Smith F. E. & Slobodkin L. B. (1960): Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94: 421–5.
- Harris K. K. and Boerner R. E. J. (1990): Effects of belowground grazing by Collembola on growth, mycorrhizal infection, and P uptake by *Geranium robertianum*. – *Plant Soil* 129: 203–210.
- Hooper D. U., Chapin III F. S., Ewel J. J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J. H., Lodge D. M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A. J., Vandermeer J., Wardle D. A. (2005): Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge and needs for future research. – *Ecological Monographs* 75: 3–35.
- Huhta V., Setälä H. and Haimi J. (1988): Leaching of N and C from birch leaf litter and raw humus with special emphasis on the influence of soil fauna. – *Soil Biol. Biochem.* 20: 875–878.
- Laakso J. and Setälä H. (1999a): Sensitivity of primary production to changes in the architecture of belowground foodwebs. – *Oikos* 87: 57–64.
- Laakso J. and Setälä H. (1999b): Population and ecosystem-level consequences of predation on microbial feeding nematodes. – *Oecologia* 120: 279–286.
- Liiri M., Setälä H., Haimi J., Pennanen T. and Fritze H. (2002): Relationship between soil microarthropod species diversity and plant growth does not change when the system is disturbed. – *Oikos* 96: 137–149).
- Millennium Ecosystem Assessment (2005): *Ecosystems and Human Well-being*. Island Press, Washington DC.
- Newington J. E., Setälä H., Bezemer T. M. and Jones T. H. (2004): Leaf-chewer performance is affected by earthworm community composition. – *Functional Ecology* 18: 746–751.
- Persson T., Clarholm M., Lundkvist H., Söderström B., Sohlenius B. (1980): Trophic structure, biomass dynamics and carbon metabolism in a Scots pine forest. In: Persson T. (Ed.) *Structure and function of northern coniferous forest – an ecosystem study*. Ecol Bull (Stockholm) 23: 419–459.
- Setälä H. (1995): Growth of Birch and Pine seedlings in relation to grazing by soil fauna on ectomycorrhizal fungi. – *Ecology* 76: 1884–1851.
- Setälä H. (2002): Sensitivity of ecosystem functioning to changes in trophic structure, functional group composition and species diversity in below-ground food webs. – *Ecol. Res.* 17: 207–215.
- Setälä H. and Huhta V. (1990): Evaluation of the soil fauna impact on decomposition in a simulated coniferous forest soil. – *Biol. Fertil. Soils* 10: 163–169.
- Setälä H. and Huhta V. (1991): Soil fauna increase *Betula pendula* growth: Laboratory experiments with coniferous forest floor. – *Ecology* 72: 665–671.
- Setälä H. & MacLean M. A. (2004): Decomposition of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprophytic fungi. – *Oecologia* 139: 98–107
- Setälä H., Haimi J. and Huhta V. (1988): A microcosm study on the respiration and weight loss in birch litter and raw humus as influenced by soil fauna. – *Biol. Fertil. soils* 5: 282–287
- Setälä H., Martikainen E., Tyynismaa M. and Huhta V. (1990): Effects of soil fauna on leaching of nitrogen and phosphorus from experimental systems simulating coniferous forest floor. – *Biol. Fertil. Soils* 10: 170–177.
- Setälä H., Tyynismaa M., Martikainen E. and Huhta V. (1991): Mineralisation of C, N and P in relation to decomposer community structure in coniferous forest soil. – *Pedobiologia* 35: 285–296.
- Setälä H., Rissanen J. and Markkola A. (1997): Conditional outcomes in the relationship between pine and ectomycorrhizal fungi in relation to biotic and abiotic environment – *Oikos*: 80: 112–122.
- Setälä H., Berg M. & Jones T.H. (2005): Trophic Structure and Functional redundancy in Soil Communities. In: Bardgett, R. D., Hopkins, D. W. and Usher, M. (Eds.) *Biological Diversity and Function in Soils*. Cambridge University Press, Cambridge UK, pp. 236–249.
- Wardle D. (2002): *Communities and ecosystems. Linking the above-ground and belowground components*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Wardle D., Bardgett R., Klironomos J., Putten W. van, Setälä H. and Wall D. (2004): Linkages between aboveground and belowground biota: community- and ecosystem-level implications. – *Science* 304: 1629–1633.
- White T. R. C. (1993): *The Inadequate Environment. Nitrogen and the Abundance of Animals*. Springer-Verlag, New York, USA.



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 ekosistemi, 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 biodiverziteto 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.

Gozdovi v svetu in Sloveniji

Forests in the world and Slovenia

Marko Debeljak

Institut Jožef Stefan

Jozef Stefan Institute

Jamova 39, SI-1000 Ljubljana, Slovenija

marko.debeljak@ijs.si



Povzetek: Poročilo FAO o stanju gozdov za leto 2010 ugotavlja, da so razmere v zadnjih 20 letih na globalni ravni relativno stabilne. Spremembe v površini svetovnega gozda so pod kritično mejo 0,5 % na leto. Največji negativni trend je v zmanjševanju pragozdov, medtem ko so pozitivni trendi v naraščanju zaščitenih gozdov za varovanje biotske pestrosti in površini varovalnih gozdov.

Stanje slovenskega gozda kaže na njegovo veliko življenjsko moč, ki je odraz pravilnega gospodarjenja. Kljub izjemni razdrobljenosti gozdne posesti, veliki rastiščni pestrosti in zelo zahtevnim in občutljivim rastiščnim pogojem (kras, gorati predeli) se je v Sloveniji izoblikoval sistem gospodarjenja z gozdom, ki zagotavlja pozitivne trende kazalnikov njegove kakovosti in usklajenosti z naravnimi danostmi.

Stanje svetovnega in slovenskega gozda odpira pomembna vprašanja za gozdarsko znanost, kako zaustaviti in preobrniti negativne trende kazalnikov stanja gozda v svetovnem merilu in kako lahko pri tem pomaga slovenska gozdarska znanost.

kov stanja gozda v svetovnem merilu in kako lahko pri tem pomaga slovenska gozdarska znanost.

Abstract: FAO Global Forest Resources Assessment for 2010 estimated the relative stability of the forests for last two decades. Changes of the forest cover are under critical threshold of 0.5 % per year. The most negative trend has the area of natural forest while the area of forest reserves for protection biodiversity is increasing.

Slovenian forest shows high vitality and life power mostly due to the appropriate forest management. Despite large fragmentation of forest ownership, diverse natural and ecological conditions (karst and mountain regions) Slovenia has developed a forest management approach which guarantees positive trends of forests quality and their adaptations to natural conditions.

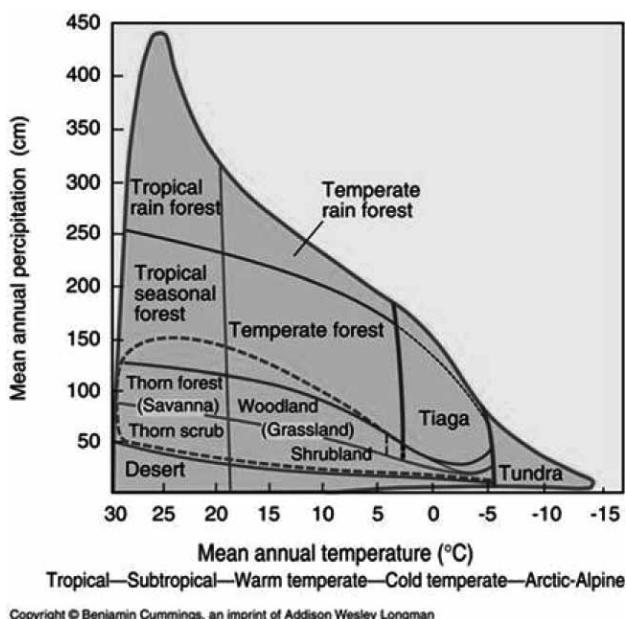
Current conditions of the global and Slovenian forests rise for forestry science important questions how to stop and change the negative trends of the indicators describing the state of the forests at the global level and how to involve the Slovenian forestry science in that.

Gozd

Zakon o gozdovih Republike Slovenije v drugem členu opredeljuje gozd kot »zemljišče, poraslo z gozdnim drevjem v obliki sestoja ali drugim gozdnim rastjem, ki zagotavlja katero koli funkcijo gozda«, medtem ko Svetovna organizacija za prehrano in poljedelstvo FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) gozd opredeli kot »zemljišče površine več kot 0,5 ha z drevjem, višjim od 5m in sklepom krošenj 10 % in več ali z drevjem, ki ima možnost, da doseže ta dva kriterija«. Obe definiciji sta osredotočeni na strukturo vegetacije s poudarkom na drevju in v primeru slovenskega zakona tudi na funkcije teh struktur. Strukturo in procese opredeljuje ekosistemska učinkovitost gozda pri optimalnem prilagajanju naravnih razpoložljivih snovnih in energijskih virov. Življenjske oblike kopenske vegetacije se prilagajajo predvsem gradi-

entom temperature, vlage in padavin ter pri tem spontano konvergirajo k podobnim strukturnim oblikam, ki skupaj z njihovim okoljem tvorijo biome. Tako je funkcijska in strukturna podobnost med ekosistemi, ki pripadajo istemu biomu, mnogo večja, kot je podobnost med ekosistemi, ki pripadajo različnim biomom.

Whittaker (1975) je na temelju gradientov povprečne letne temperature in povprečne letne količine padavin kopensko vegetacijo razdelil v devet biomov, od katerih jih kar pet sodi v skupino gozdnih biomov: tropski deževni gozd, tropski sezonski gozd, zmerni deževni gozd, gozd zmernega pasu in tajga (slika 1). Glavna omejujoča dejavnika razširjenosti gozdov sta pomanjkanje vode in nizke temperature okolja, zato gozdovi mejijo na savane in stepo (te nato mejijo na puščave) in na tundro. Gozdni biomi pokrivajo najširši interval omenjenih dveh ključnih dejavnikov okolja.



Slika 1: Razporeditev biomov glede na dva dejavnika okolja

Ekosistemske usluge gozda

Gozdni ekosistem je neločljivo povezan z drugimi ekosistemi v biosferi. Izmed vseh kopenskih biomov je prispevek gozdov, posebno tropskega gozda, k zagotavljanju ključnih življenjskih razmer (bio-geo-kemični cikli hranil) najpomembnejši. Prav tako je neločljivo povezan s človeško družbo, ki ji zagotavlja številne ekosistemske usluge, brez katerih družba v današnji obliki ne bi mogla obstajati.

Ekosistemske usluge so rezultat eko-fizioloških procesov življenjskih združb ekosistema. Ekosistemske usluge gozda koristijo tako ekosistemi, ki so povezani z gozdnim ekosistemom (sladkovodni ekosistemi, agrarni ekosistemi), kot tudi človek, ki ga v teh interakcijah ne moremo obravnavati ločeno. Ekosistemske usluge gozda lahko razdelimo v produkte, ki imajo tržno ceno (npr. les in nlesni gozdni proizvodi), in storitve, ki jih(še) ne plačujemo, vendar se zavedamo njihovega pomena (reguliranje lokalne in globalne klime, blaženje vremenskih ekstremov, regulacija vodnega cikla, proti erozijska zaščita, varovanje genetske raznovrstnosti itd.).

Učinki številnih ekosistemskih uslug se med seboj dopolnjujejo, in ker so rezultat kompleksnih ekosistemskih procesov na lokalnem nivoju, so tudi zelo specifični. Za njihovo obravnavo potrebujemo veliko znanja o ekologiji ekosistemov, ki pa ga velikokrat nimamo dovolj. Zato se številnih ekosistemskih uslug gozda zavemo šele takrat, ko jih gozd ne more več opravljati (npr. zmanjševanje blaženja nihanj v oddajanju vode, kar povzroči hudournike, zaščita pred hrupom in prahom, vpliv na lokalno klimo – blaženje vročine ...).

Ekosistemske usluge so rezultat strukturnih in procesnih značilnosti življenjskega spleta ekosistema, ki ga sestavljajo vse tam živeče vrste. Število vrst, ki so vključene v ekosistem, in njihova funkcija določata značilnosti okolja. Ekosistem s pomočjo biološke (vrstna pestrost) in fizične (horizontalna in vertikalna struktura) strukture teži k vzpostavitvi optimalnega ravnovesja s prevladujočimi dejavniki okolja (temperatura, vlaga – padavine, tla, orografija ...), pri čemer poskuša kar najbolj izkoristiti delo, ki ga opravi energija pri pretoku skozi ekosistem, za vzdrževanje in gradnjo novih struktur (bioloških in fizičnih), ter poskuša zadržati večino hranil, ki to strukturo gradijo. Biodiverzitete zato ne štejemo med usluge, saj predstavlja enega od temeljnih gradnikov (biotski del) ekosistema. Ohranjanje biodiverzitete (zaščita življenja) zato zagotavlja opravljanje ekosistemskih uslug gozda.

V nadaljevanju bomo opisali samo nekaj ekosistemskih uslug gozda.

Usluge, vezane na vodo

Na kopno pade letno 119.000 km³ dežja. Naravni gozd padavine kar najbolj izkoristi za svoje potrebe (predvsem z evapotranspiracijo), višek pa odda v rečne sisteme. Če gozd odstranimo, padavine zbijajo tla, kar povzroči povečanje površinskega odtoka in s tem erozijo tal in degradacijo rastišča. Raziskava v gozdovih Hartza v Nemčiji je pokazala, da že odstranitev 4 cm vrhnjega organskega sloja gozdnih tal poveča površinski odtok z 1 % na 28 % celotne količine padavin. Na površinski odtok vpliva tudi struktura gozda, saj je površinski odtok v listnatem gozdu veliko manjši kot v iglastem gozdu. Organski sloj tal vpliva tudi na zadrževanje vode v gozdu, kar se odraža na veliko bolj enakomernem oddajanju vode v potoke in reke. Raziskava o zadrževalni vlogi gozda za vodo je pokazala, da je razlika med najbolj mokrim in suhim mesecem v odtoku vode iz gozda znašala 47,5 l/sek/km², na golosečni površini pa 53,3 l/sek/km². Primerjava v količini odtoka iz gozda z območjem, kjer je bil gozd odstranjen, pokaže, da je količina odtoka iz gozda 50 %, s pašnika pa 66 % celotne količine padavin, pri čemer je erozija na pašniku kar za 70 % večja kot v gozdu. Gozd je zelo velik porabnik vode, saj iz gozdov zmernega pasu izhlapi kar do 70 % letne količine padavin, medtem ko s poljedelskih le približno 40 % (Kotar 1996).

Odstranitev gozda vodi tudi v izpiranje hranil iz tal. Raziskava v Hubbrat Brook v ZDA je pokazala, da se na golosečni površini količina izpranega kalcija poveča za 10-krat, kalija za 4-krat, nitratov za 60-krat in drugega mineralnega dela kar za 50-krat v primerjavi s primerljivo gozdno površino (Bormann in Likens 1979).

Zadrževalni mehanizem gozda za vodo in njegova varovalna funkcija za tla in hranila sodita med najpomembnejše ekosistemske usluge gozda, saj zagotavljata optimal-

no delovanje ekosistema in hkrati varujeta druge sisteme (vključno s človekom) pred razdiralnimi učinki nihanja odтока vode ter zagotavljata stalno oskrbo vodotokov s čisto vodo (brez erozijskih delcev in predvsem brez organskih in mineralnih hranil). Neizpolnjevanje te ekološke usluge zaradi biološke in fizične osiromašenosti gozdov ali celo zaradi njihove odstranitve vodi v vsesplošno degradacijo.

Usluge, vezane na klimo

Gozdovi atlantificirajo lokalno klimo, saj znižajo temperaturo zraka in tal in povečajo relativno zračno vlago ter zmanjšajo njihova letna nihanja, kar ugodno vpliva na številne eko-fiziološke procese naravnih sistemov in na kakovost bivanja. Do 70 % letnih padavin se v gozdnem prostoru vrne v vodni cikel prek evapotranspiracije (Bormann in Likens 1979). V primeru odstranitve gozda se ta cikel močno spremeni, zmanjša se albedo površja, poveča se temperatura tal in pritalnega sloja zraka, ki spremeni termiko gibanja zračnih mas nad ogolelim območjem, kar vodi v spremembo klime, ki dobiva značaj celinske klime. S tem se povečajo lokalni temperaturni ekstremi, zniža se relativna zračna vlaga, ki vodi v degradacijo rastišča oz. poslabšanje pogojev za življenje.

Obvladovanje globalnih klimatskih sprememb, ki so posledica sproščanja toplogrednih plinov, je osredotočeno na obvladovanje njihovih virov in ponorov, pri čemer se zelo velika pozornost posveča vlogi gozdov. Gozdovi so najučinkovitejši kopenski ekosistemi glede skladiščenja atmosferekega ogljika. Študije kažejo, da naravni gozd v svoji biomasii zadržuje povprečno 250 ton ogljika/ha in le 50 ton ogljika/ha, če je pretvorjen v agrarne površine.

Gozdovi skladiščijo približno polovico ogljika na kopnem, vendar je to skladiščenje precej negotovo, saj se lahko v primeru požara večina ogljika iz gozdov hitro sprosti nazaj v atmosfero. Posebno veliko potencialno nevarnost predstavlja sproščanje iz gozdnih tal v požarih borealnih gozdov, ki imajo zelo debel sloj surovega nemineraliziranega humusa (Chapin et al. 2002).

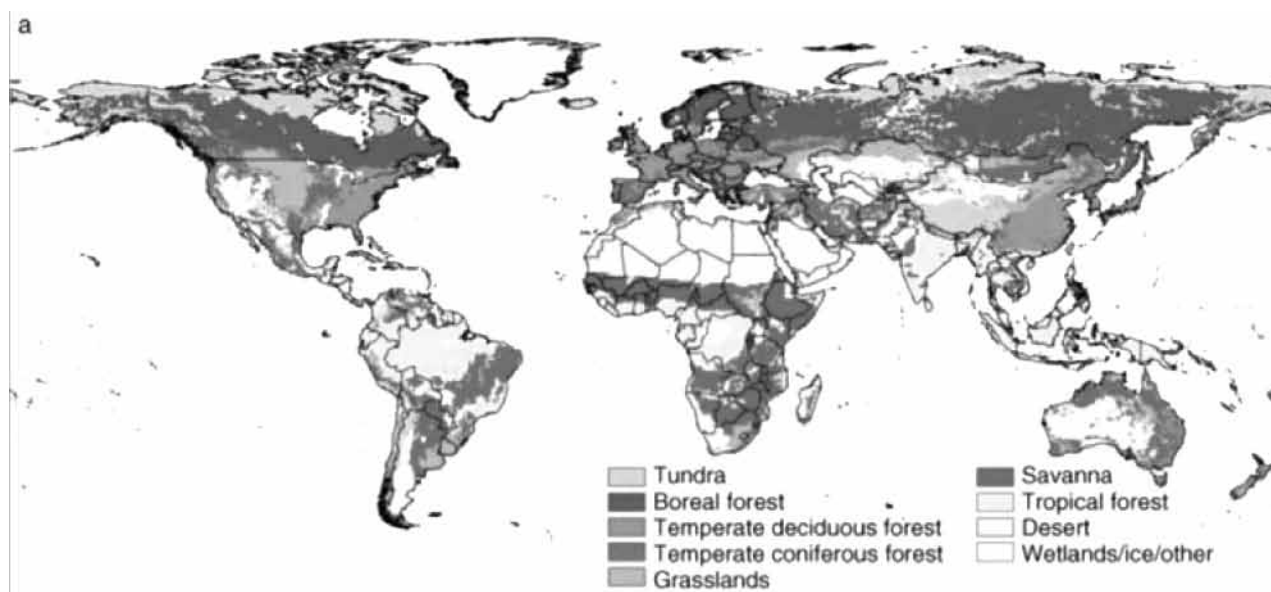
Usluge, vezane na pridelovanje hrane

Opraševanje rastlin predstavlja zelo pomemben pogoj za vitalnost gozdnega ekosistema. Zelo veliko drevesnih vrst potrebuje za uspešno regeneracijo opraševalce, kar pomeni, da morajo vse te številne živalske vrste imeti v gozdnem prostoru zagotovljen svoj življenjski prostor. Njihova prisotnost omogoča opraševanje tudi v poljedelstvu, kjer bi bila pridelava v primeru njihove odsotnosti zmanjšana. V poljedelstvu ocenjujejo, da je kar 99 % potencialnih poljedelskih škodljivcev reguliranih z organizmi, ki so vezani na gozdni prostor, kar pomeni, da je njihova vloga pri pridelavi zadostne količine hrane izjemno pomembna.

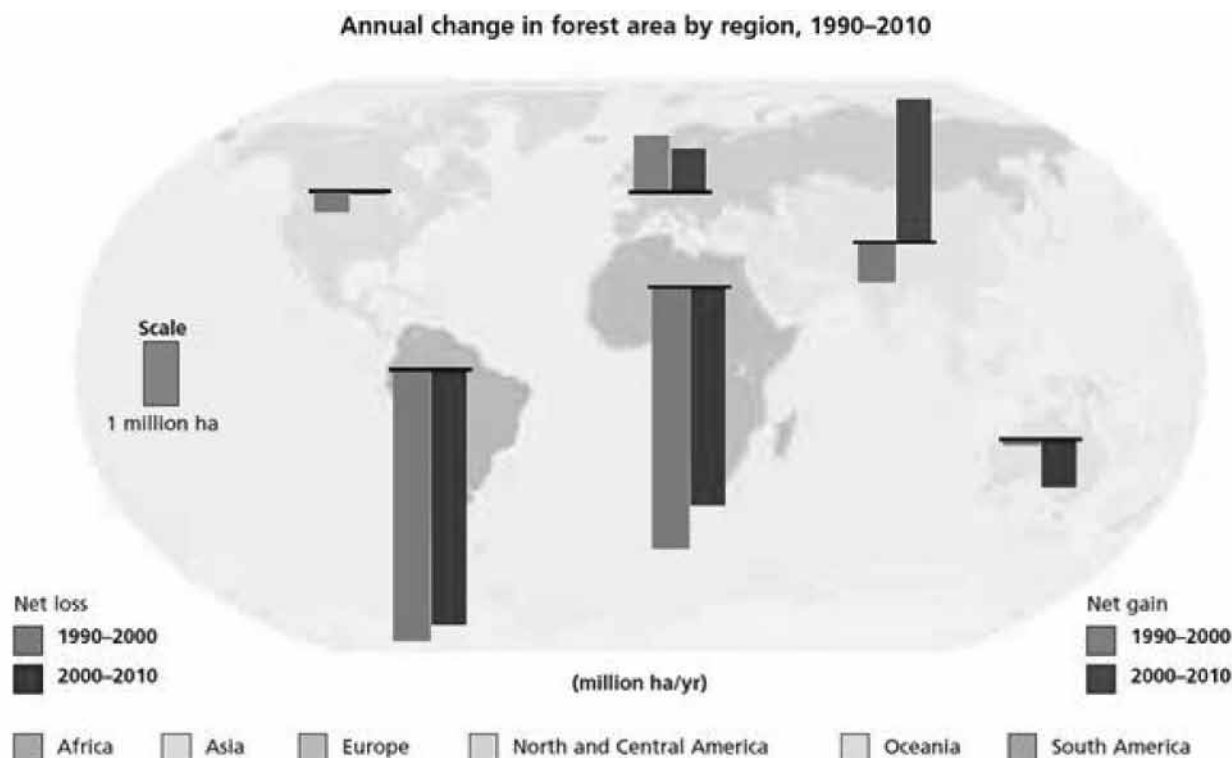
Globalno stanje gozdov

Površina gozdov

S pomočjo raziskav o prostorski razporeditvi razmer, v katerih uspeva gozd, ugotovimo globalno potencialno razprostranjenost gozdnih biomov. Če na Zemlji ne bi bilo ljudi oz. če ti ne bi vplivali na razširjenost gozdov, bi se gozdovi razprostirali na površini 5099 mio ha oz. 39 % površine kopenskega dela (slika 2) (Del Grosso et al. 2008).



Slika 2: Potencialna razširjenost biomov glede na sedanje klimatske pogoje (Del Grosso et al. 2008)



Slika 3: Trend spreminjanja površine gozdov (FAO, 2010)

Organizacija FAO v poročilu o stanju gozdov za leto 2010 navaja, da ti danes pokrivajo 4033 mio ha (31 % kopna) oz. da se nahajajo na 79 % svoje potencialne površine.

Primerjava s stanjem iz preteklih dveh desetletij pokaže, da je med letoma 1990 in 2000 izginilo 8,3 mio ha gozdov/leto, medtem ko se je v obdobju od 2000 do 2010 ta površina zmanjšala za 5,2 mio ha/leto, kar še vedno znaša izgubo 14.000 ha ali 140 km² gozdov na dan. Glavnina gozdov izgine v Afriki in Južni Ameriki (8,28 mio ha/leto, 5,65 mio ha/leto), medtem ko se v Aziji v zadnjih desetih letih površina gozda povečuje za 2,24 mio ha/leto (slika 3).

Struktura gozdov

Podatki o strukturi gozdov kažejo, da je 36 % vseh gozdov brez vidnih neposrednih posegov človeka in zato sodijo v skupino naravnih gozdov oz. pragozdov, ki jih gradijo avtohtone drevesne vrste in kjer rastnorazvojni procesi potekajo nemoteno. Največji delež naravnih (pra)gozdov se nahaja v Južni Ameriki (75 %). Njihov delež na globalni ravni v zadnjih desetih letih narašča za okoli 4 mio ha/leto predvsem na račun selitve gospodarskih aktivnosti iz naravnih gozdov na gozdne plantaže, ki nastajajo na negozdskih površinah.

Na več kot polovici svetovnih gozdov (57 %) je zagotovljena naravna regeneracija z avtohtonimi vrstami, medtem ko je 7 % gozdov osnovanih z zasaditvijo drevesnih

vrst, pri čemer na 75 % površine uporabljajo tujerodne drevesne vrste.

Površina gozdov z izrazito poudarjeno lesno pridelovalno funkcijo znaša 1200 mio ha (30 % gozdov), medtem ko površina večnamenskih gozdov znaša 949 mio ha (24 % gozdov). Največ lesnopridelovalnih gozdov je v Evropi, kjer je kar 52 % vseh gozdov namenjenih pridelavi lesa, sledi Azija z 39 %. Površina naravnih gospodarskih lesnopridelovalnih gozdov se zmanjšuje (0,2 % na leto), in to predvsem na račun naraščanja deleža gozdnih plantaž (0,2 % na leto), ki trenutno znaša 7 % svetovnega gozda.

Površina svetovnega gozda se spreminja tudi glede na osnivanje novih gozdnih površin na negozdskih tleh in glede na intenziteto krčenja gozdov. Letno se na negozdskih tleh osnuje 5,6 mio ha novih gozdnih površin, medtem ko se letno izkrči 5,3 mio ha gozdov. Glavnina teh aktivnosti poteka v Aziji (Kitajska), kjer je letno 4,9 mio ha novih pogozditev in 2,4 mio krčitev gozda.

Biomasa gozdov

Biomasa gozdov je leta 2010 znašala 600 Gt, kar ustreza 149 t/ha. Več kot polovica vse biomase gozdov (56 %) se nahaja v tropskih gozdovih Južne Amerike (247t/ha) ter Zahodne in Centralne Afrike (249 t/ha). Primerjava s potencialno količino biomase za posamezne tipe gozdov pokaže, da je stopnja izkoriščenosti rastišč današnjih tropskih gozdov 66 % (potencial 388 t/ha), medtem

ko je ekološka izkoriščenost gozdov zmerne pasu le 38 % (100 t/ha). Količina odmrle organske mase znaša 67 Gt suhe snovi ali 16,6 t/ha. Biomasa gozdov se je v zadnjih 20 letih zmanjšala za 23 Gt ali 3,6 %, predvsem zaradi zmanjšanja površine gozdov.

Lesna zaloga in izkoriščanje gozdov

Lesna zaloga je kazalnik stanja gozdov kot vira lesa. Leta 2010 je znašala celotna lesna zaloga planeta 527 mrd m³ ali 131 m³/ha, pri čemer je največja lesna zaloga tropskih vlažnih gozdov Južne Amerike (205 m³/ha) in Zahodne in Centralne Afrike (189 m³/ha). Analiza strukture lesne zaloge pokaže, da 61 % lesne zaloge predstavljajo listavci in 39 % iglavci, pri čemer 61 % svetovne lesne zaloge predstavljajo ekonomsko zanimive drevesne vrste (v Evropi skoraj 100 %, v Afriki le 20 % oz. v Južni Ameriki 36 %). Stanje lesne zaloge se v zadnjih dvajsetih letih ni bistveno spremenilo. Letno izkoriščanje lesne zaloge obsega 0,7 % celotne lesne zaloge (3,4 mrd m³/leto), pri čemer se v povprečju polovica posekanega lesa porabi za kurjavo (Afrika 80 %). Največje izkoriščevalke gozdov so ZDA, ki opravijo kar 16 % svetovnega poseka. Količina poseka ostaja v obdobju zadnjih dvajset let relativno stabilna.

Zaloge ogljika

Gozdovi imajo zelo pomembno vlogo v procesu globalnega kroženja ogljika, saj ga kopičijo v obliki organske mase (neto primarna produkcija). Gozd predstavlja tudi velik vir ogljika zaradi procesov dihanja gozdnih ekosistemov in gozdnih požarov.

Zaloga ogljika v organski masi gozdov znaša 652 Gt (161 t/ha), pri čemer znaša zaloga ogljika v gozdni biomasi 289

Gt (71,6 t/ha) oz. 44 %, v odmrli organski masi gozdov 72 Gt (17,8 t/ha) oz. 11 % in v gozdnih tleh 291 Gt (72 t/ha) oz. 45 %. Analiza stanja kaže, da se je zaloga ogljika v gozdovih v zadnjih dvajsetih letih zmanjšala za 10 Gt. Največ ogljika, ki je pretežno v obliki biomase, je akumuliranega v tropskih vlažnih gozdovih Južne Amerike in Zahodne in Centralne Afrike, medtem ko je največji delež ogljika v tleh na širšem območju Evrope (slika 4).

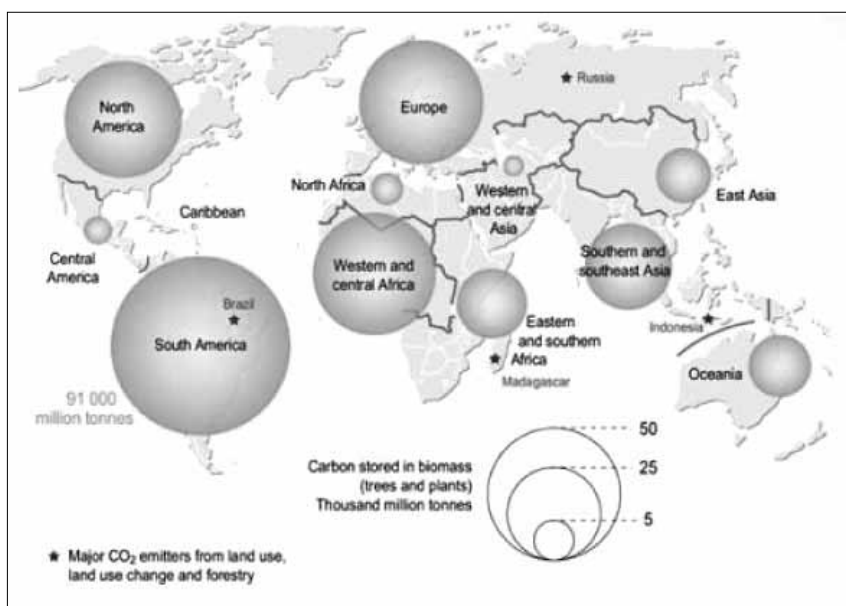
Biotska raznovrstnost in gozdni rezervati

Stanje biotske raznovrstnosti gozdov lahko okvirno opišemo s površino ali deležem naravnih (pra)gozdov, kjer rastnorazvojni procesi potekajo brez neposrednih vplivov človeka in kjer vlada optimalno ravnoesje med biološko strukturo gozdov in prevladujočimi dejavniki okolja.

Pragozdovi predstavljajo 36 % svetovnih gozdov (1359 mio ha), pri čemer jih je skoraj polovica (46 %) v območju tropskih vlažnih gozdov, kjer vlada največja vrstna pestrost. Zaradi zmanjševanja gozdnih površin in posredno zaradi vedno večjega ekonomskega izkoriščanja gozdnih virov se je površina svetovnih pragozdov v zadnjih dvajsetih letih zmanjšala za 88 mio ha oz. za 8 %. Posebno kategorijo pragozdov predstavljajo gozdni rezervati za zaščito biodiverzitete, ki predstavljajo 13 % svetovnih gozdov oziroma že tretjino vseh naravnih gozdov. Največ jih je v Aziji (24 %) ter Južni Ameriki (17 %) in Oceaniji (16 %). Površine gozdnih rezervatov so se od leta 1990 povečale za 94 mio ha.

Vitalnost gozdov

Vitalnost gozdov na globalnem nivoju od neantropogenih dejavnikov najbolj ogrožajo gozdni škodljivci in bolezni



Slika 4: Zaloga ogljika v gozdovih

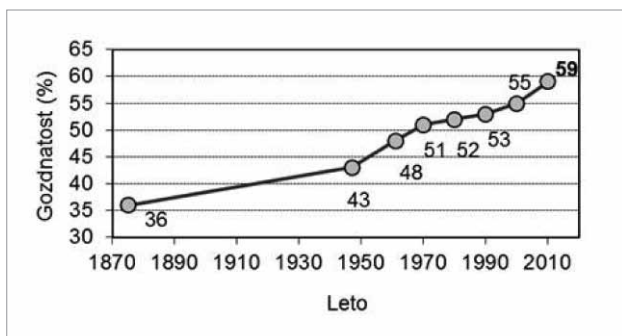
ter gozdni požari. Škodljivci in bolezni prizadenejo 1,6 % svetovnega gozda, pri čemer so najbolj prizadeta območja zmernega in borealnega pasu. Požari prizadenejo 1 % gozdov, čeprav je ocena zaradi slabega poročanja močno podcenjena. Drugi biotski (invazivne vrste) in abiotski (suše, veter, sneg/led) dejavniki, ki vlivajo na vitalnost gozdov, prizadenejo manj kot 1 % svetovnega gozda.

Stanje gozdov v Sloveniji

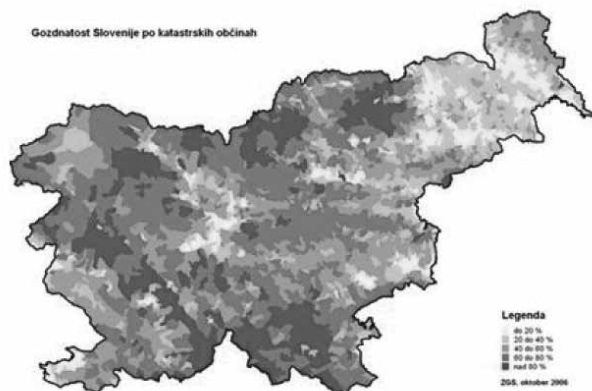
Gozd predstavlja potencialno vegetacijo na 93 % slovenskega ozemlja. To pomeni, da je glede na dejavnike naravnega okolja gozd najoptimalnejša oblika življenjske združbe skoraj na celotni površini države.

Površina gozda

Trend naraščanja deleža z gozdom pokritega dela Slovenije narašča že več kot 135 let. Gozd trenutno pokriva 1,18 mio ha oz. 59 % površine države (slika 5). Razkorak med naravno in potencialno vegetacijo Slovenije se zmanjšuje in je za evropske in svetovne razmere izjemno majhen. Trenutno je naravna vegetacija prisotna kar na 65 % površine Slovenije (slika 6).



Slika 5: Naraščanje površine gozda v Sloveniji

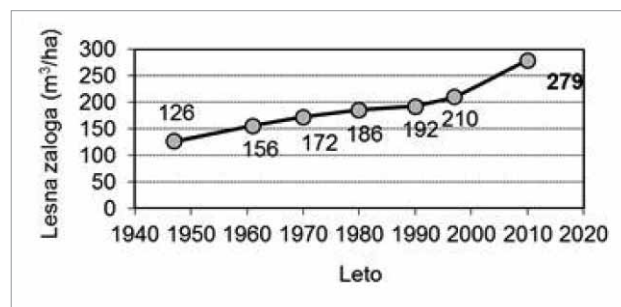


Slika 6: Trenutna gozdnatost Slovenije

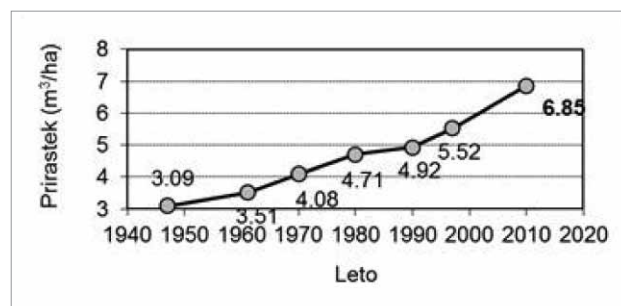
Lesna zaloga in izkoriščanje gozdov

Lesna zaloga se v slovenskem gozdu v zadnjih šestdesetih letih neprestano povečuje in danes znaša 331 mio m³ oz. povprečno 279 m³/ha (slika 7a). Lesno proizvodni potencial gozdnih rastišč je v povprečju 8 m³/ha/leto. Trenutni letni prirastek znaša 8,12 mio m³ oziroma 6,85 m³/ha, tako da izkoriščenost lesno proizvodnega potenciala znaša visokih 86 % (slika 7b).

V letu 2010 je bilo v slovenskih gozdovih skupno posekano za 3,37 mio m³, od tega 53 % iglavcev in 47 % listavcev. Posek je v odnosu do lesne zaloge gospodarskih gozdov znašal 1,08 % v odnosu do tekočega prirastka pa 43,5 %.



a) Lesna zaloga

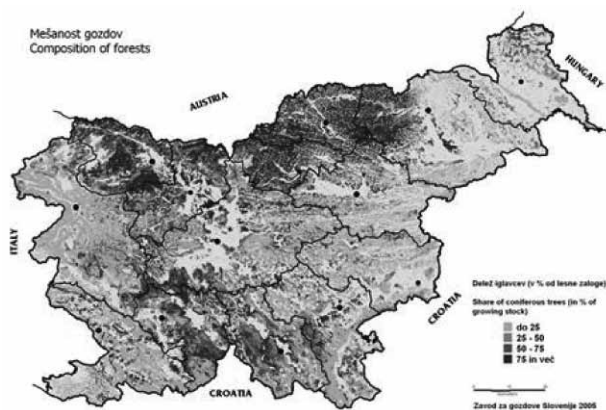


b) Prirastek

Slika 7: Naraščanje lesne zaloge (a) in prirastka v slovenskih gozdovih (b)

Struktura

Starostna in debelinska struktura slovenskega gozda je zadovoljiva, ni pa optimalna. Tako je 17 % mladih sestojev, odraščajočih sestojev je preveč (45 %), premalo pa odraslih (26 %), starejših 8 % in prebiralnih sestojev (4 %). To pomeni, da je v slovenskem gozdu premalo starega in debelega drevja, ki ima veliko ekonomsko in ekološko vrednost. Pestrost naravne sestave drevesnih vrst je dobro ohranjena, saj je močnejše spremenjenih (večinoma zasmrečenih) le 15 % gozdov (slika 8). Gozdove Slovenije gradi 51 drevesnih vrst (6 vrst iglavcev, 45 vrst listavcev) in od svojega naravnega stanja sta najbolj oddaljeni bukev in smreka (bukve 29 % premalo, smreke 27 % preveč).

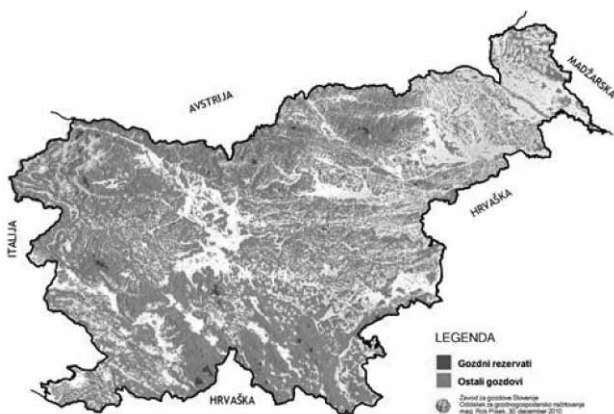


Slika 8: Delež iglavcev v lesni zalogi

Biodiverziteteta in gozdni rezervati

Relativno dobro stanje slovenskega gozda se odraža tudi na izjemno visoki biodiverziteti. Kljub temu so v slovenskem gozdu ogrožene vse vrste plazilcev in 65 % vrst dvoživk. Velika vitalnost slovenskega gozdnega prostora se odraža v pozitivnih kazalnikih populacijskih dinamik rjavega medveda in volka, vrst z vrha prehranjevalne piramide in zato izjemno občutljivi na stanje v okolju.

V Sloveniji je 9630 ha gozda (0,8 %) razglašeni za gozdne rezervate, v katerih so gozdovi prepuščeni naravnemu razvoju. V uredbi o varovalnih gozdovih in gozdovih s posebnim namenom je naštetih 172 gozdnih rezervatov. Prvi gozdni rezervati so bili že leta 1890 izločeni na območju kočevskih gozdov (slika 9).



Slika 9: Gozdni rezervati Slovenije

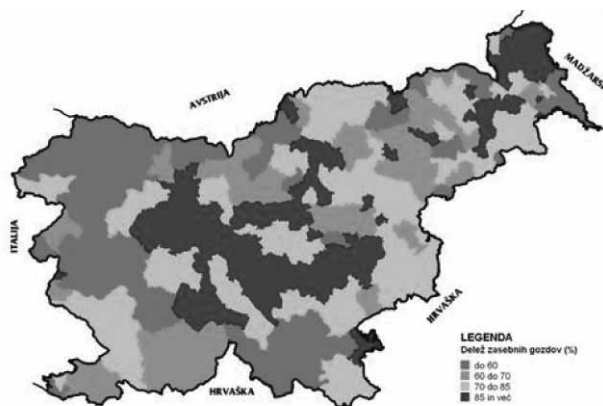
Vitalnost gozda

Slovenske gozdove poleg naravnih ujm (veter, žled, sneg) v zadnjih letih ogrožajo predvsem žuželke (v glavnem podlubniki), ki so najpogostejši vzrok za sanitarni posek (21 % sanitarnega poseka v letu 2010). Sanitarni posek predstavlja povprečno tretjino celotnega poseka in se v različnih letih giblje med 19 % in 45 % celotnega poseka. Tako stanje zmanjšuje delež potrebnih negovalnih sečenj

in s tem vpliva na neizpolnjevanje načrtnega gospodarjenja z gozdovi.

Posestna struktura gozda

V Sloveniji je 75 % gozdov v zasebni posesti, pri čemer s slovenskim gozdom razpolaga 300.000 lastnikov s povprečno površino gozda 2,3 ha (slika 10). Slovenija sodi med evropske države z najnižjo povprečno velikostjo zasebnih gozdnih posesti in hkrati med države z največjo razdrobljenostjo posestne strukture gozdov.



Slika 10: Delež zasebnih gozdov v Sloveniji

Razvoj gospodarjenja z gozdom v Sloveniji

Da bi razumeli trenutno odlično stanje slovenskih gozdov, je treba osvetliti dolgo zgodovino načrtnega iskanja optimalnega ravnovesja med naravnimi zmoglostmi slovenskega gozda in ekonomskimi interesi družbe za gozdne dobrine.

Strah pred izgubo gozda je povzročil, da se je razvilo gospodarjenje z gozdom namesto preprostega izkoriščanja gozda, kot naravnega vira za donos lesa, ki ga lahko prvič zaznamo že v srednjem veku z uredbo o prepovedi kozjereje na Krasu leta 1150. Sledile so uvedbe ortenburškega gozdnega reda (1406) in gozdnega reda za Istro (1452 in 1475) in Istro, Furlanijo in Kras (1541). Velika poraba jamskega lesa bi brez gozdnogospodarskih načrtov ogrozila obratovanje idrijskega rudnika (prvi načrti iz leta 1724 in 1759), sledili so gozdnogospodarski načrti za Trnovski gozd (1771, 1802) kot tudi Terezijanski gozdni red za Kranjsko (1771) in Ilirske province (1810). Iz navedenih uredb in načrtov je razvidno, da ima pri nas načrtno gospodarjenje z gozdom zelo dolgo tradicijo, ki se odraža tudi v avtohtonem razvoju slovenske gozdarske stroke, ki sta jo zasnovala Leopold Hufnagl (1857–1942) in Heinrich Schollmayer-Lichtenberg (1860–1930). Hufnagel je v kočevskih gozdovih razvil sistem prebiralnega gospodarjenja in se uprl golosečnemu sistemu gospodarjenja v visoko-

kraških gozdovih, s čemer je gozd zavaroval pred zakrasovanjem. Hkrati je na Kočevskem zavaroval nekaj pragozdnih ostankov (1890) in v svetovnem merilu postal pionir naravovarstva. Schollmayer je prevzel Hufnaglov koncept in ga dopolnil s kontrolno metodo, ki temelji na upoštevanju odzivov gozda na posege v preteklem obdobju za odločanje o gospodarjenju v naslednjem obdobju. Schollmayer je s tem v gospodarjenju z gozdom uvedel koncept kognitivnosti, kar ga uvršča med pionirje trajnostnega gospodarjenja z gozdom, ki zagotavlja izpolnjevanje ekonomskega donosa kot tudi drugih zgoraj obravnavanih ekosistemskih uslug gozda.

Obdobje po drugi svetovni vojni se je nadaljevalo z izjemnim razvojem gospodarjenja z gozdom po načelih sonaravnosti in trajnosti vseh gozdnih funkcij. Odpravljen je bil golosečni sistem gospodarjenja in odpravljena je bila kozjereja. Gozdnogospodarski načrti so zajeli vse gozdove in kontrolna metoda je bila sprejeta kot podlaga načrtovanju z gozdovi (zakon iz leta 1947). Izvedena je bila polna izmera slovenskih gozdov (1946 in 1951), izvedla se je decentralizacija gospodarjenja in na temelju samoskrbnosti z lesom in drugih gozdnih funkcij so se oblikovala gozdnogospodarska območja. V načrtovanje so se leta 1964 uvedle fitocenološke in dendrometrijske metode preučevanja gozdnih rastišč, kar je omogočilo uvedbo mnogonamenskega gospodarjenja z vsemi gozdovi, kjer se gozdnogospodarske cilje podreja rastiščnim zakonitostim. V slovenskem gozdarstvu lahko to imenujemo tudi točka spremembe paradigme v gospodarjenju z gozdom, kjer je mehanicistične koncepte dela nadomestil organistični celostni pristop k delu z gozdom. Prof. dr. Dušan Mlinšek je zaradi zahtev po novem znanju o ekosistemskih značilnostih slovenskega gozda začel ustanavljati gozdne rezervate

na vseh glavnih gozdnih rastiščih Slovenije. Gozdni rezervati, v katerih je prepovedana vsakršna gospodarska aktivnost, predstavljajo neprecenljivo raziskovalno infrastrukturo za razvijanje sistema celostnega mnogonamenskega, trajnostnega in sonaravnega gospodarjenja z gozdom kot obnovljivim naravnim virom. Danes je v mrežo vključenih 172 gozdnih rezervatov v skupni površini 9630 ha.

V nadaljevanju navajam nekaj temeljnih ugotovitev preučevanja gozdnih rezervatov, ki jih moramo upoštevati pri sonaravnem trajnostnem gospodarjenju z gozdovi:

- Gozd je spontan sistem vzrokov in posledic, ki za optimalno delovanje ne potrebuje človeka, zato samodejnih procesov v gozdu ne smemo motiti.
- Gozd razpolaga s številnimi mehanizmi upornosti in prožnosti, vendar so njihove kritične vrednosti izrazito rastiščno (lokalno) specifične.
- Gozd je prostorsko-časovno strukturiran sistem, ki ga gradijo prostorsko (vertikalne in horizontalne) in časovno razgibane strukture, prilagojene veliki heterogenosti gozdnih rastišč (dejavnikov okolja).
- Prostorsko-časovna dinamičnost gozda temelji na življenjski pestrosti, njen rezultat pa je optimalna usklajenost s prevladujočimi dejavniki okolja.
- Razgibana struktura pospešuje raznolikost življenja, ta pa pospešuje bogastvo novih oblik dinamičnega ravnovesja z okoljem.
- Gozd oblikuje velika individualnost posameznih dreves, zato moramo pri upravljanju z gozdom spoštovati individualnost in enkratnost vsakega posameznika.
- V gozdu prevladuje optimalna razvojna faza (odrasla drevesa), medtem ko je prostorski obseg in časovno trajanje pomladitvene razvojne faze in faze staranja in razgradnje sestojev veliko krajši.

Tabela 1: Najpogostejše napake pri delu z gozdom

Pri gospodarjenju z gozdom moramo upoštevati	Najpogostejše napake pri gospodarjenju z gozdom
Funkcije naravne regeneracije, naravno rast in samoregulacijo gozda	Gozd osnujemo s saditvijo dreves in njegov razvoj usmerjamo z našimi vnaprej določenimi ukrepi.
Stabilnost in zdravje gozda	Ne pospešujemo raznolikosti v gozdu
Strukturo in funkcijo gozda	Gozda ne prepoznavamo kot dinamičnega procesa
Zaščitne funkcije gozda	Uporaba neposrednih posegov in zanemarjanje posrednih povezav med elementi gozdnega ekosistema
Gozd kot najvišje razvit naravni ekosistem	Preveč se poudarja regeneracijo, premalo kultivacijo
Gozd kot naravni obnovljivi vir	Uporaba procesnih industrijskih metod v gozdove
Tok energije v gozd in med ekosistemi	Gozd obravnavamo kot skladišče lesa
Netržne gozdne usluge	Pridobivanje podatkov služi le izpolnjevanju lesne funkcije
Vsako drevo je individuum	Ne upoštevamo vsakega posameznega drevesa
Podporo in konkurenco med drevesi	Z gozdom ravnamo kot s pridelkom
Povezave med živo in »mrtvo« biomaso	Ne upoštevamo vloge »mrtve« substance
Odnose med rastlinami in živalmi	Živali v gozdu štejemo za škodljivce ali konkurente

- Obdobje rasti je za mlada drevesa obdobje dolgotrajnega, trdega, vzdržnega vztrajanja, ki ima za rezultat visoko vitalnost celotnega gozda.
- V gozdu je mrtvo drevo bolj »živo« kot živo drevo. Nega tal je uspešna z vzgojo debelega drevja in s sistematičnim puščanjem mrtvih stoječih in ležečih dreves. Spoštovati je treba živa in mrtva drevesa. Vsaj tolikšno pozornost, kot jo posvečamo življenju v krošnjah, moramo posvečati tudi življenju v tleh.

Kljub temu da imamo veliko razpoložljivega znanja o gospodarjenju z gozdom po konceptu sonaravnosti in trajnosti, gozd še velikokrat obravnavamo kot lesno njivo. V spodnji tabeli podajamo najbolj pogoste napake, ki se dogajajo pri gospodarjenju z gozdom (tabela 1).

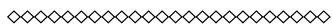
Sklep

Stanje svetovnega in slovenskega gozda odpira pomembna vprašanja za gozdarsko znanost, kako zaustaviti in preobrniti negativne trende kazalnikov stanja gozda na svetovnem nivoju in kako lahko pri tem pomaga slovenska gozdarska znanost. Pri tem se slovensko gozdarstvo sooča s tremi velikimi izzivi. Prvi izziv je izboljšanje in nadgradnja organističnega koncepta dela z gozdom v Sloveniji, z uporabo sodobnih sistemskih in metodoloških znanosti ter z razvojem in uporabo sistemskega načina razmišljanja pri celostnem gospodarjenju in upravljanju z gozdom. Drugi

izziv je prenos znanja o organističnem delu z gozdom na druga področja, kjer še vedno gospodarijo po mehanističnih načelih, kjer gozd podredijo ekonomskim interesom in za dosego ciljev uporabljajo tehnologije (sistem monokulturnih plantaž tujerodnih drevesnih vrst, uporaba fitofarmaceutskih sredstev, biotehnologija z uporabo gensko modificiranih dreves), ki rušijo naravne razvojne procese gozdnega ekosistema in s tem njegovo vitalnost in sposobnost opravljanja ekosistemskih uslug. Prenos znanja bi morali zagotoviti tudi na druga področja mehanističnega dela z naravnimi viri, kot so predvsem poljedelstvo, sadjarstvo in druge dejavnosti pridelave hrane. Tretji izziv je povezan predvsem z izobraževanjem različnih javnosti (od strokovne do laične), da v gozdu ne bodo videle le lesne njive, ampak sodobno civilizacijsko vrednoto.

VIRI

- Whittaker R. H. (1975): *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York.
- Kotar M. (1996): *Gojenje gozdov*. Biotehniška fakulteta, Univerza v Ljubljani.
- Bormann F. H. in G. E. Likens (1979): *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer-Verlag, New York.
- Chapin S. F. C., Matson P. A., Mooney H. A. (2002): *Principles of terrestrial ecosystem ecology*, Springer-Verlag New York
- Del Grosso S., Parton W., Stohlgren T., Zheng D., Bachelet D., Prince S., Hibbard K., Olson R. (2008): Global potential net primary production predicted from vegetation class, precipitation, and temperature. *Ecology* 89: 2117–2126.
- FAO (2010): *Global Forest Resources: Assessment 2010*. FAO Forestry Paper 163.



Marko Debeljak je izredni profesor ekologije in predavatelj ekologije, sistemske ekologije in ekološkega modeliranja na univerzah v Sloveniji, Franciji in ZDA. Kot raziskovalec se na Odseku za tehnologije znanja Instituta Jožef Stefan ukvarja z uporabo sodobnih metod podatkovnega rudarjenja in kvalitativnega večparametrskega odločitvenega modeliranja pri preučevanju agrarnih in gozdnih ekosistemov.

Marko Debeljak is associate professor of ecology. He gives lectures in ecology, systems ecology and ecological modelling at the Universities in Slovenia, France and USA. As a researcher at the Department of Knowledge Technologies at Jozef Stefan Institute he works on applications of advanced data mining techniques and qualitative decision support modelling in studies of arable and forest ecosystems.

Medsebojna povezanost rastlin ter ozračja in klime *The interaction of plants with atmosphere and climate*

Alenka Gaberščik

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo
University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology
Večna pot 111, 1000 Ljubljana
alenka.gaberscik@bf.uni-lj.si



Povzetek: Zemlja je biogen sistem, saj skozi prehranjevalne spletke organizmov prehaja energija in krožijo snovi, kar vpliva na vse sfere našega planeta; hidrosfero, ozračje in tla pa tudi na razmere v biosferi. Rastline oblikujejo ozračje in klimo s presnovnimi procesi (fotosintezo, celičnim dihanjem, fotorespiracijo), z vključenostjo v vodni krog, z absorpcijo in odbojem svetlobe, z oddajanjem različnih snovi, ki služijo kot kondenzacijska jedra, s pospeševanjem preperevanja kamnin in obarjanja karbonata ter s kopičenjem ogljika v usedlinah.

Abstract: Earth is a biogenic system, because the flow of energy and cycling of matter occur *via* the food-web of organisms and affect all spheres of our planet: atmosphere, hydrosphere, pedosphere, as well as biosphere. Plants shape the atmosphere and climate through metabolic processes (photosynthesis, respiration, photorespiration), by involvement in water

cycle, by absorption and reflection of radiation, through release of different substances that serve as condensation nuclei, by accelerating the weathering of rocks and sedimentation of carbonate as well as by accumulation of carbon in the sediments.

Uvod

Človeštvo dojema živi svet (biocenoza) na primitiven, potrošniški način, kot vir hrane in drugih dobrin. To pojmovanje je pripeljalo do prekomernega izkoriščanja narave. Danes vemo, da predstavlja biocenoza edinstven in celovit sistem, ki uravnava in vzdržuje ugodne bivalne razmere. Tudi današnje ozračje, klima in tla so rezultat delovanja organizmov. Brez življenja bi bila Zemlja popolnoma drugačna. Atmosfera bi bila brez kisika, temperatura bi bila nevzdržna - od 240 do 340 °C, pa tudi zračni pritisk bi bil nekaj 10-krat večji kot je danes.

Zemlja - biogen sistem

Zemlja je biogen sistem, saj skozi prehranjevalne spletke organizmov prehaja energija in krožijo snovi, kar vpliva na vse sfere našega planeta; hidrosfero, atmosfero in pedosfero pa tudi na razmere v biosferi. Organizmi so letno vključeni v pretvorbo milijard ton ogljika, vodika, kisika, dušika, fosforja in žvepla ter milijonov ton aerosolov in različnih delcev, ki krožijo med atmosfero, hidrosfero in litosfero. To kroženje ustvarja razmere, primerne za življenje vseh organizmov, vključno z nami.

Razvoj našega planeta je potekal milijarde let. Postopnost procesov je omogočala, da se je med organizmi in okoljem nenehno vzpostavljalo ravnoesje. Tudi odnosi med organizmi so bili usklajeni. Vrste so v času razvoja pri-

dobile lastnosti, ki so jim omogočile uspešno preživetje v določenem okolju. Ko so se razmere spremenile, je to lahko ogrozilo preživetje vrste. Večina sprememb je bila postopna, kar je omogočalo izbor bolj prilagojenih osebkov in vrst, spreminjanje vrstne sestave in migracije vrst ter tako nemotenost procesov na našem planetu. Izjemoma je prišlo do nenadnih sprememb, ki so jih povzročili večji vulkanski izbruhi ali padci meteoritov. Ob takih dogodkih so organizmi množično izumirali in število vrst se je močno zmanjšalo. Danes smo spet na pragu množičnega izumrtja. Tokrat je vzrok za to izkoriščevalska in z naravo neusklajena dejavnost človeka.

Ozračje

Zgradba ozračja

Ozračje je najobčutljivejša sfera našega planeta. Je plinski ovoj, ki se širi približno 600 km od Zemljine površine. Sestavljeno je iz več plasti. Najpomembnejši za razvoj življenja sta troposfera in stratosfera z ozonsko plastjo. Troposfera je najgostejša, notranja plast ozračja, debela od 10 do 18 km. Če Zemljo primerjamo z jabolkom, lahko debelino te plasti, primerjamo z jabolčno lupino. V tej tanki plasti se kopičijo vsi produkti človekovega delovanja, v njej pa nastaja tudi vreme. Na prehodu med troposfero in stratosfero je temperaturna inverzija, ki upočasnjuje pre-

hajanje snovi med obema sferama. Zato ni čudno, da so spremembe v zgradbi troposfere in v klimatskih vzorcih razmeroma hitre.

Ozračje in klima nekoč

V pra-ozračju so prevladovali vulkanski plini. Kisika v prosti obliki ni bilo. Spremembe ozračja so bile odvisne izključno od obsega sproščanja vulkanskih plinov in preperevanja. S pojavom primarnih proizvajalcev, pred 3.800 milijoni leti, so se razmere začele spreminjati. Ogljikov dioksid se je v procesu fotosinteze vezal v organsko snov, kot stranski produkt pa je nastajal kisik, ki je omogočil oksidativne procese in nastanek ozonske plasti v stratosferi. Pred 1000–570 milijoni leti so bile koncentracije kisika že 2–3 %. V kambriju je bila količina v ozračju že tako visoka, da je omogočila razvoj večjih mnogoceličarjev.

V fanerozoiku so se, zaradi aktivnosti organizmov in delno tudi geokemijskih procesov, koncentracije CO₂ postopno nižale, občasno pa je prišlo do hitrega dviga. Znanstveniki predvidevajo, da so bili dvigi povezani z velikimi naravnimi katastrofami, ki so povzročile razpad naravnih sistemov in posledično prevlado katabolnih procesov nad anabolnimi. Zaradi sprememb koncentracij CO₂, se je spremenjalo tudi temperatura ($\Delta T = 4 \ln(RCO_2)$), kjer R pomeni koncentracijo CO₂.

Vplivi rastlin na ozračje in klimo

Fizikalni vplivi

Klima je povprečni vzorec vremena na določenem območju. Če hočemo razumeti prispevek rastlin pri oblikovanju klime, moramo poznati fizikalne vplive. Najpomembnejša sta periodičnost Zemljinega gibanja glede na Sonce, tako imenovani Milankovičev učinek ter pojavljanje Sončevih

peg. V Zemljini zgodovini je pomembno vlogo odigral tudi položaj kontinentov in vzorci morskih tokov ter spremembe v jakosti sevanja sonca. Predvidevajo, da je bil doprinos k spremembam klime zaradi povečevanja sevanja sonca v zadnjih 500 milijonih letih 5 %. Skupno delovanje vseh fizikalnih vplivov pri današnjih spremembah klime pa je ocenjeno na 40 %, za ostalih 60 % pa so odgovorni biološki procesi na Zemlji.

Vplivi rastlin

Posredni in neposredni vplivi

Na ozračje in klimo vplivajo vsi organizmi, najpomembnejšo vlogo pa imajo rastline kot primarni proizvajalci. Vpliv na ozračje se odraža v kratkem »biološkem« rezidenčnem času ogljika, ki je le 10 let.

Rastline vplivajo na ozračje in klimo na več načinov. Neposredno vplivajo (1) z življenjskimi procesi, pri katerih se sprošča ali porablja CO₂: to so fotosinteza, respiracija in fotorespiracija, (2) z vključenostjo v kroženje vode, (3) z absorpcijo oziroma odbojem sončevega sevanja ter (4) z oddajanjem različnih snovi, ki lahko služijo kot kondenzacijska jedra. Posredno vplivajo s svojo vlogo pri preperevanju kamnin, obarjanju karbonata in kopičenju ogljika v usedlinah (Tabela 1). Nekateri učinki so hitri in vplivajo v krajših intervalih, drugi pa delujejo v obdobju milijonov let.

Vloga presnovnih procesov

Temelj primarne proizvodnje na našem planetu je fotosinteza. V davniini je primarna proizvodnja fotoavtotrofov potekala v vodi. S preходом na kopno se je delež kopenskih rastlin v primarni proizvodnji začel povečevati in danes ocene znanstvenikov kažejo, da je obseg kopenske proizvodnje enak ali celo nekoliko višji od tistega v oceanih. Kljub temu pa se vodno in kopno okolje razlikujeta glede

Tabela 1. Posredni in neposredni učinki rastlin na ozračje in klimo

DELOVANJE	PROCESI PRI RASTLINAH	POVZROČENE SPREMEMBE
Neposredno	fotosinteza: privzem CO ₂ , sproščanje O ₂	spremenjena sestava atmosfere
	respiracija: privzem O ₂ , sproščanje CO ₂	
	fotorespiracija: poraba O ₂ , sproščanje CO ₂	
	transpiracija: oddajanje H ₂ O - pretvorba toplote v latentno toploto	spremenjena energijska bilanca krajine
	absorpcija in odboj svetlobe (albedo)	spremenjena energijska bilanca krajine
	oddajanje različnih hlapnih snovi (terpeni, metil halogenidi,...)	kondenzacijska jedra – vpliv na nastanek padavin
Posredno	vpliv koreninskega sistema na tla in preperevanje kamnin in posledično sproščanje fosforja	povečana primarna produkcija tako na kopnem, kot tudi v oceanih
	kalcifikacija	obarjanje ogljika – vpliv na sestavo atmosfere
	usedanje in nastanek sedimentov	kopičenje ogljika – vpliv na sestavo atmosfere

kopičenja biomase (in s tem ogljika), ki je na kopnem kar 1000-krat večje kot v oceanih. Razlike so tudi v kopičenju C v tleh in usedlinah, saj je v prsti na kopnem shranjeno 0,7 % vsega C, v oceanskih usedlinah pa le 0,3 % C. Pomembno je tudi dejstvo, da je v oceanih kar od 10–50 % C kopenskega izvora.

V procesu fotosinteze se CO₂ veže v Calvinov cikel, ključen encim tega cikla se imenuje RUBISCO. Zakaj zahajamo v podrobnosti in omenjamo encime? Zato, ker je RUBISCO odigral pomembno vlogo pri uravnavanju razmer v »globalnem vrtu« in je najbolj zastopan protein na našem planetu. RUBISCO je akronim za zapleteno ime ribulozo bi fosfat karboksilaza/oksidaza. RUBISCO poskrbi za vezavo CO₂ v Calvinov cikel in na ta način naredi ogljik dostopen drugim organizmom. Tudi ljudje smo narejeni iz ogljika, ki ga iz ozračja privzemajo rastline. Rastlinska pretvorba CO₂ je obsežen proces, saj za vezavo 1,47 g CO₂ rastline potrebujejo kar 2500 l zraka. Ključno »vratarsko« vlogo pri tem opravlja RUBISCO, ki katalizira vezavo CO₂. V Zemljini zgodovini so se pojavljale različne oblike RUBISCA, ki so optimalno delovale v danih razmerah. Posebnost tega encima je, da lahko deluje kot karboksilaza (katalizira vezavo CO₂), pa tudi kot oksidaza (katalizira vezavo O₂) in sicer v cikel, ki ga imenujemo fotorespiracija ali »dihanje na svetlobi«. Ta proces, katerega produkt so nekatere aminokisline, nima nikakršne povezave s celičnim dihanjem v mitohondrijih. V obdobju, ko kisika v atmosferi še ni bilo, ta dvojnost ni predstavljala omejitve, težave so se pojavile, ko so koncentracije kisika narasle. Takrat je RUBISCO opravljal dvojno vlogo. Po eni strani je kataliziral vezavo CO₂ v Calvinov cikel, po drugi strani pa vezavo O₂ v cikel imenovan fotorespiracija. Preferenca RUBISCA za CO₂ je sicer mnogo večja kot za O₂, vendar se pri zmanjšanih koncentracijah CO₂ in visokih jakostih svetlobe fotosinteza močno zmanjša na račun fotorespiracije. Na primer pri koncentraciji O₂ 20 % in 200 ppm CO₂ se fotosinteza zaradi dvojne vloge RUBISCA zmanjša za več kot 40 %. Do zmanjšanja fotosinteze pa ne pride le zaradi zmanjšanja koncentracije CO₂, ampak tudi zaradi povečane koncentracije O₂, saj je za aktivnost RUBISCA pomembno razmerje med obema plinoma.

Postopno zmanjševanje koncentracij CO₂ v atmosferi je bilo za rastline omejujoče, zato so se razvile prilagoditve, ki so omogočale rastlinam povečevanje notranjih koncentracij CO₂ (na mestu vezave CO₂) in s tem zmanjševanje negativnih učinkov O₂, oziroma zmanjševanje obsega procesa fotorespiracije. Te prilagoditve so obsegale manjšo občutljivost fotosinteze za O₂, uspešnejšo vezavo CO₂ (npr.: pri rdečih algah), CO₂ koncentracijske mehanizme (CMC) pri vodnih fotoavtotrofi in C4 način fotosinteze pri kopenskih rastlinah. Vsaka prilagoditev je pomenila tekmovalno prednost rastline v določenih razmerah. Na primer razvoj CMC pri fitoplanktonu je imel precejšne

posledice, saj naj bi v devonu povzročil množično izumrtje, ker se je produkcija nekaterih vrst zelo povečala. Pojavilo se je cvetenje alg, spremembe v združbi in obarvanje apnenca.

Pomen preperevanja kamnin

Rastline imajo pomembno vlogo pri preperevanju kamnin in sproščanju hranil. Pospešujejo preperevanje zaradi (1) zadrževanja vode in transpiracije, ki neposredno vplivata na kemijske reakcije in mikrobo aktivnost v tleh, (2) dihanja korenin ter vpliva na dejavnost mikroorganizmov v tleh, kar zakisuje tla, (3) izločanja različnih snovi (organskih kislin in kelatov), ki raztapljajo kamnino in povečujejo poroznost ter (4) neposrednega fizičnega delovanja rastlinskih korenin na tla (rizoturbacija). Zaradi preperevanja s fosforjem bogatih kamnin, pride do sproščanja P, kar se odraža v povečani kopenski in oceanski primarni proizvodnji (ponor C) in sproščanju O₂. Razpadanje silikatnih kamnin pa je ponor CO₂, ker poteče reakcija $\text{CaSiO}_3 + \text{CO}_2 \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{SiO}_2$.

V zgodovini našega planeta se je stopnja preperevanja povečevala z razvojno stopnjo in presnovnim tipom rastlin ter vitalnostjo ekosistemov. Na primer drevesa, posebno v simbiozi z glivami, imajo nekaj razredov večji vpliv na preperevanje kot mahovi (1.5–10 krat).

Rastlinski vplivi na kamnino so se začeli postopno z naseilitvijo kopnine. Na začetku fanerozoika, v kambriju (pred 510 milijoni let) in silurju (pred 420 milijoni let) so bili vplivi neznatni, saj so bile rastline enostavne in še niso imele razvitih korenin. V devonu (pred 400–360 milijoni let), ko so se razvile praproti s plitvim koreninskim sistemom, se je proces preperevanja začel, z razvojem semenk in simbiotskih gliv (pred 365 milijoni let) je bilo preperevanje močno pospešeno.

Razvoj kopenskih rastlin je imel še druge posledice, ki so vplivale na ozračje in klimo. CO₂ je bilo vedno manj, medtem ko so koncentracije O₂ naraščale. Glavne »žrtve« povečanih koncentracij O₂ so bili gozdovi. Prihajalo je do pogostih požarov in akumulacije premoga. Obenem je, zaradi aktivnih kisikovih spojin, prihajalo do mutacij, ki so botrovale nastanku novih vrst. Zaradi večje kompleksnosti rastlinskih združb in večje porabe C, so se koncentracije ogljikovega dioksida zmanjševale, kar je vplivalo na nižanje temperature. Primarna produkcija in stopnja preperevanja na kopnem sta se ponovno zmanjšali, kar je vplivalo tudi na količino hranil, ki se je verjetno zmanjšala in prav tako njihovo spiranje v oceane, kar je vplivalo na primarno proizvodnjo oceanov (manjši ponor C), ter zmanjšanje globalnih koncentracij O₂.

Če se ozremo v zgodovino ugotovimo, da je ob spremembah koncentracij CO₂ v ozračju prihajalo do zanimivega pojava. Koncentracije CO₂ so se večkrat postopno nižale,

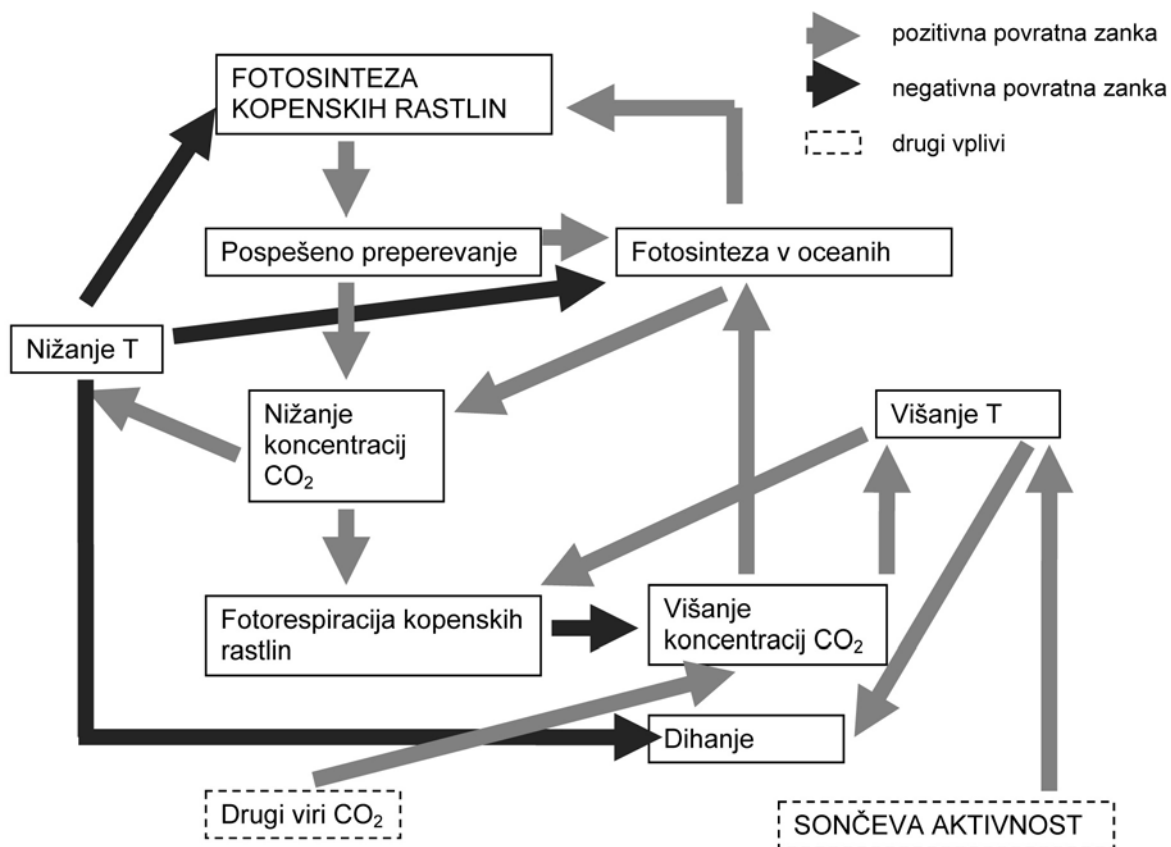
niki pa niso padle pod 180 ppm. Po upadanju je vedno spet prišlo do povečanja. Znanstveniki so poskušali razložiti, zakaj se je to dogajalo. Vsaj delni odgovor na to vprašanje je encim RUBISCO in njegova dvojna vloga ter zahteve rastlin po ogljikovem dioksidu. Zahteve različnih fotoavtotrofov so različne, kar jim daje prednost v določenih razmerah. Pri tistih, ki imajo razvite koncentracijske mehanizme (CMC v vodi in C4 način fotosinteze na kopnem) so potrebne znatno nižje koncentracije CO₂ kot pri tistih, ki imajo »osnovni« C3 način fotosinteze. Dodatno lahko učinkovitost izrabe CO₂ spremenijo tudi okoljske razmere, ki vladajo v naravnih sistemih. Tako je laboratorijsko izmerjena CO₂ fotosintezna kompenzacijska točka (ničelna točka fotosinteze) zelenih delov C4 rastlin manj kot 10 ppm, C3 rastlin okrog 50 ppm, medtem ko je ekološka kompenzacijska točka naravnih sestojev lahko tudi 180-190 ppm. Torej, če koncentracije CO₂ padejo pod to vrednost, rastline ne morejo zaključiti življenjskih ciklov. Postopno jih nadomestijo bolj prilagojene rastline. To se je verjetno dogajalo v času ledenih dob, ko so bile rastline na meji »stradanja«, saj so se koncentracije CO₂ približale ekološki kompenzacijski točki. V takih razmerah je fotorespiracija močno narasla in razgradnja je bila višja kot asimilacija. Ekosistemi so začeli propadati, kar je vodilo v še večje sproščanje in naraščanje koncentracij CO₂ v ozračju.

Slednje je postopno spet vodilo v povečano rast rastlin. Vse skupaj delovalo kot »jo-jo«, seveda pa ne smemo pozabiti, da je bila roka, ki je »jo-jo« držala, ekscentričnost sončnega sistema.

Posledice manjše vitalnosti, propadanja oziroma uničenja ekosistemov so bile vidne že večkrat v zgodovini, ko so se koncentracije CO₂ povečale zaradi naravnih katastrof. Podobnemu stanju smo priča danes, le da je degradacijo narave povzročil človek, ne pa »stradanje« zaradi pomanjkanja CO₂.

Kaj pomenijo povečane koncentracije CO₂ za rastline danes? Povečanje koncentracij CO₂ bi v normalnih razmerah pomenilo zmanjšanje fotorespiracije in višjo neto fotosintezo, vendar temu ni vedno tako. Vzrok za to je hitrost današnjih sprememb in omejenost rastlin z drugimi viri (npr. hranili). Za vzpostavitev novega vzorca vegetacije je bilo v obdobjih med ledenimi dobami potrebno nekaj 1.000 do nekaj 10.000 let.

Spremenjena vegetacijska odeja in tla imajo tudi številne neugodne posledice kot so: manj intenzivno preperevanje kamnin, nižja akumulacija biomase in posledično manj C shranjenega v usedlinah, spremembe albeda in kroženja vode (potencialne kot tudi dejanske evaporacije in zadrževanja vode). Vse to spet pomeni drugačne okoljske razme-



Slika 1. Posredni in neposredni vplivi rastlin na koncentracije CO₂ in na temperature (povzeto po Igamberdiev in Lea, 2006).

re za rastline. Prej uspešne vrste postanejo manj uspešne in izginejo ali spremenijo območje svojega areala. Končni učinek je siromašenje združb in zmanjševanje njihovega ekološkega potenciala. Na izpraznjenih mestih se naselijo invazivne vrste. Oslabljenе združbe se slabše odzivajo na spremenljive okoljske razmere, pojavijo se škodljivci in različne bolezni. Končni rezultat je zmanjšanje jakosti anaboličnih procesov (privzema CO₂) in povečevanje jakosti razpadnih procesov (sproščanja CO₂).

Kroženje vode in rastline

Kroženje vode nam skupaj s sončevim sevanjem zagotavlja razmere ugodne za življenje. Vodna para pa je tudi glavni toplogredni plin. Količina vodne pare v ozračju je v ravnovesju z tekočo vodo na Zemlji. To ravnovesje je odvisno od temperature. Glede na Clasijs-Clayperton-ovo enačbo, se količina vodne pare v ozračju podvoji, če se temperature povečajo za 10 °C. To spet poveča učinek tople grede, ogrevanje Zemlje, izhlapevanje in tako se zgodba nadaljuje. Rastline vplivajo na klimo s svojo vključenostjo v vodni krog. V rastlinah (in tudi ostalih organizmih) je shranjen neznaten delež svetovnih zalog vode, pomembno pa je njeno potovanje skozi rastline. Te vodo sprejemajo preko korenin in jo v procesu transpiracije sproščajo skozi listne reže. Rastline oddajanje vode aktivno nadzorujejo. Če je vode dovolj so razsipne in prehajanje vode skozi rastlino je neprekinjeno. Ko pa vode primanjkuje z vodo varčujejo, tako da delno ali popolnoma zaprejo listne reže. Dvanajst metrsko drevo lahko na dan sprost v ozračje tudi več kot 100 litrov vode, v celotni rastni sezoni pa lahko tudi več kot 5000 litrov. Strokovnjaki so ugotovili, da so prav kompleksne rastlinske združbe tiste, ki so do sedaj zagotavljale stabilnost klime. Izhlapevanje vode iz gozdov je v veliki meri uravnavalo kroženje vode na kopnini. Na primer padavine v Kaliforniji so v glavnem odvisne od vode, ki izhlapi iz Pacifika, medtem, ko je četrtna do polovica padavin v Amazoniji posledica območne vegetacije. Raziskave so pokazale, da ima odstranjevanje rastlin za posledico zmanjšanje količine padavin in pregrevanje tal, kar lahko povzroči širjenje puščav.

V oceanih pa je ključna količina rastlinskega planktona, ki prestreza svetlobo. Kjer je planktona malo, svetloba prodira globlje in vrhnje plasti ostajajo hladnejše. Ohlajanje pa pomeni tudi manj izhlapevanja, kar niža toplogredni učinek. Kot je znano, je zaradi različne razpoložljivosti hranil rast fitoplanktona večja v večjih zemljepisnih širinah in manjša na ekvatorju, kar ublaži temperaturne učinke zaradi neposrednega Sončevega sevanja.

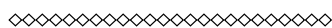
Poseganje v naravne sisteme, uničevanje rastlinske odeje in urbanizacija vplivajo tudi na kroženje vode in tako neposredno na energijsko izmenjavo na površini planeta. Vedno pogostejše smo priča nepredvidenim skrajnim vremenskim dogodkom. Spreminjajo se temperature in količina ter razporeditev padavin. To vpliva na količino vodne pare v ozračju in povzroča spremembo količine vode v ledenih in snežnih zalogah. Obenem se tudi zmožnost krajine za zadrževanje vode zmanjšuje. Na utrjenih površinah in v predelih z okrnjenim rastlinstvom voda ne pronica več v tla, ampak površinsko odteka v vodotoke in od tam v morje. S sabo odnaša tudi tla, ki so neprecenljiva dobrina, saj omogočajo rast rastlinam. V spremenjeni krajini se poleg sprememb kroženja vode spremeni tudi albedo (odboj Sončevega sevanja), kar spet vpliva na lokalne temperature.

Zaključek

Stalnost in predvidljivost ozračja in klime ter ugodno življenjsko okolje ni nekaj samo po sebi umevnega, ampak je odvisno od nemotenosti procesov v ekosistemih. Spremembe in uničenje ekosistemov vodijo v hitre in nepredvidene spremembe okoljskih razmer, ki se najhitreje odražajo v ozračju. Zaradi zapletenosti bioloških procesov te spremembe s tehnološkimi pristopi lahko le nekoliko omilimo, ne moremo pa stanja izboljšati. Spremembe ozračja in klime so naša realnost. Ne glede na to ali nam prihodnost prinaša ogrevanje ali ohlajanje planeta, vemo, da so naravni sistemi ključni za ohranjanje prožnosti našega planeta ter blaženje negativnih učinkov teh sprememb in vzdrževanje ugodnih razmer za naše življenje. In kolikošen je delež ohranjene narave, ki še zadošča za vzdrževanje ugodnih življenjskih razmer? Glede na vremenske vzorce, ki smo jim priča danes, je edini odgovor, ki se kar sam ponuja: »vse, kar je še ostalo«.

VIRI

- Gorshkov, V. G., Makarieva A. M., Gorshkov, V. V., 2004: Revising the fundamentals of ecological knowledge: the biota-environment interaction. *Ecological complexity*, 1, 17-36.
- Igamberdiev, A. U., Lea, P. J., 2006: Land plants equilibrate O₂ and CO₂ concentrations in the atmosphere. *Photosynthetic Research*, 87, 177-194.
- Lenton, T. M., 2001: The role of land plants, phosphorus weathering and fire in the rise and regulation of atmospheric oxygen. *Global Change Biology*, 7, 613-629.
- Nisbet, E. G., Nisbet, R. E. R., 2008: Methane, oxygen, photosynthesis, rubisco and the regulation of the air through time. *Phil. Trans. R. Soc.*, 363, 2745-2754.
- Pagani, M., Caldeira, K., Berner, R., Beerling, D. J., 2009: The role of terrestrial plants in limiting atmospheric CO₂ decline over the past 24 million years. *Nature*, 460, 85-89.



Alenka Gaberščik je doktorirala na področju ekologije na ljubljanski univerzi. Dela na Oddelku za biologijo, BF, UL. Sodeluje v dodiplomskih in podiplomskih programih, kjer predava predmete Ekologija, Ekologija rastlin, Ekosistemi, Varstvo okolja in naravne dediščine, Gospodarjenje z manjšinskimi ekosistemi ter Spremembe okolja in rastline. Njeni raziskovalni področji sta ekologija rastlin in ekosistemi. Je članica različnih združenj, urednica znanstvene revije Acta Biologica Slovenica in predsednica Društva biologov Slovenije.

Alenka Gaberščik received her Ph.D in Ecology from the University of Ljubljana. She works at the Department of Biology, BF, UL. She is involved in undergraduate and postgraduate programs giving lectures on plant ecology, ecosystems, nature conservation and environment protection. Her research is oriented to plant ecology and different ecosystem processes. For more than 20 years she is researching the world known phenomenon - the intermittent Lake Cerknica. She is a coordinator of the research program Plant Biology, editor of scientific journal Acta Biologica Slovenica and president of Association of Biologists of Slovenia.

Možnosti vpliva gensko spremenjenih (transgenih) organizmov na ekosisteme

Possible impact of transgenic organisms on ecosystems

Ivan Kreft

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo
University of Ljubljana, Biotechnical faculty, Department of Agronomy
Jamnikarjeva 101, SI-1000 Ljubljana, Slovenija
Ivan.kreft@guest.arnes.si



Izvleček: Uporaba transgenih organizmov je predstavljena z vidika sprejemljivosti tehnologij. Sodobna biotehnologija je marsikdaj potrebna predvsem zato, da omili učinke neustrezne in neodgovorne uporabe tehnologij.

Abstract: Possible impacts of transgenic organisms on ecosystems are discussed from the point of view of acceptability of technologies. Application of contemporary biotechnology is often needed just to mitigate the effects of irresponsible use of recent technologies.

Uvod

Kaj pomeni pojem »gensko spremenjen« organizem? V dobesednem pomenu lahko to pomeni organizem, ki je spremenjen zaradi spontane mutacije. Mutacije so lahko »spontane«, kot nastanejo v naravi, ali pa so izzvane. Z običajnimi mutagenimi dejavniki spremenjeni geni (pod vplivom sevanja ali zaradi mutagenih kemikalij) se ne razlikujejo od genov, ki nastanejo v »naravi« oziroma spontano. Spontano nastale mutacije so mutacije, pri katerih ne poznamo v posamičnem primeru konkretnih vzrokov, ki so pripeljali do nastanka mutiranega gena.

Organizme, ki imajo spremenjen gen (ali več genov) zaradi umetnega prenosa (brez križanja) teh genov iz drugega organizma, imenujemo »transgeni organizmi«; tako se izognemo uporabi dvoumnega izraza »gensko spremenjen« organizem.

Z mutacijami nastali geni so ne glede na to, ali so nastali »v naravi« oziroma »spontano« ali pa pod vplivom raznih posegov človeka, na primer ob obsevanju z ionizirnim sevanjem, na neki način »nenaravni« ali pa vsaj »tujci« organizmu, v katerem so nastali. To pomeni, da so za organizem to novi geni, da organizem ni navajen (prilagojen) na njihovo prisotnost in so torej tujci v orkestru glasbe življenja (Noble 2010). Ali se bo spremenjen gen uveljavil, ohranil in prenesel v naslednje generacije ali ne, ni odvisno samo

od neposrednega vpliva tega gena na fenotip organizma, ampak tudi od drugih genov. S svojim nastankom mutirani gen postane sestavni in »enakopravni« del genoma. Če gen kakor koli vpliva na izboljšano možnost preživetja organizma, bodo tekom naslednjih generacij izmed organizmov s tem genom imeli najboljšo možnost preživetja tisti osebk, pri katerih bodo ostali geni »orkestra« taki, da bodo omogočali ustrezno ekspresijo novega gena; tako vsi geni skupaj vplivajo na izboljšano sposobnost organizma za preživetje v danih okoljskih razmerah. Je pa tudi možno, da bo ekspresija novonastalega gena razmeroma slabo izražena prav zaradi neujemanja novega gena z drugimi.

Izrazi, povezani s transgenimi organizmi, še niso povsem ustaljeni. Najpogostejše uporabljen izraz je »gensko spremenjeni organizmi« (GSO), ki se ga sicer v Evropski uniji (EU) splošno uporablja in se ga je poskušalo definirati in tudi uradno uveljaviti z določilom 1829 (Regulation 1829), objavljenim v Uradnem listu EU 18. oktobra 2003. Definicija določa, da se kot »gensko spremenjene organizme« upošteva tiste organizme (z izjemo ljudi), pri katerih je bil genski material spremenjen na način, drugačen od naravnega pri križanju in/ali pri naravnih rekombinacijah genov. Pri tej definiciji je problem, da ni zasnovana na samem genskem materialu organizma, ampak na tem, kako je do določene kombinacije prišlo, namreč z »nenaravno« tehniko prenosa. Ne da bi te tehnike (»genski inženiring«)

podrobneje opisoval, naj omenim, da gre za umeten prenos delov DNK (DNA) iz enega organizma v drugega (velikokrat sta organizma ne samo različnih vrst, ampak lahko zelo oddaljena v sistemu vrst). Lahko pa tudi dodajamo organizmu »in vitro« pripravljen zaporedja DNK. H genskemu inženiringu sodi tudi, če s tehnikami manipulacij pod mikroskopom, z iglami in mikropipetami, dodajamo ali odvezujemo jedra, kromosome, ali dodajamo organele ali dele citoplazme, ali pa če združujemo cele protoplaste (jedri in citoplazmi z organeli) dveh različnih organizmov.

Transgeni organizmi so tisti, pri katerih so bili z genskimi tehnikami prenešeni geni, deli genov ali katero koli zaporedje DNK iz drugih organizmov, to vključuje tudi sintetično (in vitro) izdelane gene ali dele genov ali drugo zaporedje DNK.

Cisgeni organizmi naj bi bili izločeni iz skupine transgenih organizmov (Schouten in sod. 2006) in bi bili tisti organizmi, pri katerih je bil z genskimi tehnikami prenešen naravni genski material iz sorodnih organizmov. Ta bi bilo sicer možno prenesti tudi s križanji in naravnimi rekombinacijami, vendar bi se pri tem preneslo tudi vrsto neželenih genov. Strogo upoštevanje definicij o GSO vključuje tudi cisgene organizme, nekateri molekularni biologi (Schouten in sod. 2006) pa se zavzemajo, da bi bili »cisgeni« organizmi izločeni iz določil o GSO.

Jedrno-citoplazemski križanci (aloplazemski organizmi) so organizmi, pri katerih so geni (navadno vsi kromosomi nekega organizma) vključeni v tujo citoplazmo. To se da doseči na dva načina, ali »naravno« z dolgotrajnim zaporednim povratnim križanjem križancev z materinsko citoplazmo z donorjem kromosomov ali pa da se z iglami in mikropipetami odstrani jedro in v celico brez jedra na enak način vstavi jedro drugega organizma. Organizmov, dobljenih s prvo omenjeno tehniko, ne bi prištevali med GSO, organizmi, dobljeni z drugo omenjeno tehniko, pa bi spadali med GSO.

Cilji transgenega spreminjanja rastlin

Glavni razglašani cilji transgenega spreminjanja rastlin so večanje pridelkov, zagotavljanje bolj kakovostnih pridelkov in večanje odpornosti rastlin proti boleznim. Kadar transgeno spreminjanje rastlin ni dejavnost univerz ali drugih neprofitnih institucij, pa je med cilji dela seveda tudi plemenitenje kapitala, vloženega v raziskovalno in žlahtniteljsko dejavnost. Poslovodni delavci morajo zagotavljati, da je donos kapitala, vloženega v dejavnost, vsaj na nivoju donosa kapitala v drugih primerljivih dejavnostih. Če ni tako vsaj z dolgoročne perspektive, se kapital umakne v druge bolj donosne naložbe. Če pa je dejavnost perspektivna, a poslovodje ne zagotavljajo pričakovanih uspehov, je treba vodilne delavce zamenjati. Razumemo

torej, da v podjetjih, ki se ukvarjajo s transgenimi organizmi, vlada ne samo pričakovanje, marveč tudi nestrpnost, da bi se čim prej začelo tržiti s transgenimi organizmi, in to na tak način, da bi prodaja licenc, semen, pridelkov ali drugega z dodatkom vrednosti povrnila vložena sredstva. Razumljivo je, da s tega vidika podjetja, ki uvajajo transgene organizme, čutijo pomisleke glede širjenja in uporabe transgenih organizmov kot oviro njihovi podjetniški dejavnosti.

Pozabljeni cilji

V začetku dela s transgenimi organizmi je bil eden od ciljev prenesti zmožnost sprejemanja dušika iz zraka in njegovo spreminjanje v organsko obliko iz stročnic v druge rastline, zlasti v žita. Zagotavljanje dušika je eden od pomembnih ciljev žlahtnjenja (Mi et al. 2010). Kmalu se je pokazalo, da sposobnost fiksiranja dušika iz zraka ni odvisna le od enega gena, ampak od vrste genov, ki morajo delovati usklajeno. Dodatna težava, znana tudi pri stročnicah, pa je ta, da je potrebno za fiksiranje dušika iz zraka veliko energije; če se le da, se rastline taki potratni uporabi asimilatov izognejo tako, da fiksirajo le omejene količine dušika, da zadovoljijo svoje najnujnejše potrebe. Ko so te potrebe izpolnjene, bodisi zaradi lastnega organskega dušika, pridobljenega s fiksiranjem dušika iz zraka, ali pa da je rastlinam uspelo dobiti nekaj dušika iz okolice (iz zaloge v tleh ali z gnojenjem), se fiksiranje dušika iz zraka zmanjša. Kot veliko drugih metabolnih procesov je tudi fiksiranje dušika iz zraka izpostavljeno uravnavanju, ki je nastalo med evolucijo. Preživeli so organizmi, ki dostopne vire (asimilate, energijo) uporabljajo najbolj gospodarno glede na vsakokratne konkretne razmere v ekosistemu.

Ta prvotni cilj žlahtnjenja z uporabo transgeno spremenjenih organizmov za fiksiranje dušika iz zraka sedaj nekritični pristaši uporabe transgene tehnike omenjajo zelo redko, saj kaže na za zdaj zelo omejene možnosti uspešnega dela s transgenimi organizmi pri doseganju tega cilja.

Previdnost

Med znanstveniki in v širši javnosti je splošno sprejeto, da je pri delu s transgenimi organizmi potrebno upoštevati previdnost, saj je treba upoštevati znanstveno negotovost izsledkov in posledic (Myhr 2010). V tem sklopu je treba posebej upoštevati možnost, da GSO, spuščeni v okolje, reagirajo na različne možne nove načine z drugimi organizmi v določenem ekosistemu. Tudi različne klimatske razmere lahko vplivajo na to, da bodo GSO imeli v okolju trajnejšo vlogo ali pa da se bodo razmere razmnoževanja teh organizmov spremenile. Posebej se je treba vprašati, ali so prvotno predvidene koristi sproščenih transgenih organizmov realne in trajne (Pems et al. 2008).

Clapp (2008) ugotavlja, da je bilo v zadnjih letih kar nekaj primerov »nenamernih« oziroma »po nesreči« sproščenih nedovoljenih prehodov transgenih organizmov v okolje oziroma v ekosisteme. Tudi njive, sadovnjaki, plantaže, gozdovi in vzrejališča živali so del ekosistemov, od širšega okolja jih ne moremo popolnoma izolirati. V mednarodnem merilu odgovornost podjetij za »nenamerno« oziroma »po nesreči« sproščene nedovoljene prehode transgenih organizmov v okolje še ni ustrezno urejena. Problemi so, da je storilce zelo težko najti, jim dokazati in jih sankcionirati, zlasti pa je težko predvideti dolgoročno škodo oziroma škodo, ki v okolju še lahko nastane. V času, ko se škodo ugotavlja in dokazuje, se podjetja lahko reorganizirajo, odselijo ali prenehajo delovati. Škoda je lahko nepopravljiva, vzpostaviti pa bi bilo treba odgovornost tako, da so odgovorni državni organi, ki so dejavnost dovolili ali pa v primeru nedovoljenega sproščanja niso storilcev pravočasno in učinkovito preganjali.

Mednarodne raziskave so v Latinski Ameriki (Soleri et al. 2008) pokazale, da se neodvisni kmetje zelo dobro zavedajo pomena ohranjanja genetske raznovrstnosti gojenih rastlin in niso naklonjeni širjenju GSO. Vsekakor pa je treba poleg gospodarske vrednosti in možnega vpliva na okolje in ekosisteme upoštevati tudi družbeni in politični položaj (Scott 2003, Myskja 2006, Binimelis 2008, Binimelis et al. 2009). K temu lahko dodamo še psihološka in svetovnonazorska stališča (Hale 2006, Devos et al. 2008, Engels et al. 2011; Mohapatra et al. 2010). Po eni strani gre za precej razširjeno prepričanje, da vse, kar je »nenaravno«, moti ustaljen red; šibka stran teh prepričanj je, da ni jasno določeno, kaj naj bi bilo tisto, kar je »naravno«. Že besede »gremo v naravo« kažejo na to, da je vse, s čimer živimo, nekaj nenaravnega. Druga, nasprotna plat pa je prepričanje, da je vse, kar je novo, s tem samodejno tudi »napredno«, tehnološko, digitalno, da torej vodi »naprej« v bogatejšo, bolj zdravo in bolj srečno družbo prihodnosti. Genska koda je že zaradi svoje enostavnosti in razumljivosti ter digitalne (digitalizirane) narave bolj privlačna kot bolj zahtevni kompleksni pogledi na življenje in svet, ki upoštevajo tudi »analogne« elemente pri oblikovanju lastnosti organizmov.

V državah Južne Amerike, zlasti v Braziliji, Argentini, Paragvaju, Urugvaju in Boliviji, se je zadnja leta zelo razširil industrijski model kmetijstva, ki gleda predvsem na dobičke velikih družb (tako imenovan multinacionalen agro-business). Negativni ekološki in družbeni vplivi tega širjenja, zlasti glede širjenja pridelovanja soje, so obsežno dokumentirani (Garcia-Lopez in Arizpe 2010).

Ali v svetu primanjkuje hrane za ljudi?

Eden od pomembnih argumentov za širjenje uporabe transgenih organizmov je problem zagotavljanja hrane za

ljudi. Res, v svetu marsikje primanjkuje hrane. Toda če to podrobneje pogledamo, vidimo, da ne gre za splošno pomanjkanje hrane, temveč da primanjkuje hrane določenim skupinam ljudi na določenih območjih. Dokler v EU sprejemamo ukrepe za zmanjšanje pridelovanja rastlin za prehrano ljudi in za zmanjšano prirejo mesa in mleka, je nekoliko neustrezno govoriti o splošnem pomanjkanju hrane. Hrane primanjkuje ljudem, ki je ne morejo kupiti ali pa ki je ne morejo dobiti zaradi vojn, ekonomskih blokad, epidemij in drugih vzrokov. Ne samo zapuščena, neobdelana zemljišča, tudi zemljišča, ki se jih uporablja za »bio« goriva, pridelovanje poživil in mamil ter presežnih količin krme za živali (soje za industrijsko prirejo mesa, mleka in jajc), so neizkoriščene rezerve hrane za ljudi. Spregledati ne smemo, da so domače živali (zlasti v prašičereji in perutninarstvu, pa tudi v intenzivni govedoreji), ki jih gojimo za prehransko čezmerne odmerke beljakovin in maščob, konkurenca ljudem pri virih prehrane rastlinskega izvora. Nekajkrat več sojinih beljakovin ali beljakovin koruze je potrebnih za pridobitev enote prehranskih beljakovin mesa. Spoznavanje obstoječe genske variabilnosti organizmov daje mnogo primerov uspešnega zagotavljanja kakovostnih virov hrane za ljudi, med temi primeri poznamo na primer tatarsko ajdo (Bonafaccia et al. 2003, Kreft et al. 2006, Vogrinčič et al. 2010). Med vzroki pomanjkanja hrane so tudi problemi, nastali z nekritičnim uvajanjem »sodobnih« oziroma »naprednih« tehnologij. Pogosto te tehnologije uporabljajo glede na dobičke, ki jih prinašajo gospodarskim družbam, in brez ustreznega upoštevanja vplivov na okolje in ekosisteme.

Sodobna biotehnologija rešuje zlasti probleme, ki nastajajo s tehnološkim »napredkom«

Sodobna biotehnologija je v znatni meri usmerjena v reševanje problemov, ki nastajajo z uporabo sodobnih tehnologij. Intenziviranje pridelovanja najkakovostnejšega riža je možno samo s tehnološkimi spremembami; tu so vključena tudi sredstva za varstvo riža pred plevelnimi rastlinami. Uporaba sredstev za uničevanje širokolistnih plevelov na riževih poljih preprečuje zapleveljenost. Hkrati pa onemogoča gojenje soje in zelenjadnic na robovih riževih polj. Te rastline so v tradicionalnem kmečkem gojenju pomagale utrjevati robove riževih polj, hkrati pa so nudile možnost raznovrstne hrane, bogate z beljakovinami, mineralnimi snovmi in karotenoidi, lokalnemu prebivalstvu. Po spremembah oziroma »modernizaciji« tehnologije so se povečali dobički lastnikov zemljišč in vode, pa tudi izvozne možnosti, poslabšala pa se je prehrana lokalnega prebivalstva, ki ima sicer za preživetje in delo na velikih posestvih dovolj kalorij, prizadeto pa je zaradi prehranskega pomanjkanja beljakovin, železa, cinka in karotenoidov.

Ivan Kreft je profesor genetike na Biotehniški fakulteti Univerze v Ljubljani. Agronomijo in biologijo je študiral v Ljubljani, genetiko in fiziologijo rastlin pa na Matematično-naravoslovni fakulteti Univerze v Lundu na Švedskem, kjer je tudi magistriral iz genetike, doktoriral pa je na Univerzi v Ljubljani. Bil je zaposlen pri zlahtnjenju rastlin (zlasti oljnic, krompirja, trav in žit) v Nemčiji in na Švedskem. Predava predmeta rastlinska genetika in vrednotenje kakovosti pridelkov za agronome, predmet genetika evkariontov za biologe ter genetiko rastlinskih metabolitov za agronome in biotehnologe, na podiplomskem študiju predava predmeta razvojna genetika in genetika kmetijskih rastlin. Bil je gostujoči profesor na oddelku za podiplomske študije univerz v Kjotu in Kobeju, Japonska, ter na biotehnološkem oddelku Univerze Shanxi, Taiyuan, Kitajska. S sodelavci raziskuje genetske, fiziološke in druge osnove kakovosti in uporabnosti pridelkov ajde, žit, stročnic in buč; zlasti vsebnost in razporeditev sekundarnih metabolitov, selena, cinka, proteinov, škroba in vlaknin ter ultrastrukturne lastnosti semen. S sodelavci je ugotovil epigenetski vpliv beljakovin s selenom na procese celičnega dihanja pri grahu.

Ivan Kreft is a professor of Genetics at Biotechnical Faculty, University of Ljubljana. He studied Agronomy and Biology in Ljubljana, and Genetics and Plant Physiology at University of Lund, Sweden. He obtained his M.Sc. in Lund and Ph.D. in Ljubljana. I. Kreft took part in plant breeding (oil crops, potato, grass and cereals) in Germany and Sweden. He holds lectures in Plant Genetics for students of Agronomy, Genetics of Eucariotic Organisms for students of Biology and Genetics of Plant Metabolites for students of Agronomy and Biotechnology. He was a visiting professor at University of Kyoto, and Kobe Gakuin University, Japan, and Shanxi University, Taiyuan, China. He is involved in the research of genetic and physiological factors on the nutritional value of crops. He established epigenetic factors involved in the impact of selenium on plant mitochondrial activity.

Spolne razlike v možganih: Dejstvo ali izmišljotina?

Sex Differences in the Brain: Fact or Fiction?

Dr. Margaret M. McCarthy

Oddelek za fiziologijo in farmakologijo, Univerza Maryland, Medicinski oddelek
Departments of Physiology and Pharmacology, University of Maryland School of Medicine
 21230 Baltimore Maryland, ZDA



Vsi se strinjamo, da se moški in ženske med seboj razlikujejo, da so videti različni, različno se oblačijo, različno se obnašajo in pogosto se zdi, da tudi različno mislijo. Ne strinjamo pa se glede vzrokov, zakaj je to tako. So kriva družbena pričakovanja, vzgoja staršev, biološki determinizem, genetika ali kombinacije

vsega tega? Odgovor na to vprašanje ni pomemben samo zaradi radovednosti same po sebi, pač pa tudi zato, ker ga moramo upoštevati na mnogih ključnih področjih, kot so izobraževalne politike, zdravstvena politika, enakost v zaposlovanju ipd. Pri ljudeh je skrajno težko opredeliti vlogo vsakega od dejavnikov, ker ne moremo izvajati eksperimentov ali nadzorovati izkušenj in okolja. Nasprotno pa pri živalih lahko počnemo natanko to, zato lahko določimo, koliko na oblikovanje, vzdrževanje in funkcionalno pomembnost spolnih razlik v možganih vpliva narava in koliko vzgoja. Naslednji velik izziv je, kako to, kar smo odkrili pri živalih, uporabiti pri razlagi ljudi, morda pa je še bolj pomembno, kako tega ne uporabiti.

Spolne razlike v možganih se pojavljajo v številnih velikostih, oblikah. Najbolj jasne razlike med samci in samicami so – ne presenetljivo – tiste, ki so neposredno pomembne za razmnoževanje. Nevronske podpore, ki nadzirajo spolno obnašanje in nadzirajo delovanje spolnih žlez, se vzpostavljajo v občutljivem razvojnem obdobju, ko se z različnim hormonalnim okoljem ustvarjajo moški in ženski osebki. Precejšen napredek je bil narejen pri odkrivanju celičnih mehanizmov zgodnjih organizacijskih učinkov testosterona in njegovega metabolita estradiola, ki določata delovanje telesa in obnašanje v odraslosti. Ti mehanizmi so zelo natančno urejani v posameznih delih možganov in vplivajo na celično smrt, rast aksonov in oblikovanje sinaps, končni rezultat pa so možgani, ki so kombinacija različne stopnje moškosti in ženskosti. Raziskave razvoja sistemov, ki nadzirajo razmnoževanje, so pomembne za raz-

umevanje razmnoževanja samega, nudijo pa tudi vpogled v bolj subtilne spolne razlike, ki so povezane z mišljenjem, čustvovanjem, socialnim vedenjem in tudi relativnim tveganjem za nevrološka obolenja in duševne bolezni.

Uvod: Zgodovina raziskovanja in študij spolnih razlik v možganih

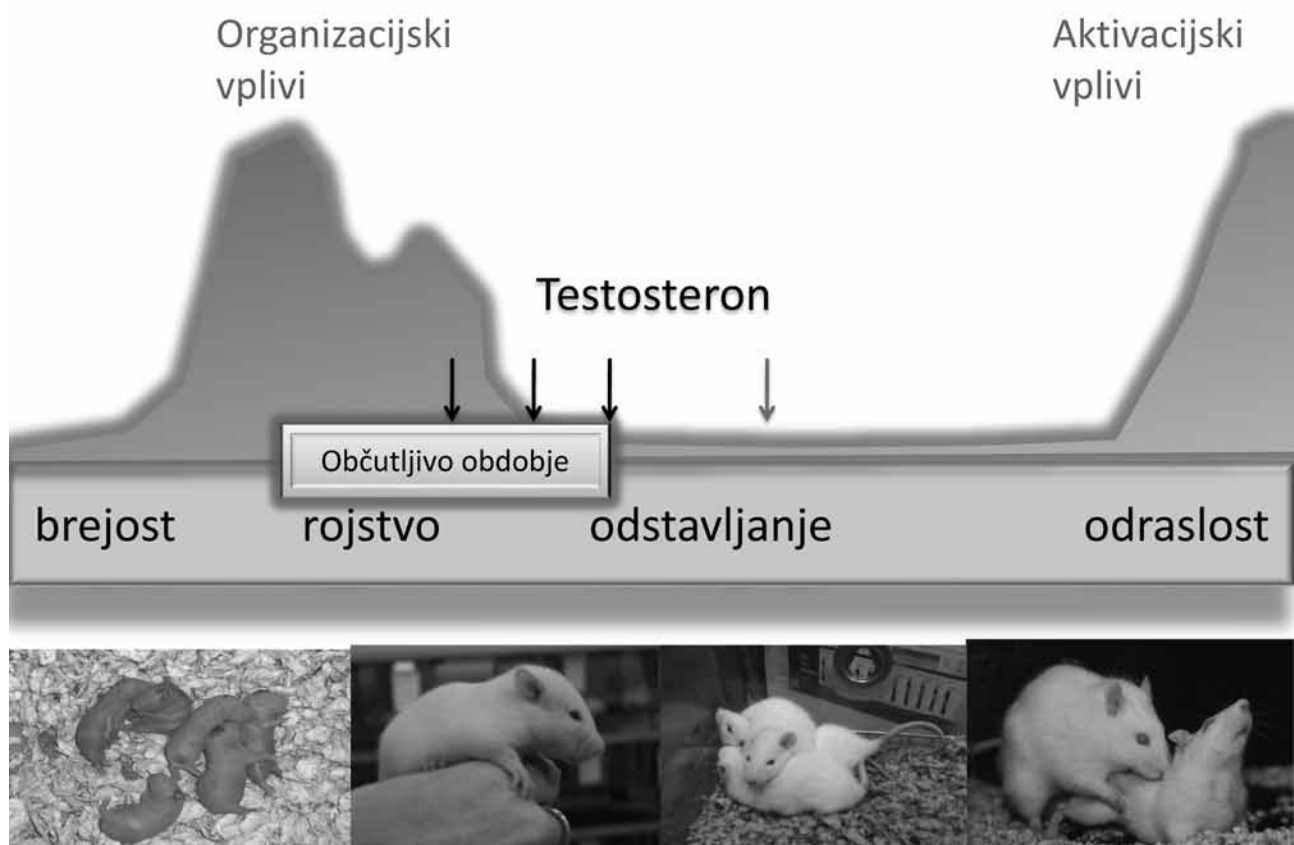
Zgodnji raziskovalci osnov moškosti oz. ženskosti so predvidevali, da so dominantni dejavniki, ki določajo ženskost oz. moškost spolne žleze in sekundarni spolni znaki. Če imaš moda, penis in moški spolni hormon testosteron, se boš poskušal pariti s samicami, če pa imaš jajčnike, estrogene in nožnico, boš pripravljen na parjenje s samci. Možgani so bili po njihovem mnenju potrebni samo zaradi nadzora nad izvajanjem razmnoževanja. To se je zdelo logično, še posebej če upoštevamo, da so spolne celice v celoti produkt spolnih žlez ne glede na to, ali gre za semenčice ali jajčeca. Ker je že od štiridesetih let prejšnjega stoletja veljalo, da so steroidni hormoni, ki jih proizvajajo spolne žleze, pomembni regulatorji vedenja, je prevladalo prepričanje, da so hormoni tisti dejavniki, ki ustvarjajo vedenjske spremembe neodvisno od spola živali. Drugače povedano, dajanje testosterona odrasli samici bo proizvedlo moške značilnosti in moško obnašanje in obratno, če ženske hormone dodajamo samcem. Kot se to pogosto dogaja v znanosti, so ti zgodnji pionirji imeli prav v mnogih detajlih, vendar so se motili v nekaterih osnovah.

Vpliv zgodnjih hormonskih učinkov na možgane odraslih osebkov

Začetek modernih študij o spolnih razlikah v možganih je zaznamovan samo z enim člankom leta 1959 v reviji Endokrinologija z naslovom »Organizacijski učinki dodajanja testosteronovega propionata pred rojstvom na tkiva, ki sodelujejo v paritvenem vedenju samic morskega prašička«, katerega avtorji so Phoenix, Goy, Gerall in Young (Phoenix et al. 1959). V tem prispevku je bila jasno izražena in preverjena podmena, da izpostavljenost hormonom v obdobju razvoja določa vedenje odraslih živali. Od takrat je bila ta teza tako rekoč uzakonjena kot »ikonska organizacijsko-aktivacijska hipoteza« o spolnem razlikovanju

možganov (slika 1). V naslednjih petdesetih letih so se pojavljale pomembne izboljšave, ki so podpirale to tezo o diferenciaciji možganov, prav tako pa tudi pomembni izzi- vi tej tezi. Danes vemo, da se vloga različnih spolnih hor- monov pri razvoju ženskih ali moških možganov razlikuje med vrstami. Testosteron se namreč lahko pretvori v žen- ski spolni hormon s pomočjo encima aromataza. Številne raziskave so tako pokazale, da je vsaj pri laboratorijskih glodavcih (miš, podgana, voluharica) za razvoj moških možganov nujno potreben ženski spolni hormon estradiol, ki nastaja neposredno v možganih iz testosterona. Spolne žleze (moda) tako pri moških zarodkih proizvajajo testo- steron, ta nato po krvi potuje do možganov, kjer se spre- meni v ženski spolni hormon estradiol, in ta je dejansko tisti hormon, ki sproži oblikovanje moških možganov. To zanesljivo drži pri glodavcih, ali je enako pri ljudeh, pa zaenkrat še ne vemo, čeprav nekatere raziskave kažejo, da

naj bi vsaj na nekatere načine obnašanja in čustvovanja pri ljudeh imel večji pomen tudi sam testosteron, brez pre- tvorbe v estradiol. Nekateri so te razlike uporabljali kot argument, da raziskave pri miših in podganah ne morejo povedati veliko o razvoju in delovanju človeških organov, vendar pa ta argument ne zdrži, saj testosteron in estradiol pogosto aktivirata iste celične poti, in kot so pokazale raz- iskave, so številni odzivi v razvijajočih se možganih enaki pri glodavcih in ljudeh, čeprav jih enkrat aktivira testo- steron, enkrat pa estradiol. Natančen pregled o vsem, kar vemo o spolnih razlikah v možganih in vedenju vretenčar- jev od kuščarjev do ljudi, bi lahko napolnil celo enciklope- dijo. Zainteresiranim bralcem predlagam mnoge sodobne odlične pregledne članke, če se želijo bolj podrobno se- znaniti s temi raziskavami (McCarthy 2009, Morris et al. 2004, Simerly 2002).



Slika 1: Organizacijska in aktivacijska faza spolnega razvoja možganov.

Spolni razvoj možganov pri glodalcih se začne med prenatalnim obdobjem, ko se zaradi aktivne tvorbe testosterona v modih moških zarodkov dvigne raven testosterona v krvi. Ta testosteron po krvi pride do možganov, kjer se s pomočjo encima aromataza spremeni v estradiol, ta pa nato sproži razvoj moških možganov in posledično moškega obnašanja. Ti zgodnji učinki hormonov so organizacijski, se pravi, da vplivajo na samo strukturo možganov, te spremembe v strukturi možganov pa bodo določale način aktiviranja v odraslosti. Pri ženskih osebkih so jajčniki neaktivni (ne proizvajajo hormonov in zato se možgani pretvorijo v ženski fenotip). Če samici dodamo testosteron ali estradiol v občutljivem obdobju (črne puščice), se bodo njeni možgani maskulinizirali in dodatno dodajanje testosterona v odraslosti bo aktiviralo moško spolno obnašanje. Začetek občutljivega obdobja je bil določen s poskusi, ki so pokazali, v katerem obdobju lahko možgane spremenimo z umetnim dodajanjem spolnih hormonov (rdeča puščica).

Najbolj jasne spolne razlike v obnašanju se nanašajo na spolno obnašanje

Pri preučevanju obnašanja je pričakovati, da bomo ugotovili spolne razlike v izražanju, pogostosti, intenzivnosti in raznoterosti. Če obnašanje obravnavamo natančno, lahko ugotovimo, da obstajajo razlike med samci in samicami. Po dobrem premisleku to tudi ni presenetljivo, saj tako veliko obnašanj vključuje gibanje, telesa samic in samcev pa se pogosto zelo razlikujejo. Tako se lahko razlikujejo že v tako preprostih stvareh, kot sta npr. hoja ali obračanje, toda fizične moči večjega telesa pri samcih ne moremo utemeljiti z nobenim specifičnim delom v nevronskega sistemu. Pa je to sploh pomembno? Po drugi strani pa ni mogoče pričakovati, da bodo na spolne razlike v kognitivnih sposobnosti vplivale telesne sposobnosti (značilnosti). Spretnosti računanja ali verbalnega priklica niso odvisne od velikosti telesa. Toda ko preučujemo matematične ali jezikovne sposobnosti, govorimo o ljudeh, in ko govorimo o ljudeh, kultura prežema vse. Vse razprave o spolnih razlikah in vedenju morajo zato upoštevati kontekst s popolnim razumevanjem mnoštva spremenljivk, ki prispevajo k značilnosti določenega vedenjskega odgovora, in pri tem upoštevati, da so nekatere spremenljivke vplivale že v davni preteklosti. Če iščemo jasne, zanesljive in relevantne spolne razlike v obnašanju, je najbolje preučevati spolno življenje.

Obstaja več razlogov, zakaj so raziskave spolnega obnašanja odličen model za razumevanje številnih obnašanj, ki so različna med samci in samicami. Paritveno obnašanje pri živalih je po navadi stereotipno: samec se povzpne na samico, samica pa se postavi v sprejemni položaj, s čimer omogoči moškemu organu, če ga ima, vstop v nožnico. Oba spola morata pravilno izvajati vedenjske elemente, da bi se učinkovito parila, in ker je cilj širjenje genov na naslednje generacije, je motivacija za oba spola visoka. Motivacija je v veliki meri določena z geni. Pri samcih je potrebna visoka stopnja testosterona v možganih, da bi prepoznali in se parili s samicami, pri samicah pa mora biti visoka stopnja estradiola, da ne pobegnejo, ko se jim približa samec. Pri obeh spolih so potrebni hormoni za bodisi povzpenjanje na samico in parjenje pri samcih bodisi dovzetnost pri samicah. Lepota tega sistema je, da pri laboratorijskih živalih zlahka vplivamo nanj z odvzemanjem hormonov in ponovnim dodajanjem glede na naš specifičen raziskovalni problem. To vključuje možnost dajanja hormonov plodu ali novorojeni živali, da bi preučevali vpliv na obnašanje v odraslosti. Naučili smo se, da se bodo ženski možgani, če jih v razvojnem obdobju izpostavimo hormonom, ki so namenjeni samcem, takoj odzvali in bodo postali samcem podobni (moški) možgani ne glede na ohranjanje ženskega telesa (spremenile pa se bodo tudi nekatere telesne značilnosti, kot je oblika zuna-

nih spolnih organov). Če se takšnim samicam doda testosteron, ko odrastejo (aktivacijski vpliv hormona), bodo zasledovale druge samice in se vzpenjale na njih. To ni stvar istospolne usmeritve. Samice, ki so jim dajali testosteron pred rojstvom, imajo moške možgane, torej »mislijo«, da so samci. In obratno, če prikrajšamo razvijajoče se samce za njihove hormone, bodo njihovi možgani postali ženski in bodo sprejeli spodbujanje drugih samcev, če se jim dodajo ženski hormoni, ko so odrasli. Manjkajoči košček enačbe je, da ženski plodovi med razvojem ne izločajo ženskih spolnih hormonov. Vendar pa je v krvnem obtoku ženskih zarodkov veliko ženskih spolnih hormonov (estrogenov), ki prihajajo prek posteljice iz materinega krvnega obtoka. Da ti hormoni ne bi motili razvoja možganov, jetra zarodkov samic izločajo velike količine beljakovine alfa-fetoprotein, ki veže estrogene hormone in tako prepreči njihov vpliv na možgane. Številne raziskave v preteklih desetletjih so kazale, da se možgani, prepuščeni sami sebi, razvijejo v ženski fenotip. Najnovejše raziskave pa to dogmo spodbijajo in kažejo, da je tudi za pravičen razvoj ženskih možganov nujno potrebna izpostavljenost majhnim količinam ženskih spolnih hormonov (estrogenom) v obdobju kmalu po rojstvu. Z drugimi besedami, možgani so v osnovi ženski in se spremenijo v moške pod vplivom izpostavljenosti moških hormonov, vendar pa tudi ženski za popolno razvitje potrebujejo ženske spolne hormone. Pomembno je, da so te spremembe omejene na obdobja, ko so možgani za to občutljivi. Če dajemo odrasli podganji samici moške hormone, to ne bo spremenilo njenih možganov v moške, razvili so se v ženski fenotip in bodo taki tudi ostali. Podobno se zgodi tudi, če odraslemu samcu odstranimo spolne žleze. To ga ne bo spremenilo v samico, pač pa bo postal aseksualen. Brez testosterona se za spolno življenje ne bo zanimal, ne bodo ga zanimale niti samice niti samci.

Raziskave spolnega obnašanja kot kazalnik spolne diferenciacije možganov so se izkazale za primerne in informativne in jih lahko posplošimo na tako rekoč vse vrste, ki se spolno razmnožujejo. Vendar pa so tudi pomembne razlike med vrstami, saj se tudi načini spolnega razmnoževanja zelo razlikujejo. Nekatere vrste rib lahko zamenjajo spol v odraslem življenju, pri nekaterih črvih obstajajo hermafroditi (dvospolniki) kot tretja spolna oblika, pri nekaterih kuščarjih pa je mogoča celo partenogeneza (deviška oplodnja). Zaradi tega je treba dobro poznati tudi načine obnašanja živali, ki jih preučujemo. Živali, ki jih preučujemo v raziskavah, so bile skozi mnoge generacije nehote selekcionirane na življenje v ujetništvu s prostim dostopom do hrane in vode (kar v naravi ni vedno omogočeno), zato ne moremo biti vedno prepričani, da je to, kar opazimo v laboratoriju, enako obnašanju živali v divjini. Zaradi tega je treba pomembna odkritja vedno preveriti tudi pri živalih, ki so genetsko bolj heterogene kot

pa standardni sevi laboratorijskih miši in podgan. Včasih laboratorijske živali kažejo določene oblike obnašanja, ki jih njihove vrstnice v divjini ne kažejo. Tak primer je na primer starševsko obnašanje pri miših. Laboratorijske miši bodo, tudi če same niso matere, skrbele za najdene mladičke, medtem ko se bodo divje živeče miši ter podgane (tudi laboratorijske) takšnih najdenih mladičev bale in jih bodo ignorirale, pogosto pa celo usmrtili. Pomembna razlika med laboratorijskimi mišmi in podganami je tudi izražanje moškega spolnega obnašanja (naskakovanja). Medtem ko bodo samice podgan le redko kazale takšno obnašanje, mišje samice pogosto naskakujejo druge samice, sploh pod vplivom umetno dodanega testosterona, kar kaže, da moško spolno obnašanje pri miših ni tako močno spolno determinirano pred rojstvom kot pri podganah. To sta dva primera ki kažeta, kako previdni moramo biti pri interpretaciji tovrstnih raziskav in prenašanju ugotovitev med vrstami.

Oblike obnašanja, ki so neposredno povezane z reprodukcijo, vendar niso spolne oblike obnašanja same po sebi, so tudi pogosto zelo spolnoodimorfne. Najboljši primer je petje samcev ptic pevk, katerih samice relativno malo pojejo. Dovršeno razkazovanje ob dvorjenju, označevanje z vonjem, obrambaaživljenjskega prostora, straženje samic so podobne oblike obnašanja, ki jih izkazujejo samci, da bi privabili in potem zavarovali samice. Gradnja gnezd, materinsko obnašanje, materinska napadalnost so bolj žensko tipične oblike vedenja, posebno pri sesalcih. Kljub jasni razliki v motivaciji in delitvi dela med spolom, se stroga uporaba organizacijs/o-aktivacijske podmene za razlago razlik lomi in namesto tega opazujemo kompleksno medsebojno delovanje zgodnje izpostavljenosti hormonom in izkušenj, povezanih s kontekstom v odraslosti in hormonskimi vplivi. Ko se odmikamo od oblik obnašanja, ki so neposredno pomembne za razmnoževanje, in začnemo preučevati odzivanje na stres, zaznavo bolečine, izbiro hrane, učenje in spomin, vdajanje drogam itd., postaja uporabnost podmene še manjša. To ne pomeni, da ne obstaja nevronska podlaga, ki bi usmerjala spolne razlike v obnašanje, temveč da natančne privrženosti zgodnjim hormonalnim učinkom, ki jih aktivirajo hormoni, ne razložijo zadovoljivo temelja spolne razlike (McCarthy in Konkl, 2005). Preučiti je treba še dodatne spremenljivke, vključno s sodobnimi dokazi, ki jih je prispevala genetika (Arnol, 2004), da bi ustvarili bolj natančen pogled na to, kako se spola razlikujeta in zakaj.

Spolne razlike v možganih so široko razprostranjene, toda variabilne v velikosti

Statistično pomembne razlike med moškimi in ženskimi možgani so vsesplošne, obsežne in pogosto globoke. Pri

mnogih vrstah je teža možganov večja pri samcih, tudi če upoštevamo težo telesa, razlike se nadaljujejo tudi na vsakem nivoju do mikroskopskih razlik v številu in tipu sinaps. Spolne razlike lahko opisujemo predvsem med dvema ne medsebojno izključujočima vrstama: obliko in velikostjo posameznih delov možganov. Velikosti posameznih struktur v možganih so pogosto različne med moškimi in ženskimi osebki. Razlike se lahko pojavljajo v debelini celičnih plasti v skorji (Witelson et al, 1995) ali v prostornini (tridimenzionalne oblike) spleta nevronov, ki tvorijo posamezno možgansko jedro (Gorsk, 1985). Celotna velikost posameznih nevronov je lahko večja pri enem spolu kot pri drugemu (Tobet in Hann, 1997). Velikost in oblika posebnih možganskih področij sta pogosto medsebojno povezani. Glavni del končnega jedra spodnje proge (BNSTp), ki sodeluje pri urejanju razmnoževanja, ima tako tesne povezave z anteroventralnim periventrikularnim jedrom (AVPV) v predoptičnem področju. Premer teh povezav (ki je odraz števila živčnih vlaken v povezavi) je nekaj desetkrat večji pri samcih kot pri samicah, čeprav je število nekaterih celic (npr. celic, ki proizvajajo dopamin, ali celic, ki proizvajajo beljakovino kisspeptin) v samem jedru AVPV večje pri samicah kot pri samcih (Polston et al, 2004). Splošno prepričanje je, da je to zato, ker se nevroni AVPV povezujejo neposredno z nevroni, ki nadzirajo hipofizo in zato nadzirajo aktivnost teh nevronov in sposobnost spodbuditve dviga luteinizirajočega hormona (LH) tik pred ovulacijo (De Vries in Simerl, 2002). Pri tem se pojavljata dve vprašanji: 1: Zakaj je količina aksonalnih vlaken v povezavi iz BNSTp v AVPV toliko večja pri moških osebki, in 2: zakaj je število nekaterih celic v jedru AVPV večje pri ženskih osebkih? Napredek v znanosti ponuja odgovora na obe vprašanji in odkriva splošni princip ustvarjanja spolno dimorfnih možganov.

Hormoni urejajo izraženost živčnih rastnih faktorjev v ciljnih celicah aksonskih podaljškov in tako sodelujejo pri ustvarjanju nevronske povezave

Če hoče živčno vlakno doseči cilj, mora vedeti, kako daleč iti, kje se obrniti in kje ustaviti. Ta sposobnost živčnega vlakna bi bila lahko posledica sposobnosti celice same, natančno kodirane v genomu, lahko pa bi bila posledica procesa, v katerem bi bilo več rastočih živčnih vlaken (imenovanih nevriti) poslanih naključno, končno pa bi se okrepila le tista vlakna, ki bi dosegla cilj, medtem ko bi vsa druga propadla oz. oslabela. Drugi scenarij je bil dokazan v vsaj dveh primerih, ki vodita v spolni dimorfizem v nevronske povezave in na katera vplivajo hormoni. Povezava BNSTp z AVPV, ki smo jo opisali pre, in v kateri imajo moški osebki bistveno močnejšo oživčenje, je določena s sproščanjem hormonsko spodbujenega nevrotrofičnega

dejavnika v nevronih jedra AVPV, ki privablja rastoče nevrone celice iz jedra BNSTp (IBanez et al, 2001).

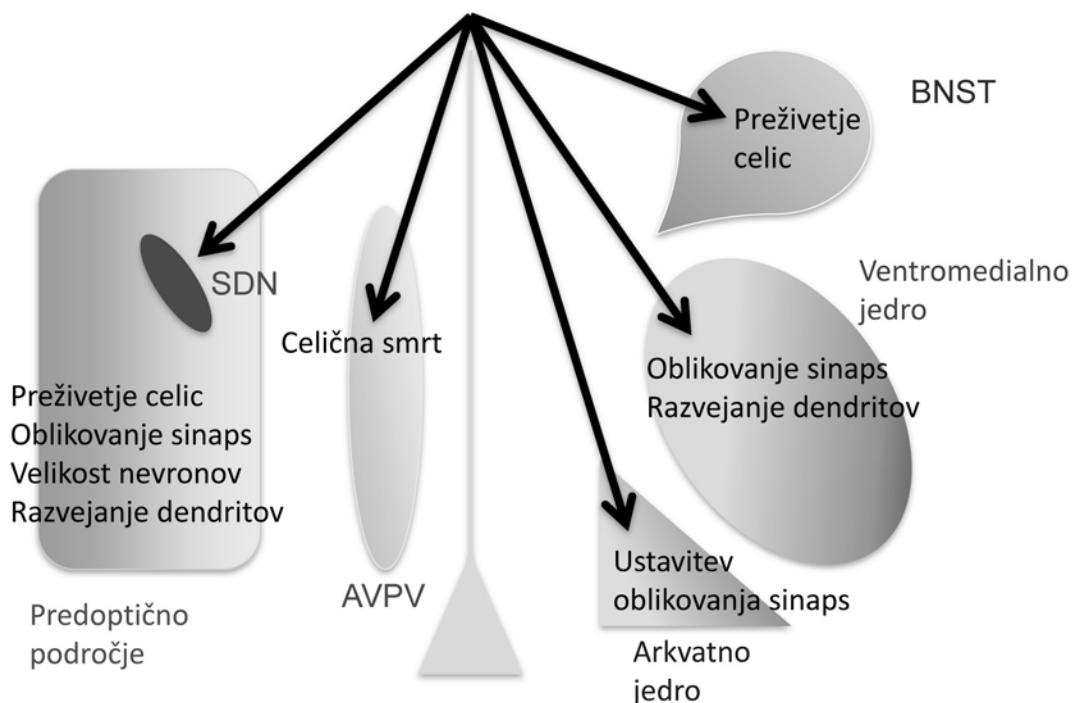
Preživetje nevronov jedra BNSTp je odvisno od njihove aktivnosti, zato pri moških osebkih, ki imajo več povezav v jedro AVPV, kar ustvarja aktivno nevronska mrežo, preživi več nevronov v jedru BNSTp in zato imajo na koncu samci večje število nevronov v jedru BNSTp. Hormonsko urejanje izraženosti rastnih dejavnikov med razvojem možganov je torej eden od tistih pomembnih mehanizmov, ki vpliva na ustvarjanje spolne razlike v možganih. Toda mati narava je razvila tudi druge strategije, vključno z nadzorom števila nevronov v posameznih možganskih področjih.

Hormoni urejajo nadzorovano celično smrt in tako določajo obseg specifičnih možganskih področij.

Med prvimi opaženimi spolnimi razlikami v možganih je bila velikost specifičnih jeder. Možgani samcev ptic pevk imajo jedro, ki je toliko večje od jedra pri samicah, da je

vidno s prostim očesom (Gorski et al. 1977, Nottebohm in Arnol, 1976). Odkritje tako izrazite spolne razlike v ptičjih možganih je vzpodbudilo podobne analize pri sesalcih, posebej glodavcih, in čeprav strukture niso bile dovolj velike, da bi bile vidne brez mikroskopa, so bile kmalu zatem odkrita spolno razlikujoča se jedra v predoptičnem področju (to jedro imenujemo spolno dimorfno jedro ali kratko SDN) (Gorski et al, 1978) in bulbouretralno jedro v hrbtenjači (kratko SNB), splet motoričnih nevronov, ki oživčujejo penis (Breddlove in Arnol, 1980). V obeh primerih so jedra opazno večja pri moških osebkih, in kot je bilo že omenjeno, je tudi jedro BNSTp ravno tako večje pri moških osebkih, vendar je v tem jedru razlika med spoloma manjša. V nasprotju s tem pa je jedro AVPV večje pri ženskih osebkih (Davi, 1996). Mehanizem, ki posreduje pri spolnih razlikah, je isti v vseh primerih; moški in ženski osebki začnejo z istim številom nevronov, vendar med razvojem možganov pri enem spolu odmrje večje število nevronov, kar je posledica izpostavljenosti različnim hormonom pri moških in pri ženskih osebkih. V vseh primerih, ko je jedro večje pri moških osebkih, hormoni spolnih žlez, bodisi estrogeni bodisi moški hormoni androgeni,

Različni učinki steroidnih hormonov na razvijajoče se možgane



Slika 2: Različni mehanizmi delovanja steroidnih hormonov.

Steroidni hormoni povzročajo razlike v razvoju možganov pri samcih in samicah na različne načine. Različna možganska področja imajo različne spolno različne funkcije. Spolne razlike v teh področjih so ustvarjene z različnimi procesi, ki ustvarjajo različne rezultate. Rezultat tega je, da je mnogo večja možnost variabilnosti v spolnih razlikah med osebki istega spol, kot tudi med osebki nasprotnega spola.

podpirajo preživetje celic, tako da pri ženskih osebkih celice odmrejo, medtem ko v jedru AVPV estradiol spodbuja celično smrt tako, da selektivno odmirajo pri moških, to pa povzroča večji obseg tega jedra pri ženskih osebkih (Forge, 2009). Splošni mehanizem, ki določa celokupni obseg vsakega od teh jeder, je celična smrt. Preučevanje poti, ki določajo usodo celic, pa nas privede do pojava razlik, ki so vezane na specifična področja.

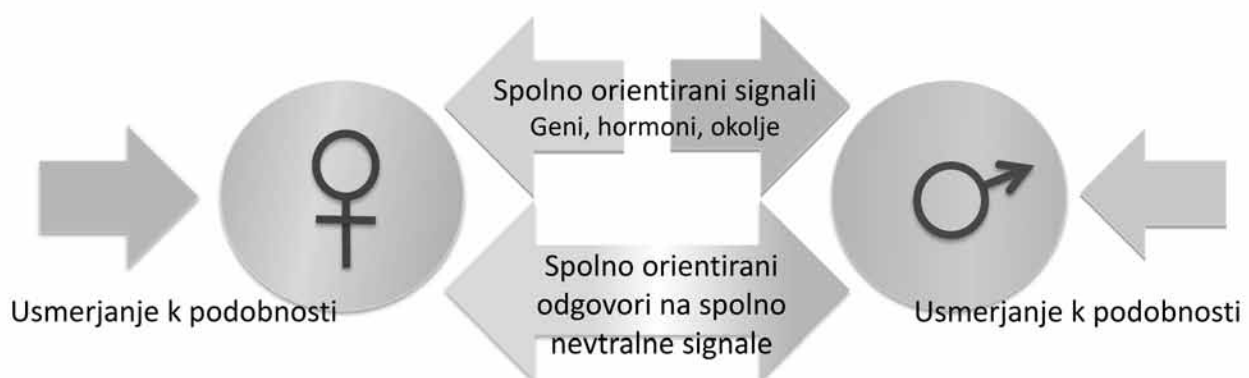
Hormoni urejajo tvorbo sinaps in tako vplivajo na sinaptične vzorce

Število in vrsta sinaps, ki jih tvori ali prejme določeni nevron, bistveno vpliva na njihovo delovanje. Nevronska plastičnost je odvisna od sprememb v številu sinaps v možganih odraslih osebkov, število sinaps pa se spreminja pod vplivom različnih dejavnikov, kot so npr. učenje, stres, hormonalni vplivi in tudi zloraba drog. Razvojno gledano, je število sinaps v določenem možganskem področju pogosto rezultat procesa odstranjevanja, procesa, v katerem je odstranjena preobsežna oživčenost, tako da se prečisti vzorec sinaptičnih povezav. Hormoni tudi vplivajo na sinaptične vzorce v razvijajočih se možganih, vendar se proces razlikuje tako od plastičnosti pri odraslih osebkih kot od prečiščenja, ki je odvisno od aktivnosti nevronov. Hormona testosteron in/ali estradiol bodisi pospešujeta ali zavirata tvorjenje novih sinaps glede na to, za katero možgansko področje gre. Celični mehanizem urejanja sinaptičnih vzorcev je zelo podrobno specifičen, tako kot to

velja za urejanje celične smrti s pomočjo celičnih poti in urejanje celične smrti s pomočjo hormonov. Npr. v predoptičnem področju, glavnem področju za nadzor moškega spolnega obnašanja, je prevladujoča sporočilna molekula, katere izločanje sprožijo hormoni, prostaglandin PGE2. V hipotalamusu pri pojavu spolnih razlik v številu sinaps posreduje glutamat, pri drugem pododdelku hipotalamusa pa je zaviralni prenašalec gamaaminobutirinske kisline (GABA), ki je tudi zelo odzivna na hormone.

V vseh treh primerih vsaka od teh sestavin prinese sporočilo, posledica pa je visoka stopnja področne specifičnosti v delovanju hormonov (slika 2). Zdi se, da namesto ene enotne teorije o hormonsko posredovani spolni razliki v možganih, obstajajo različne poti za doseganje istega cilja. To ima še dodaten pomen pri povečevanju možnosti individualne variabilnosti, ki zelo presega možnost, ki bi jo imeli, če bi obstajal samo en enoten mehanizem. Tako genetska variabilnost vsake posamezne komponente, ki podpira organizacijske vplive hormonov v možganih, lahko prispeva k razlikam v razvoju možganov, tako da niso niti dvoji spolno razlikujoči se možgani enaki. Povrh vsega pa stopnja maskulinizacije oz. feminizacije določenega področja lahko variira neodvisno in tako ustvarja mozaik moškosti in ženskosti znotraj istih možganov (slika 3).

Treba je tudi omeniti, da je namen nekaterih celičnih mehanizmov hormonske aktivnosti v možganih pravzaprav ustvarjanje podobnosti med moškimi in ženskimi osebki in ne ustvarjanje razlik. Najboljše se da to ponazoriti s starše-



Slika 3: Spolno razlikovanje možganov pri odraslih osebkih je rezultat kombinacije genov, hormonov in okolja. Ne obstaja noben dominanten dejavnik, ki vpliva na razlike v moških in ženskih možganih. Namesto tega obstaja kombinacija vplivov, ki vključuje gene, hormone (ki izhajajo iz spolnih žlez) in okolje, ki obsega izkušnje, kulturna pričakovanja in družbene vplive. Obstajajo tudi dejavniki, vključno z geni in hormoni, ki delujejo v smeri ustvarjanja večje podobnosti med ženskimi in moškimi osebki, morda zato, da presežejo ovire, ki izhajajo iz fiziologije razmnoževanja. Rezultat tega je, da so možgani vsakega posameznika enkratna zmes moškosti in ženskosti, toda v povprečju obstaja prevladovanje k ženskemu fenotipu pri genetskih ženskah in obratno pri moških.

vskim obnašanjem. Pri mnogih vrstah sesalcev skrbijo za potomce samo samice, ker so samo one sposobne hraniti potomce z dojenjem (spolno usmerjena starševska skrb pa ne velja za ptice, kjer lahko kateri koli od staršev bodisi vali jajca ali hrani mladičke). Toda pri nekaterih sesalcih je selekcija dala prednost tistim samcem, ki so izkazovali visoko stopnjo starševskega obnašanja, vključno z ljudmi. Študija dvostarševskih voluharjev je razkrila, da moški hormoni delujejo v možganih samcev tako, da sprožajo vedenje podobno vedenju samic pri ravnanju s potomci, toda živčne podlage, ki so priklicane, da bi to dosegle, so drugačne kot pri samicah. Rezultat tega je, da so možgani samic in samcev voluharjev videti zelo različno, toda različni spolni hormoni nato vplivajo tako, da možgani sprožijo podoben način obnašanja.

Prihodnost raziskav o spolnih razlikah

Raziskave spolnih razlik nas ne le informirajo o tem, kako se moški in ženski možgani razlikujejo, ampak razkrivajo tudi temeljne principe razvoja možganov, ki jih sicer ne bi zaznali. Velika razlika med spoloma pri pogostosti duševnih boleznih in spolne razlike pri nevroloških rehabilitacijah po nesreča, nas še bolj sili k razumevanju razlik v razvoju možganov pri dekletih in fantih. Pri fantih se 4- do 10-krat pogostejše pojavlja avtizem, sindrom pomanjkanja pozornosti in zgodnji nastop shizofrenije, medtem ko je pogostost emocionalnih motenj kot so težje depresije in splošna anksiozna motnja, 2-krat večja pri ženskah (prikazano v Dean in McCarth, 2008). Motnje, ki so pogostejše pri moških, se pojavljajo v razvoju, medtem ko se motnje, ki so bolj pogoste pri ženskah, pojavljajo v popubertetnem obdobju. Z razumevanjem razvoja možganov pri moških v primerjavi z razvojem možganov pri ženskah, lahko razkrijemo ranljive točke in osvetlimo nove vidike, ki bi pripomogli pri terapevtski pomoči. Z odkritjem hormonalnih mehanizmov urejanja so pojasnjene nove strategije uravnavanja celične smrti, nastanka sinaptičnih vzorcev in povezav med nevroni. Raziskave spolnih razlik v možganih so neločljivo povezane s tem, kar se lahko naučimo iz njih o moških in ženskah, fantih in dekletih, pa tudi s tem, kar se lahko naučimo o razvoju možganov neodvisno od biološkega ali družbenega spola.

VIRI

- [illegible]

Everyone knows and agrees that men and women are different, they look different, dress different, behave different and often seem to think different. What is not agreed upon is why this is so. Is it societal expectations, parental guidance, biological determinism, genetics or some combination thereof? And the answer to the question is not important for mere curiosity, it is fundamental to major issues such as educational policies, health care, job equity and more. Parsing out the contributing role of each variable is exceedingly difficult in humans where we cannot

conduct experiments or control for experience and environment. However, in animals we can do exactly that, and we can thereby determine how much nature versus nurture influences the establishment, maintenance and functional significance of sex differences in the brain. The next great challenge is to then determine how what we find in animals applies to humans, and perhaps more importantly, how it doesn't.

Sex differences in the brain come in many sizes, shapes and forms. The most robust differences between males and females are not surprisingly those directly relevant to reproduction. The neural underpinnings controlling sex behavior and control of gonadal function are establishing during a developmental sensitive period by the differential hormonal milieu found in males versus females. Considerable advances have been made in identifying the cellular mechanisms of early organizational effects of testosterone and its metabolite estradiol, which then deter-

mine adult physiology and behavior. These mechanisms are highly brain region specific and impact on cell death, axonal projections and synaptogenesis, resulting in a brain that combines varying degrees of maleness and femaleness. The study of reproductive endpoints is valid in its own right but also provides insight into the more subtle sex differences associated with cognition, emotionality, social behavior and relative risk of neurological disorders and diseases of mental health.

Introduction: History of the discovery and study of sex differences in the brain

Early researchers into the basis of maleness versus femaleness assumed the gonads and secondary sex characteristics were the dominant determining factors. Thus, if you had testis and testosterone and therefore a penis, you would attempt to mate with females but if you had ovaries, estro-

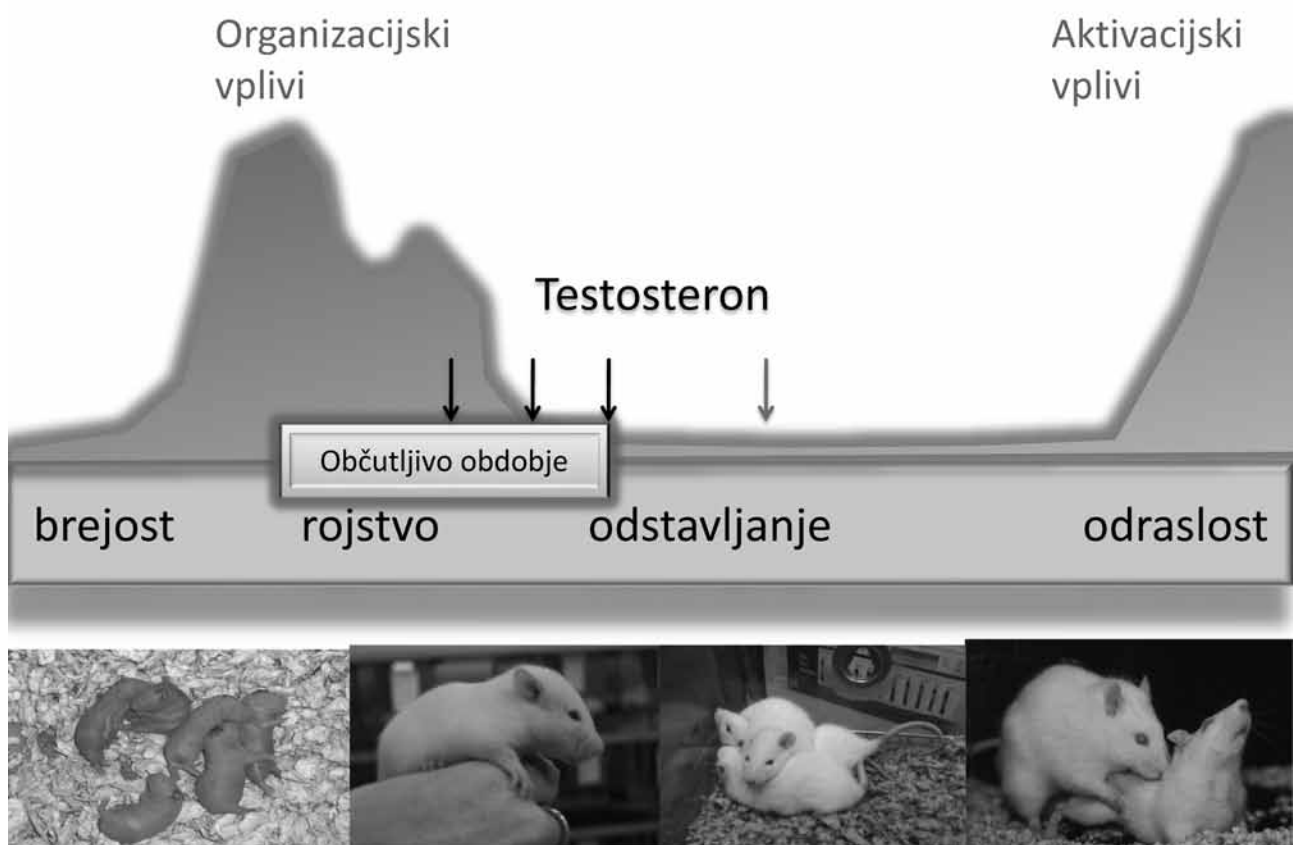


Figure 1: Organizational & activational phases of sexual differentiation of the brain.

Sexual differentiation of the brain in rodents begins during a perinatal sensitive period when testosterone levels become elevated following active synthesis by the testis of the developing male. High testosterone gains access to the male brain where it is aromatized to estradiol within neurons and subsequently masculinizes brain and behavior. These early effects of hormones are considered organizational and will determine how the brain is activated in adulthood. Females do not have elevated testosterone and therefore the brain is organized into the feminine phenotype. If a female is treated with exogenous testosterone or estradiol during the sensitive period (black arrows), her brain will be masculinized and additional testosterone treatment in adulthood will activate male sexual behavior. The offset of the sensitive period is defined by the lack of the ability of exogenous hormone treatment to masculinize the female brain (red arrow).

gens and a vagina, you would be receptive to mating attempts by males. The brain was there only for purposes of motor control. This seemed logical given the production of gametes, either sperm or ova, was entirely a product of the gonad. Moreover, while it was understood as early as the 1940's that steroid hormones produced by the gonads were important regulators of behavior, the prevailing view was of hormones as stimulatory agents that produce behavioral changes independent of the sex of the animal. In other words, providing testosterone to an adult female would induce male characteristics and male behavior, and vice versa regarding administering so-called female hormones to males. As with so many things in science, these early pioneers were right about many of the details but wrong about the fundamentals.

Early hormone effects program the adult brain

The beginning of the modern era of study of sex differences in the brain is marked by a single publication in 1959 in the journal *Endocrinology* titled »Organizing action of prenatally administered testosterone propionate on the tissues mediating mating behavior in the female guinea pig,« by Phoenix, Goy, Gerall and Young (Phoenix et al. 1959). Included in this paper was a clear articulation and testing of the hypothesis that developmental hormonal exposure determined adult behavior. This has since been codified as the iconic Organizational / Activational Hypothesis of Sexual Differentiation of the Brain (Figure 1). In the intervening 50+ years there have been major advances to support the dogma of the Organizational / Activational Hypothesis of sexual differentiation of the brain, and many challenges as well, and these have helped us to refine and expand the hypothesis in order to more clearly distinguish when sex differences are established early in life versus those that are due to differences in hormones between adult males and females. We have also learned that the actual steroid hormone which differentiates the brain during development can differ between species. In addition to being a potent androgen, testosterone is also a prohormone for the synthesis of estradiol. Testosterone is converted by a single enzymatic reaction called aromatization, hence the critical enzyme being known as aromatase, into the steroid estradiol. In rodents such as rats and mice, the conversion of testosterone to estradiol in the developing male brain is a critical step towards masculinization. If the enzyme aromatase is inhibited, males will develop with a female brain phenotype. In primates, including humans, there is no clear need for the aromatization of testosterone into estradiol for brain masculinization, instead testosterone and the closely related androgen, dihydrotestosterone, are the critical mediators of masculinization. This species differ-

ence is sometimes used to suggest that there is no value in studying rodents to understand humans. However, the argument is invalid in the absence of knowledge regarding the cellular mechanism of action of the relevant steroids. Androgens and estrogens often activate similar cellular signaling pathways and may therefore have the same effect. We are only just now beginning to clearly elucidate the cellular signaling pathways activated by steroids in the developing brain and hope to soon translate these findings to the primate brain. A thorough review of everything we know about sex differences in brain and behavior in vertebrates ranging from lizards to man would fill an encyclopedia. The interested reader is referred to many excellent recent reviews (McCarthy 2009, Morris et al. 2004, Simerly 2002).

The most robust sex differences in behavior are related to reproduction

Think of a behavior and there is likely to be some sex difference in its expression, be it frequency, intensity or variety. If a behavior has been studied carefully, there is something different about it between males and females. Upon reflection, this is not so surprising as so many behaviors involve movement and the bodies of males and females often vary profoundly. Thus even things as simple as walking, or the direction of evoked turning can vary between males and females but the physical constraints of the larger body in males cannot be separated out from any particular neural underpinnings. Moreover, is it really important? On the other hand cognitive sex differences would not be expected to be impacted by somatic traits. Skill at calculations or verbal recall do not depend on body size. But when we consider math and language skills, we are talking about humans and when we are talking about humans, culture pervades everything. Thus any discussion of sex differences in behavior has to be a contextual discussion, with a complete understanding of the multitude of variables that contribute to the character of a particular behavioral response, with some of those variables having had their influence long in the past. Thus if we are looking for a robust, reliable and relevant sex difference in behavior, the best place to look is sex.

There are several reasons why the study of sex behavior per se is an excellent model for understanding any number of behaviors that differ in males and females. Mating behavior in animals is usually stereotypic, with males mounting females and thrusting, while females adopt a sexually receptive posture to allow the males intromitting organ, if he has one, access to her reproductive tract. Both parties generally have to accurately execute their behavioral component to successfully mate and since the goal is propagation of one's genes to the next generation, the motivation

for both is high. Motivation is in large part determined by hormones. Males require high levels of testosterone in the brain to both recognize and pursue females, while females require high levels of estradiol in order to not run away when approached by a male. Both sexes also require hormones to execute the mounting and thrusting by males and receptivity by females. The beauty of this system is that in laboratory animals we can easily manipulate it by removing the hormones and then supplying them back again in the manner in which we choose to ask our specific experimental question. This includes the ability to give hormones to fetuses or newborn animals to study the impact on adult behavior. What we have learned is that if developing female brains are exposed to hormones intended for males, their brains will readily respond and in essence become male-like, despite the persistence of a female body. Thus, when these females are raised to adults and now given testosterone (the activational hormone) they seek out and mount other females. This is not a matter of same sex preference, the female treated with testosterone as a neonate has a male brain, i.e. she »thinks« she is a male. Conversely, if we deprive developing males of their hormones, their brains will become female-like and they will accept the solicitations of other males, provided they are supplied with female hormones as adults. For a long time we believed that there was no role for hormones in female brain development and that if left to its own devices, the brain will develop a feminine phenotype. In other words, the brain is by default female and perinatal exposure to male hormones converts it to male. However, we know that the ability to convert a female brain into a male brain is limited to a sensitive period of development. Treating an adult female with male hormones will not convert her brain to that of a male, it has differentiated into the female phenotype and will remain so. Likewise, taking away an adult males gonads does not render him female, it renders him asexual. Without testosterone as an adult he has no interest in sex, as either a male or a female. These legitimate conclusions were based on the determination that the sensitive period was during the first few days of postnatal life and was over by about 10 days after birth. More recent work has established that there is a second later sensitive period in which estradiol becomes elevated in the female brain and plays an important role in feminization (Brock et al. 2011). While not absolutely necessary for female brain development, this second sensitive period helps to further define and differentiate male and female reproductive behaviors.

A second important distinction between these two sensitive periods is the critical role of a circulating steroid binding globulin, called alpha-fetoprotein, to masculinization of the rodent brain. As noted above, for normal masculinization the testicular derived testosterone must be

converted to estradiol. However pregnancy is characterized by exceedingly high levels of estrogens production by the placenta, so that both the maternal and fetal circulation are replete with this potent steroid. How then does a developing female fetus avoid becoming masculinized? Both male and female fetuses produce alpha-fetoprotein which circulates in the bloodstream and binds estradiol, acting like a sponge that retains the steroid in the periphery and prevents its entry into the brain. In males, the testosterone produced by the testis is not bound by alpha-fetoprotein and so it readily enters the brain where it is locally converted to estradiol within neurons which contain high levels of the enzyme aromatase. If female mice have a mutation in the gene for alpha-fetoprotein, their brains are masculinized by the maternal estrogens (Bakker et al. 2006), thus proving the critical role played by this simple protein which disappears shortly after birth. By the time of the second sensitive period there is no longer a need for alpha-fetoprotein and indeed none is found.

The study of sex behavior as an indicator of sexual differentiation of the brain has proven to be a reliable and informative approach that can be generalized to essentially all sexually reproducing species. But there are also many caveats as reproductive strategies vary enormously, with some species even being capable of switching sex, as in certain types of cichlid fish, or having hermaphrodites as a third sex, seen in flat worms, and even parthenogenesis which is found in some lizards. Mother nature has found many ways to foster reproduction under any environmental conditions one can imagine. An additional caveat comes in the form of understanding the limitations of laboratory research and the nature of the animals we are studying. Rodents, including rats, mice, hamsters, voles and guinea pigs are among the most common laboratory animals used in biomedical research, and this includes the study of sex differences in the brain. But most if not all of these animals have been subject to extreme inbreeding or population bottlenecks and have been highly selected for life in a small Plexiglas cage with ample food and water. Thus we cannot always be confident that what we are studying is also true in »wild-type« and it is essential to replicate at least portions of key findings in more genetically heterogeneous animals. Moreover, sometimes animals in the laboratory exhibit behaviors that are known not to occur in the wild. For example, female laboratory mice are spontaneously maternal, meaning that if they encounter a newborn pup for the first time they will behave maternally towards it by retrieving it to a nest and hovering over it to keep it warm. This is not true of either wild-type mice, or of laboratory rats, which are afraid of newborn pups they first time they encounter them and either ignore or attempt to kill them. An additional difference between laboratory mice and rats is the frequency of male-like sexual mounting behavior.

Female rats will perform this behavior on other females, and even males, on occasion. But female mice of most common laboratory strains perform this behavior quite readily and will do so even more if given testosterone as adults. In other words, mounting behavior is not a particularly sexually differentiated trait in mice and therefore not the best proxy for whether the brain has been masculinized. These are just two examples, maternal behavior and mounting behavior, where the impact of the laboratory on the behavior is evident, but the caveat should be applied widely to ensure appropriate caution and constraint in the interpretation of our findings.

Behaviors directly associated with reproduction but not sexual behavior per se are also often highly sexually dimorphic, the best example being singing by male song birds, with females singing relatively little. Elaborate courtship displays, scent marking, territorial defense, mate guarding are all related behaviors shown by males to attract and then protect females. Conversely, nest building, maternal behavior, maternal aggression are more female

typic behaviors, particularly in mammals. Despite the clear distinctions in motivation and division of labor between the sexes, a strict application of the Organizational / Activational Hypothesis to explain the differences begins to break down and we instead observe a complex interplay of early hormone exposure and experience combined with adult context and hormonal influences. As we move further away from behaviors directly relevant to reproduction and consider stress responding, pain perception, food preferences, learning and memory, drug addiction and so on, the applicability of the hypothesis becomes even less. This is not to say that there are not neural underpinnings that direct sex differences in behavior, but that a strict adherence to early organizational hormonal effects activated by adult hormones does not satisfactorily explain the basis of the sex difference (McCarthy and Konkle 2005). Additional variables, including recent evidence for a genetic contribution (Arnold 2004), must be considered to create a more nuanced view of how and why males and females differ.

Različni učinki steroidnih hormonov na razvijajoče se možgane

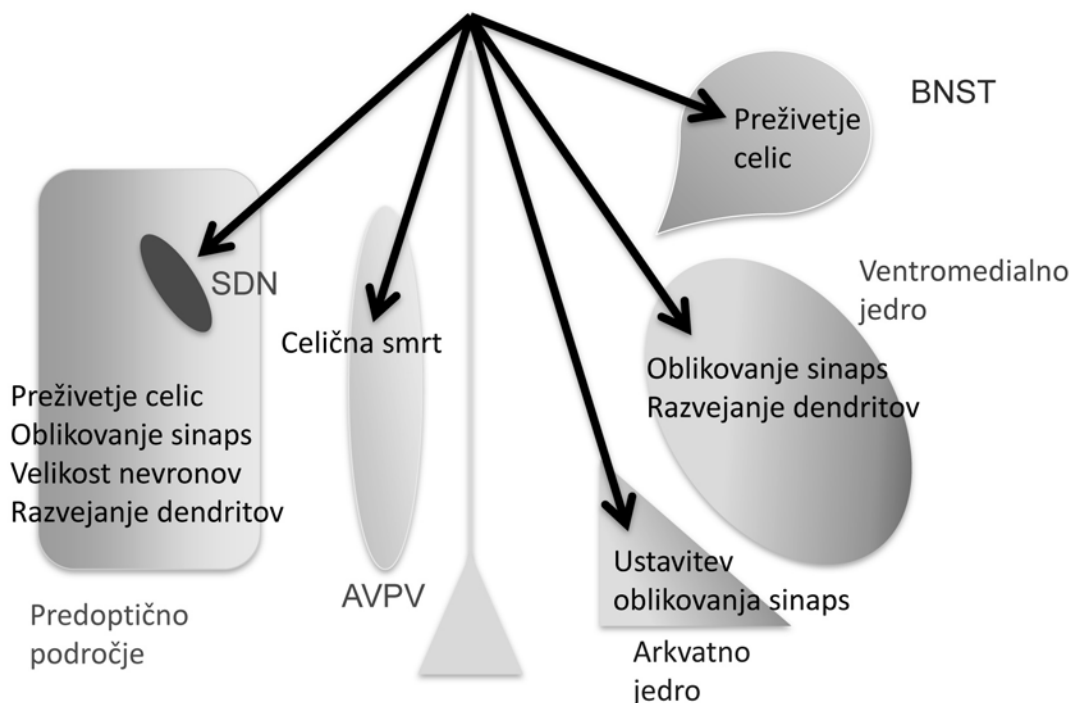


Figure 2: Multiple mechanisms of steroid hormone action.

Diverse mechanisms of steroid hormones mediate the enduring effects that differentiate a male versus female brain. Different brain areas subserve different sexually dimorphic functions and, the sex differences in these regions are established by distinct cellular pathways that produce alternative outcomes. As a result, there is a far greater capacity for variability in sexually differentiated endpoints between individuals of the same sex, as well as the opposite sex.

Sex differences in the brain are widespread but variable in magnitude

Statistically significant differences in male versus female brains are ubiquitous, wide ranging and often profound. In many species overall brain weight is larger in males, even after correction for body weight, and differences continue at every level down the magnification scale to microscopic differences in the number and type of synapses. For simplicity we can distinguish sex differences along two not-mutually exclusive lines, size and shape. The size of individual structures within the brain are often different in males and females. These may be the thickness of a cell layer in the cortex (Witelson et al. 1995) or the volume (3-dimensional shape) of a collection of neurons making up a nucleus (Gorski 1985). Even the size of individual neurons may be larger in one sex versus the other (Tobet and Hanna 1997). The size and shape of a particular brain region are often inter-related. A nucleus referred to as the BNSTp (principle subdivision of the Bed Nucleus of the Stria Terminalis) which is part of a neural network controlling reproduction, projects to another essential nucleus in the network, the AVPV (anteroventral periventricular nucleus). The diameter of the projection, which is a reflection on the number of fibers, is some ten times larger in males than females, but, surprisingly the size of the AVPV is larger in females (Polston et al. 2004). It is now generally believed this is because the neurons of the AVPV project directly to neurons controlling the pituitary and thereby control the firing rate of these neurons and the ability to generate an LH-surge (De Vries and Simerly 2002). Two questions arise from this scenario; 1: why is the density of axonal fibers from the BNSTp to the AVPV so much greater in males, and 2: why is the AVPV larger in females? Recent advances provide answers to both, and generate general principles of how to build a sexually dimorphic brain.

Hormones regulate target derived neurotrophic factors to build neurocircuits

For an axon to reach its target it has to know how far to go, where to turn and when to stop. This could be an intrinsic property of a cell, coded in the genome in a precise manner, or it could be that multiple axons (called neurites) are sent out randomly and ultimately innervate only the intended target due to attrition of all those that miss their mark. The latter scenario has been demonstrated in at least two instances that lead to sexual dimorphisms in hormonally-mediated neural circuits. The BNSTp to AVPV connection described above in which males have profoundly stronger innervation is determined by release of an hormone-induced neurotrophic factor by the AVPV neurons which attracts the growing neurites of the BNSTp

cells (Ibanez et al. 2001). The synaptic connections formed provide for activity dependent survival of the BNST neurons so that more will ultimately survive and so the overall size of the BNSTp is greater in males. Thus hormonal modulation of trophic factors during brain development is a critical mechanism for establishing sex difference in the brain. But there are other strategies exploited by mother nature as well, including controlling the number of neurons in a brain region.

Hormones regulate cell death to determine the size of specific brain regions

Among the earliest noted sex differences in the brain were the size of specific nuclei. The brains of male song birds have a nucleus that is so much larger than females that it is visible to the naked eye (Gorski et al. 1978, Nottebohm and Arnold 1976). The discovery of such a prominent sex difference in bird brains prompted a similar analyses in mammals, in particular rodents, and although the structures were not large enough to be visible without a microscope, a subnucleus in the preoptic area, called the SDN, for sexually dimorphic nucleus (Gorski et al. 1978), and the SNB, the collection of motor neurons in the spinal cord that innervate the penis (Breedlove and Arnold 1980), were discovered shortly thereafter. Both these nuclei are markedly larger in males, and as noted above, the BNSTp is also larger in males but to a lesser degree. The AVPV in contrast, is actually larger in females (Davis, Shryne & Gorski 1996). Remarkably, the mechanism mediating this sex difference is the same in every instance; males and females start with the same number of neurons but they die off in one sex as a result of differential hormone exposure in males versus females. In each instance in which the nucleus is larger in males, gonadal hormones, either estrogens or androgens, promote cell survival so the cells die in females, whereas in the AVPV estradiol actually promotes cell death so the cells selectively die in males, resulting in a larger volume nucleus in females (Forger 2009). While the common mechanism determining overall size of each of these nuclei is cell death, when the precise cellular pathways determining cell fate are examined, region specific differences begin to emerge.

Hormones regulate synapse formation to determine synaptic patterning

The number and style of synapses made or received by a particular neuron are fundamental to its function. Neuronal plasticity refers to changes in the number of synapses in the adult brain and these can be induced by learning, stress, drug abuse and hormones to name a few. Developmentally, the number of synapses in a particular brain region is often determined by pruning, a process

whereby overly exuberant innervation is pruned back to create a refined pattern of synaptic inputs. Hormones also affect synaptic patterns in the developing brain but the process is both distinct from adult plasticity and activity dependent pruning. Instead, hormones, testosterone and/or estradiol, either actively induce or repress the formation of new synapses depending on the brain region. Moreover, similar to the cellular pathways regulating hormonally regulated cell death, the cellular mechanisms regulating synaptic patterning are highly region specific. So for instance, in the preoptic area, the main region controlling male sexual behavior, the dominant signaling molecule induced by hormones is the prostaglandin, PGE2. In the hypothalamus, it is glutamate that mediates the emerging sex difference in synaptic number and in another subdivision of the hypothalamus it is the inhibitory transmitter, GABA, which is critically responsive to hormones. Peptide hormones are also regulated by steroid during development and both mediate and perpetuate sex differences. This includes kisspeptin, a critical protein in the control of puberty (Clarkson et al. 2009), which differs in onset and physiology between males and females.

The take home message from each of these three scenarios is the high degree of regional specificity in hormone action (Figure 2). Rather than a unified theory of hormonally-mediated sexual differentiation of the brain, there appear to be multiple routes towards achieving the same goal. This has the additional impact of increasing the potential for

individual variability far beyond what it would be if there was only one uniform mechanism. Thus genetic variability in the any of the multiple components of the signaling cascades which underlie the organizational effects on hormones on the brain could all contribute individual imprints so that no two sexually differentiated brains are exactly the same. Moreover, the degree of masculinization or feminization of a particular region can vary independently, creating a mosaic of maleness and femaleness within one brain (Figure 3).

It is also worth noting that some cellular mechanisms of hormone action in the brain are actually for purposes of making males and females more alike as opposed to more different. This is best illustrated in the case of parenting behavior. In many mammalian species only the female provides parental care because only the female has the capacity to feed the offspring via lactation (sex-biased parental care is not true for birds where either parent can incubate the eggs or feed the chicks). However, in some mammals, there has been selection for males that show a high degree of parenting behavior, including humans. Study of a bi-parental vole species reveals that androgens act in the brains of males to induce them to behave similar to females in their treatment of offspring, but that the neural substrate evoked to achieve this is different than that of females. As a result, the brains of male and female voles look very different, but the function is to produce a similar behavioral profile (De Vries 2004).

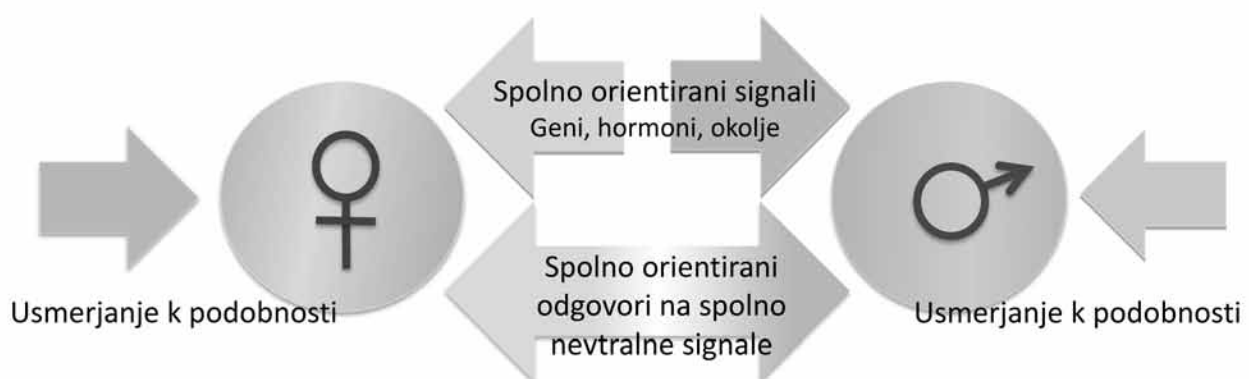


Figure 3: The mature sexually differentiated brain is the result of combined effects of genes, hormones and environment.

There is no one dominant factor that distinguishes male and female brains. Instead, there is a combination of influences that include genetics, hormones (derived from the gonads) and environment, which encompasses experience, cultural expectations and societal influences. There are also factors, including genes and hormones, which act to make males and females more similar, perhaps to override constraints induced by reproductive physiology. As a result, the brains of all individuals are a unique blend of maleness versus femaleness, but on average there will be a preponderance of female-like phenotypic endpoints in genetic females and vice versa for males.

The future of sex differences research

The study of sex differences not only informs us of how males and females differ, but also of fundamental principles of brain development that are not necessarily apparent otherwise. The pronounced gender bias in the incidence of disorders of mental health and sex differences in neurologic outcome following injury further compel us to understand how the brain develops differently in boys versus girls. Boys have 4-10 times the incidence of autism, attention deficit disorder and early onset schizophrenia than girls while women have twice the incidence of affective disorders such as major depression and general anxiety disorder (reviewed in Dean and McCarthy 2008). Male biased disorders are those with their origins in development whereas the female biased disorders have predominantly post-pubertal onset. By understanding normal brain development in males versus females, points of vulnerability may be revealed and highlight new sights for therapeutic intervention. Moreover, novel strategies for regulating cell death, synaptic patterns and connectivity are elucidated by discovery of hormonal mechanisms of regulation. Thus the study of sex differences in the brain is of inherent value for what it can teach us about both men and women, boys and girls, but also for what it can teach us about all of brain development independent of sex or gender.

REFERENCES

- Amateau S. K., McCarthy M. M. (2002): A novel mechanism of dendritic spine plasticity involving estradiol induction of prostaglandin-E2. *J. Neurosci.* 22: 8586–96.
- Amateau S. K., McCarthy M. M. (2004): Induction of PGE2 by estradiol mediates developmental masculinization of sex behavior. *Nat Neurosci* 7: 643–50.
- Arnold A. P. (2004): Sex chromosomes and brain gender. *Nat Rev Neurosci* 5: 701–8.
- Barracough C. A., Gorski R. A. (1961): Evidence that the hypothalamus is responsible for androgen-induced sterility in the female rat. *Endocrinology* 68: 68–79.
- Breedlove S. M., Arnold A. P. (1980): Hormone accumulation in a sexually dimorphic motor nucleus of the rat spinal cord. *Science* 210: 564–6.
- Christian C. A., Moenter S. M. (2010): The Neurobiology of Preovulatory and Estradiol-Induced Gonadotropin-Releasing Hormone Surges. *Endocr Rev.*
- Davis E. C., Shryne J. E., Gorski R. A. (1996): Structural sexual dimorphisms in the anteroventral periventricular nucleus of the rat hypothalamus are sensitive to gonadal steroids perinatally, but develop peripubertally. *Neuroendocrinology* 63: 142–8.
- De Vries G. J., Simerly R. B. (2002): Anatomy, development and function of sexually dimorphic neural circuits in the mammalian brain. In *Hormones, Brain and Behavior*. Ed. D. W. Pfaff, Arnold A. P., Etgen A. M., Fahrbach S. E. and Rubin R. T., pp. 137–92. New York: Academic Press.
- Dean S. L., McCarthy M. M. (2008): Steroids, sex and the cerebellar cortex: implications for human disease. *Cerebellum* 7: 38–47.
- Forger N. G. (2006): Cell death and sexual differentiation of the nervous system. *Neuroscience* 138: 929–38.
- Forger N. G. (2009a): Control of cell number in the sexually dimorphic brain and spinal cord. *J Neuroendocrinol* 21: 393–9.
- Forger N. G. (2009b): The organizational hypothesis and final common pathways: Sexual differentiation of the spinal cord and peripheral nervous system. *Horm Behav* 55: 605–10.
- Gorski R. A. (1985): Sexual dimorphisms of the brain. *J Anim Sci* 61 Suppl 3: 38–61.
- Gorski R. A., Gordon JH, Shryne JE, Southam AM. (1978): Evidence for a morphological sex difference within the medial preoptic area of the rat brain. *Brain Res.* 148: 333–46.
- Herbison A. E. (2008): Estrogen positive feedback to gonadotropin-releasing hormone (GnRH) neurons in the rodent: the case for the rostral periventricular area of the third ventricle (RP3V). *Brain Res Rev* 57: 277–87.
- Ibanez M. A., Gu G., Simerly R. B. (2001): Target-dependent sexual differentiation of a limbic-hypothalamic neural pathway. *J. Neurosci.* 21: 5652–9.
- McCarthy M. M. (2009): The two faces of estradiol: effects on the developing brain. *Neuroscientist* 15: 599–610.
- McCarthy M. M., Konkle A. T. (2005): When is a sex difference not a sex difference? *Front Neuroendocrinol* 26: 85–102.
- Mong J. A., Glaser E., McCarthy M. M. (1999): Gonadal steroids promote glial differentiation and alter neuronal morphology in the developing hypothalamus in a regionally specific manner. *J Neurosci* 19: 1464–72.
- Mong J. A., Nunez J. L., McCarthy M. M. (2002): GABA mediates steroid-induced astrocyte differentiation in the neonatal rat hypothalamus. *J Neuroendocrinol* 14: 45–55.
- Morris J. A., Jordan C. L., Breedlove S. M. (2004): Sexual differentiation of the vertebrate nervous system. *Nat. Neurosci.* 7: 1034–9.
- Nottebohm F., Arnold A. P. (1976): Sexual dimorphism in vocal control areas of the songbird brain. *Science* 194: 211–3.
- Phoenix C. H., Goy R. W., Gerall A. A., Young W. C. (1959): Organizing action of prenatally administered testosterone propionate on the tissues mediating mating behavior in the female guinea pig. *Endocrinology* 65: 369–82.
- Polston E. K., Gu G., Simerly R. B. (2004): Neurons in the principle nucleus of the bed nuclei of the stria terminalis provide a sexually dimorphic GABAergic input to the anteroventral periventricular nucleus of the hypothalamus. *Neuroscience* 123: 793–803.
- Rinn J. L., Snyder M. (2005): Sexual dimorphism in mammalian gene expression. *Trends Genet* 21: 298–305.
- Schwarz J. M., Liang S. L., Thompson S. M., McCarthy M. M. (2008): Estradiol induces hypothalamic dendritic spines by enhancing glutamate release: a mechanism for organizational sex differences. *Neuron* 58: 584–98.
- Simerly R. B. (2002): Wired for reproduction: Organization and development of sexually dimorphic circuits in the mammalian forebrain. *Annu. Rev. Neurosci.* 25: 507–36.
- Tobet S. A., Hanna I. K. (1997): Ontogeny of sex differences in the mammalian hypothalamus and preoptic area. *Cell. Molec. Neurobiol.* 17: 565–601.
- Witelson S. F., Glezer I., Kigard D. L. (1995): Women have greater density of neurons in posterior temporal cortex. *J. Neurosci.* 15: 3418–28.
- Wright C. L., McCarthy M. M. (2009): Prostaglandin E2-induced masculinization of brain and behavior requires protein kinase A, AMPA/kainate, and metabotropic glutamate receptor signaling. *J Neurosci* 29: 13274–82.

Further Reading

- Arnold A. P. (2004): Sex chromosomes and brain gender. *Nat Rev Neurosci.* 5, 701–708.
- Bakker J., De Mees C., Douhard Q., Balthazart J., Gabant P., Szpirer J., Szpirer C. (2006): Alpha-fetoprotein protects the developing female mouse brain from masculinization and defeminization by estrogens. *Nat Neurosci.* 9, 220–6.
- Breedlove S. M., Arnold A. P. (1980): Hormone accumulation in a sexually dimorphic motor nucleus of the rat spinal cord. *Science.* 210, 564–6.

- Brock O., Baum M. J., Bakker J. (2011): The development of female sexual behavior requires prepubertal estradiol. *J Neurosci.* 31, 5574–8.
- Clarkson J., Boon W. C., Simpson E. R., Herbison A. E. (2009): Postnatal development of an estradiol-kisspeptin positive feedback mechanism implicated in puberty onset. *Endocrinology.* 150, 3214–20.
- Davis E. C., Shryne J. E., Gorski R. A. (1996): Structural sexual dimorphisms in the anteroventral periventricular nucleus of the rat hypothalamus are sensitive to gonadal steroids perinatally, but develop peripubertally. *Neuroendocrinology.* 63, 142–148.
- De Vries G. J., Simerly R. B. (2002): Anatomy, development and function of sexually dimorphic neural circuits in the mammalian brain. In: *Hormones, Brain and Behavior.* Vol. 4, D. W. Pfaff, Arnold A. P., Etgen A. M., Fahrbach S. E. and Rubin R. T., eds. Academic Press, New York, pp. 137–192.
- De Vries G. J. (2004): Minireview: Sex differences in adult and developing brains: compensation, compensation, compensation. *Endocrinology.* 145, 1063–8.
- Dean S. L., McCarthy M. M. (2008): Steroids, sex and the cerebellar cortex: implications for human disease. *Cerebellum.* 7, 38–47.
- Forger N. G. (2009): Control of cell number in the sexually dimorphic brain and spinal cord. *J Neuroendocrinol.* 21, 393–9.
- Gorski R. A., Gordon J. H., Shryne J. E., Southam A. M. (1978): Evidence for a morphological sex difference within the medial preoptic area of the rat brain. *Brain Res.* 148, 333–346.
- Gorski R. A. (1985): Sexual dimorphisms of the brain. *J Anim Sci.* 61 Suppl 3, 38–61.
- Ibanez M. A., Gu G., Simerly R. B. (2001): Target-dependent sexual differentiation of a limbic-hypothalamic neural pathway. *J. Neurosci.* 21, 5652–5659.
- McCarthy M. M., Konkle A. T. (2005): When is a sex difference not a sex difference? *Front Neuroendocrinol.* 26, 85–102.
- McCarthy M. M. (2009): The two faces of estradiol: effects on the developing brain. *Neuroscientist.* 15, 599–610.
- Morris J. A., Jordan C. L., Breedlove S. M. (2004): Sexual differentiation of the vertebrate nervous system. *Nat. Neurosci.* 7, 1034–1039.
- Nottebohm F., Arnold A. P. (1976): Sexual dimorphism in vocal control areas of the songbird brain. *Science.* 194, 211–213.
- Phoenix C. H., Goy R. W., Gerall A. A., Young W. C. (1959): Organizing action of prenatally administered testosterone propionate on the tissues mediating mating behavior in the female guinea pig. *Endocrinology.* 65, 369–382.
- Polston E. K., Gu G., Simerly R. B. (2004): Neurons in the principal nucleus of the bed nuclei of the stria terminalis provide a sexually dimorphic GABAergic input to the anteroventral periventricular nucleus of the hypothalamus. *Neuroscience.* 123, 793–803.
- Simerly R. B. (2002): Wired for reproduction: Organization and development of sexually dimorphic circuits in the mammalian forebrain. *Annu. Rev. Neurosci.* 25, 507–536.
- Tobet S. A., Hanna I. K. (1997): Ontogeny of sex differences in the mammalian hypothalamus and preoptic area. *Cell. Molec. Neurobiol.* 17, 565–601.
- Witelson S. F., Glezer I., Kigard D. L. (1995): Women have greater density of neurons in posterior temporal cortex. *J. Neurosci.* 15, 3418–3428.



Doktorirala sem na področju Vedenjskih in nevro znanostih na Inštitutu za vedenje živali na Univerzi Rutgers v Newarku, leta 1989. Tri leta sem študirala na podoktorskem študiju na Univerzi Rockefeller v New Yorku in eno leto kot študentka Nacionalnega Raziskovalnega Sveta na Nacionalnem zdravstvenem inštitutu, potem pa sem začela delati na Univerzi Maryland. Sem članica Univerze Maryland, kjer delujem na podiplomskem študiju in v Centru za reprodukcijske študije, sem pa tudi članica Združenja za vedenjsko neuroendokrinologijo, Združenja za nevroznanost, Ameriškega fiziološkega združenja in Združenja endokrinologov.

I received my PhD in Behavioral and Neural Sciences from the Institute of Animal Behavior at Rutgers University in Newark, NJ in 1989. I then spent three years as a post-doctoral fellow at the Rockefeller University in New York, NY and one year as a National Research Council Fellow at the National Institutes of Health, before joining the faculty at the University of Maryland. I am a member of the University of Maryland Graduate School and the Center for Studies in Reproduction I am also a member of the Society for Behavioral Neuroendocrinology, the Society for Neuroscience, the American Physiological Association and the Endocrine Society.

Sprejemanje novih znanj o realnem svetu in spreminjanje razmišljanja v kulturnem kontekstu

Acceptance of New Knowledge about Real World and Change of Thinking in Cultural Context

Jože Vogrinc

Univerza v Ljubljani, Filozofska fakulteta
University of Ljubljana, Faculty of Arts
Aškerčeva 2, SI-1000 Ljubljana
joze.vogrinc@ff.uni-lj.si



Povzetek: Prispevek poskuša poiskati nekaj razlogov za to, zakaj je sodobni kulturni kontekst nenaklonjen razvijanju znanstvene kulture, se pravi temu, da bi laiki poskušali razumeti nova dognanja o realnem svetu in na tem temelju spreminjati svoja prepričanja.

Abstract: This essay deals with the contemporary cultural context of the dissemination of scientific culture. Starting with the fact that people generally are not keen to accept scientific knowledge as a means to expand and change their current beliefs, I try to pinpoint a few causes of such a situation.

Ne boste našli dveh družboslovcev, ki bi enako odgovorila na vprašanje, zakaj ljudje nasploh težko sprejemajo mnoga nova znanja o realnem svetu, in to celo v razvitih družbah z močno razvitimi znanostmi in kjer ima večina vsaj srednješolsko izobrazbo. Nasprotno; pogosto se jim upirajo. Še več; upravičeno se bojimo, da znanstvena izobrazba povprečno izobraženega človeka danes nazaduje na račun neznansvenih prepričanj.

Da vseeno pridemo do odgovora, ki ne bo povsem samovoljen, se najprej vprašajmo, zakaj družboslovje načeloma ne more dati tako natančnih odgovorov kakor tisti del naravoslovja, kjer je mogoče in smiselno zvesti znanstvene probleme na njihov matematični izraz. Odgovor je preprost. Vsako človeško bitje živi samo enkrat, v prostoru in času, ki si ga ni samo izbralo, v družbi in kulturi, ki sta neznansko zapleten preplet sil, njihova rezultanta pa je enkratna. Ko spoznavamo družbo, nas vedno predvsem zanima konkretna družba, tu in zdaj, v kateri živimo. Ne zanima nas le intelektualno, abstraktno, ampak upamo, da nam bo znanje o njej pomagalo, da bomo mi in naši otroci lahko živeli v skladu s svojo predstavo o dobrem življenju. Družbe in kulture so dovolj kompleksne in dovolj različne med seboj, da nam poznavanje splošnih zakonitosti, ki veljajo za *Homo sapiens*a kot biološko vrsto, nikakor ne zadošča za razumevanje družbenih procesov in družbenih razmerij, značilnih za konkretno družbo.

Da bi dojeli, kako nemogoče zahtevno je to, si zamislite vzporednico iz botanike: to je tako, kakor da vas ne bi

zanimali splošni življenjski pogoji v nekem življenjskem prostoru, recimo na planinskih tratih nad gozdno mejo, niti splošne značilnosti in življenjski pogoji posamezne vrste, npr. Sternbergovega klinčka, ampak dobrobit letošnje in prihodnjih generacij Sternbergovih klinčkov v Dolini Triglavskih jezer. Pri tem morate upoštevati, da botaniki, kolikor mi je znano, ne domnevajo, da bi Sternbergovi klinčki s svojim bivanjem vplivali na svojo bližnjo okolico tako močno, da bi morali to upoštevati kot trajno spremembo okolja v našem predvidevanju, kako se jim bo godilo leta 2012. Nasprotno pa človeške družbe svoje okolje same sproti spreminjajo na načine, katerih ne obvladujejo, ker sta kompleksnost in hitrost spreminjanja preveliki (in še naraščata).

Kaj lahko družboslovci torej sploh naredijo? Predvsem morajo opozarjati na to, česa vsega ljudje ne vemo, čeprav morda mislimo, da vemo. Dolžni so opozarjati, da moramo biti pri slehernem novem posegu v okolje (tako »naravno, kakor »človeško« – tako ali tako sta to le dve perspektivi glede iste realnosti) bistveno bolj previdni glede njegovih morebitnih posledic, kakor smo bili doslej. Prepričevati morajo ljudi, da je bolje desetkrat premisliti, preden naredimo novo potezo, kakor pa da delujemo nepremišljeno (psihoanalitiki opozarjajo, da je *acting out*, »beg v dejanje«, patološki način, kako se posameznik v negotovosti izogne soočenju z lastnimi željami in motivi).

Zato se najprej vprašajmo, kako novo znanje o realnem svetu v sodobni družbi sploh pride do ljudi in kako se po

navadi odzovemo nanj. Za tiste, ki nismo specialisti za neko znanstveno področje ali nismo kako drugače poklicno povezani s produkcijo nekega novega spoznanja, obstajajo nova dognanja le kot medijski dogodki. Mediji pa po definiciji ne proizvajajo novega znanja, temveč predstavljajo novo v klišejskih podobah in reducirajo neznanost na znano. Delujejo ideološko (z besedo »ideološko« ne merim na vsiljena politična prepričanja, ampak na iskrena prepričanja ljudi, ki pa ne slonijo na razumevanju znanstvenih dognanj, marveč na tem, da verjamemo neki avtoriteti – drugotnega pomena je, ali je ta avtoriteta npr. religiozna, ali je znanstvena).

Naj ponazorim, kako znanstvena avtoriteta v mediju učinkuje ideološko. Recimo, da je TV Dnevnik najprej prinesel novico, da so »znanstveniki ugotovili, da ima sevanje mobilnih telefonov škodljive posledice za zdravje«. V studio bodo poklicali elektronika, čigar naloga je, da ljudi pomiri; po možnosti mora povedati, da ni razlogov za vznemirjenje, če pa taki razlogi so, se od njega pričakuje, da gledalcem svetuje, kako naj ravnajo. Ekspert ve namesto navadnega človeka, nestrokovnjak mu je prisiljen zaupati in verjeti, da ve. To je cena, ki jo človeštvo plačuje za delitev dela v družbi. Že nekaj tisoč let plačujemo za napredovanje znanja in z njim povezano vedno bolj kompleksno delitev dela v družbi vedno višjo ceno. Vedno več je namreč znanja, ki si ga posamezen človek ne zmore pridobiti in je prisiljen verjeti, da ve nekdo drugi in da je ta drugi vreden zaupanja in nas bo zavaroval, če bo treba. K temu dodajmo še, da je velika večina medijev danes komercialnih, kar pomeni, da medij ne živi od tega, da bi skrbel za trajno dobrobit uporabnikov, ampak so želje in potrebe uporabnikov medijev kot potencialnih kupcev blaga same tisto blago, ki ga medij prodaja oglaševalcem in zaradi katerega obstaja. To zagotavlja, da je vsaka novica, ki se v mediju pojavi – ne glede na svojo znanstveno verodostojnost – vnaprej zavezana nekemu neznanstvenemu interesu, ki ga uporabniki medija navadno ne poznamo.

Zdaj smo že v jedru zadeve. Klišejsko medijsko poročanje je tisti kulturni kontekst, v katerem si laiki oblikujemo mnenje o vsem, česar ne poznamo iz lastne izkušnje, torej tudi o znanstvenih dognanjih. Lastno izkušnjo pa si ljudje pojasnimo s tem, kar vemo že od prej, se pravi, s pričakovani, ki smo jih v veliki meri dobili ... tudi od medijev.

Primer takega klišēja: »znanstveniki so ugotovili, da x škoduje zdravju« oziroma »znanstveniki so ugotovili, da x ne škoduje zdravju«. Znanost na splošno je v takem klišeju ideološka avtoriteta. Nanjo se sklicujeta nasprotni strani, ki imata po navadi konfliktni interese, laiki pa praviloma ne izvemo natančno, kdo in kaj so bili ti znanstveniki, kaj so pravzaprav raziskovali in ugotovili ter kaj to pomeni in kolikšna je veljavnost domnevnih ugotovitev. Taka sporočila praviloma ne kažejo uporabniku medija poti do

znanstvenih dejstev, ampak vzpostavljajo znanost kot teološko avtoriteto: takšno, ki ji verjamemo, ker ima uradno spričevalo. Medij s takim poročanjem ne povzroči, da bi uporabnik kar koli vedel. Ponudi pa mu oporno točko za zaupanje. Pri tem niti ni nujno, da medij nekoga prepriča o (ne)škodljivosti mobilnih telefonov. Ljudem povsem zadošča, da se lahko sklicujejo na »znanost« nasploh, da je nekaj »ugotovila« ali da so »na TV povedali«. To je zelo udobno. Sodobni ljudje smo dvomljivci, ne goreči verniki; zadostuje nam, da za svojo »šibko« verozaupanje (npr. prepričanje, da naprave »sevajo« ali da »ne sevajo«) prevalimo odgovornost na neko neosebno instanco, ki domnevno »ve« v našem imenu. Šibka prepričanja lahko hitro privzemamo in opuščamo, saj se le tako za silo znajdemo v svetu, kjer se veljavno znanje, vrednote in okus hitro spreminjajo, mi pa nimamo dovolj lastnega znanja, da bi samostojno presojali.

Kakšen pa je kulturni kontekst sprejemanja znanstvenih dognanj na tistih področjih, kjer se poskušamo informirati, »za kaj gre«, se pravi, da poskušamo neko novo spoznanje vsaj na poljudni ravni tudi razumeti?

Ni vseeno, ali gre za znanstvene preboje, ki močno spremenijo naše razumevanje sveta, ali gre za »normalno« znanost (kot ji pravi Kuhn). To je tista, katere pomembna dognanja so objavljena v znanstvenih revijah, kot so Science, Nature, PNAS itn. O prelomih, kakršen je matematizacija fizike v 17. stoletju, tu ne moremo razpravljati, ker je to posebna problematika (kako dospeti do nje, navažam v dodatku). O dogodkih v »normalni znanosti« pa razmeroma pridno poročajo tudi splošni mediji, kot so dnevni časopisi in informativne oddaje na TV. Večinoma lahko hitro izvemo kaj več o njih, a še vedno v poljudni obliki, v poljudnoznanstvenih medijih ali v ustreznih prilogah splošnih medijev. Na to, katera področja imajo prednost, seveda v ozadju vpliva moč kapitala, ki stoji za posameznimi disciplinami, zlasti npr. za farmacevtsko ali živilskopredelovalno industrijo. Druga področja pa so deležna večje pozornosti iz razlogov, ki jim lahko rečemo bolj prijazno »kulturni« ali bolj z distanco »ideološki«.

Tako so nova znanstvena dejstva iz embriologije takojšnji plen ideološke skrbi tistih, ki verjamejo v »svetost življenja«, znanstveni poskusi na višje razvitih sesalcih pa tistih, ki so prepričani, da imajo te živali »zavest«. Zaresna težava pri tem je, da zaradi načelnega zaupanja v znanost na splošno ljudje od te pričakujejo, da bo potrjevala, kar sami verjamejo. Družbena podpora znanosti je v veliki meri izraz tovrstnega zaupanja. To zaupanje pa je kajpak neupravičeno. »Življenje« in »zavest« namreč nista znanstvena pojma, ampak sta podedovani predstavi, ki izvirata iz religioznih in filozofskih prepričanj ljudi. Od znanosti lahko v zvezi njima legitimno pričakujemo samo to, da bo popolnoma razgradila navidežno jasnost dejstev, ki jih

opisujemo s tema dvema besedama, in jo nadomestila z nizom bioloških pojavov in procesov. Poslej sta to kompleksni biološki realnosti, ki nikakor nimata več vsebine, kakršno si pod njima predstavljajo tisti, ki ju povzdigujejo v svoji vrednoti.

Gaston Bachelard, znameniti francoski filozof znanosti, je sredi prejšnjega stoletja opozoril, da poučevanje naravoslovja v gimnaziji nima smisla, če dijaki ne razumejo temeljnih spoznanj sodobne znanosti. To je storil v knjigi z zgovornim naslovom *Oblikovanje znanstvenega duha*. Učitelji oblikujemo znanstveni duh dijakov in študentov takrat, kadar jim privzgojimo sposobnost, da se zanimajo za nova znanstvena spoznanja in da so **pripravljeni spreminiti lastno religiozno in filozofsko prepričanje, če je postalo znanstveno nevzdržno**. Samo kolikor ravnamo tako, toliko je naša kultura znanstvena. Če pa razumemo znanost kot pripomoček za potrjevanje lastnih prepričanj, potem nimamo znanstvene kulture.

Pred nekaj leti je moj podiplomski študent, zaprisežen ljubitelj živali in zagovornik stališča, da je treba vsaj razumnim sesalcem, kakršni so prašiči, priznati status subjekta, dokazoval, da je mogoče eksperimentalno potrditi, da imajo prašiči čustva, podobna človeškim. Pri tem se je skliceval na poskus, pri katerem je skupina študentov biologije in psihologije prepoznavala in poimenovala trenutna čustvena stanja opazovanih živali. Ker so različni ocenjevalci v vedenju prepoznavali približno ista čustvena stanja in jih opisali z antropomorfnimi termini, npr. »veselje«, »razburjenost« ipd., so sklenili, da so prepoznana čustvena stanja objektivno navzoča pri prašičih ali, povedano drugače, opazovane živali čustvujejo tako kot ljudje, saj so bili dokaj soglasni v prepoznavanju njihovih čustvenih stanj. Ugovarjal sem, da eksperiment ne kaže drugega kakor prevladujoči odnos do opazovanih živali pri ljubiteljih živali, namreč pripravljenost opazovalcev, da v živalih prepoznajo sami sebe; da so pač investirali in projicirali lastna čustva v opazovane živali.

Pazite: ne zanikam možnosti, da imata čustvovanje ljudi in prašičev kaj skupnega. A zakaj ne bi menili, da je to zato, ker je človek sesalec, ne pa zato, ker so za ljubitelje živali njihovi ljubljenski vrednota, del njih? Odpor do znanstvene kulture je povezan z odporom do deziluzije, do razvrstitev zavestnih ali nezavednih čustvenih investicij v vrednote.

To lahko opazimo vsakič, ko se dogodi kakšno nepričakovano znanstveno odkritje, četudi nemara ni zelo veliko. Večina odkritij je namreč pričakovana. Naj to pojasnim s po dvema primeroma iz paleoantropologije in terenske primatologije.

V zadnjem desetletju so vzdolž Vzhodnoafriškega tektonskega jarka odkrili in opisali nekaj novih vrst človeč-

njakov. V širšem smislu so to pričakovana odkritja: glede na prejšnje znanje o evoluciji hominidov ter o geoloških plasteh in o podnebju in rastju v različnih geoloških dobah so približno vedeli, kje naj iščejo in kaj bi radi našli. Odkritje »hobita«, *Homo floresiensis*, pa je bilo osupljivo in nepričakovano: živel je »prepozno« in bil »premajhen« za pričakovanja o kraju in času, kamor sodi. Odpor nekaterih znanstvenikov je bil enak kakor vsakič doslej v zgodovini nepričakovanih paleoantropoloških odkritij, od prvih neandertalcev prek prvih avstralopitekov do hobita: to ni nova vrsta, to je samo patološki primerek človeka, so rekli. Skratka, kot vsi drugi ljudje so tudi znanstveniki nagnjeni k temu, da v nepričakovanem novem poskušajo, če se le da, prepoznati že znan pojav. Zakaj? Bolj ko je najdeno novo nepričakovano, bolj je treba spremeniti ne samo tisto, kar vemo, ampak tudi tisto, kar verjamemo. Spremeniti se moramo mi sami, to pa je silno težavno. Tudi več domnevne znanstvene posesti je treba odpisati. Zadeva po malem spominja na »slabe terjatve« novodobnih bank.

Drugi primer je blažji in bližji. Zadeva kulturno življenje šimpanzov v divjini. Pred dvema letoma je svet obkrožila fotografija, ki jo je posnela Maja Gašperšič v Fongoliju v Senegal: fotografija šimpanza s priostreno (z zobmi) palico (odlomljeno vejo) v roki je bila prvi dokument o tem, da šimpanzi (v Fongoliju to počnejo redno) lovijo drobne polopice galage (»bushbabies«) tako, da drezajo v dupline in poskušajo nabosti skritega galaga. Jill Pruetz, ki vodi raziskave v Fongoliju, je orodje šimpanzov poimenovala *spear*, sulica, nekaj kolegov pa je temu izrazu ostro nasprotovalo, češ da je antropomorfen. Po njihovem je to palica ali šiba, prav tako kakor šiba ali bilka, s katero podrezajo v mravljišče ali termitnjak. Če pa orodju rečeš »sulica«, šimpanzom pripišeš, da uporabljajo orožje tako kot ljudje. Pruetzova vztraja: če šimpanz s priostreno vejo dreza v duplino, da bi žival nabodel, je to orodje nabodalo ali sulica. Sam soglašam z njo in dodajam: ne glede na to, ali kakšen paleoantropolog vztraja pri palici iz pacifističnega odpora do uporabe orožja ali, nasprotno, iz nazadnjaškega prepričanja, da orožje uporablja samo človek, živali pa ga ne, v obeh primerih velja: nepričakovana znanstvena odkritja dregnejo v ustaljena prepričanja in jih zamajejo, zato se jim upiramo.

Napeljujem vas k spoznanju, da se upirajo celo znanstveniki sami, saj imajo tudi prepričanja kakor drugi ljudje. Nič manj niso zaprejeni v ustaljene kulturne vzorce. Problem družbe potrošniškega kapitalizma pa je, da privzga potrošnikom kulturo, ki je neznanstvena. To ni bilo vedno tako. V 19. stoletju in v večjem delu 20. stoletja je bilo zanimanje za znanost in tehniko v razvitih deželah del splošne kulture. Staro in mlado je hodilo, recimo, na popularna Faradayeva predavanja, kjer je demonstriral delovanje elektrike. Takrat je bila šola, od osnovne navzgor, še zanimiva, ker je bila otok znanja v morju neznanja, znanje

pa je prinašalo napredek, obljubljal je obvladovanje narave in vedežu prinašalo družbeni prestiž. Danes pa je znanje produktivna sila kapitala. Vredno je toliko, kolikor omogoča lastniku kapitala, da z njegovo pomočjo pride do še več kapitala. Zato je znanje vse manj javna dobrina, saj je vse manj v posesti družbe, ampak je v lasti in/ali pod nadzorom zasebnikov, ki jih zanima predvsem dobiček, in to ne glede na družbene posledice. Posamezna znanja so veliko bolj specializirana kakor nekoč in veliko manj javna in veliko manj razumljiva. Šola že dolgo ni več ustanova, ki bi samostojno širila znanje, kaj šele da bi ga proizvajala. Kvečjemu lahko ozavešča in usmerja mlade pri vstopanju v svet znanja, ki že obstaja razmeroma neodvisno od šole kot ustanove.

Kulturni kontekst, v katerem znanstvena spoznanja pridejo neposredno do uporabnika, je danes v glavnem kontekst potrošnje, predvsem zabave. Znanost se v neposredni izkušnji ljudi enači s tehnologijo, pod tehnologijo pa si spontano najprej predstavljamo stroje in naprave, ki jih uporabljamo bodisi za zabavo bodisi zato, ker smo jih prisiljeni uporabljati.

In ob tem naletimo na pomembno, po navadi prezrto, novost današnjih priprav in odnosa ljudi do njih. Odnos uporabnika bi opisal takole: »Ni pomembno, kako naprava deluje; važno je, da jo znam uporabljati v lastno korist in zadovoljstvo.« Opozarjam vas na tole: ko sem bil še otrok, so lastniki avtomobilov, radiov, pečic brkljali po napravah, ki so se pokvarile. Večinoma so bile narejene še tako, da jih je bilo mogoče poljudno razumeti z osnovnošolskim znanjem in še z malo samostojnega učenja in potrpljenja. Prve osebne računalnike je bilo treba znati programirati ali pa vsaj poznati programski jezik. Danes je dovolj poznati ikone in prebrati, kako lahko z njimi naredimo, kar želimo, ne da bi se nam sanjalo o zgradbi naprave. Avtomobilov, ki jih uporabljate vsak dan, mehaniki ne razumejo več, ampak je dovolj, da znajo poiskati in zamenjati okvarjeni del.

Kaj se je zgodilo? Uporaba naprav se je ločila od znanja, ki je zahtevalo razumevanje, kako naprava deluje. Uporabljati napravo danes ne pomeni več razumeti, kako deluje. S tem pa se je znanost v zavesti ljudi odmaknila v odsotni dejavnost, v skrivnostno oddaljeno silo. V naši zavesti večinoma ni več prisotna kot priročno pojasnilo za razumevanje tega, kar pravkar počnemo, pač pa kot oddaljeni demon, ki nima nobene neposredne zveze z našimi življenji, vrednotami, željami, ampak nekje v ozadju proizvaja delujoče naprave. Vedno nove naprave od zunaj posegajo v naša življenja in zahtevajo, da se jim prilagajamo. Dokler smo mladi, je to lahko, ko pa se staramo, je vedno težje. Človek pač ni računalnik, da bi lahko zamenjal svoje staro znanje z novim (tako kot nova različica programske opreme zamenja staro).

Druga težava v zvezi z znanjem, ki jo zelo jasno občutimo vsi, ki poučujemo, pa je povezana z dejstvom, da je danes znanje dostopno na svetovnem spletu. Zadrega se kaže v prepričanju dovolj mlade generacije (meja je pri kakih 20 letih), ki bi ga opisal s tole formulo: »Znanje je dostopno na klik.« Če česa ne veš, poiščeš na netu: znanje, to sta Google in Wikipedia.

Kaj je podmena takega prepričanja in kakšne so posledice? Popolno razvrednotenje dela, ki je bilo potrebno, da je bilo znanje, ki je dostopno na klik, pridobljeno. Mladi ljudje ne cenijo več dovolj ne znanja ne šole, še najmanj pa učitelja. Zakaj bi cenili šolo in učitelja, če pa je znanje na dosegu roke? Spet se bom zatekel k Bachelardu, da bom lahko dovolj dramatično poudaril problem: kdor se uči zaresne znanosti, pa naj bo matematika ali biologija, mora razumeti, za kaj gre in kakšne so posledice zakonov ali izrekov, ki se jih uči. Ponotranjiti mora znanje in v blažji obliki ponoviti miselne procese, ki so jih naredili nekoč prvič Galilej, Darwin, Euler idr. Kultura uporabnika svetovnega spleta, ki slednjega ne uporablja za učenje, ampak za najdenje *ready-made* pojasnil, pa ni znanstvena kultura, ampak je masovna pop kultura.

Kako naj se lotimo posledic razvrednotenja znanja in uveljavimo neskončne možnosti samostojnega učenja, ki jih svetovni splet tudi ponuja, vam žal ne znam svetovati. Povedano pa pojasni, zakaj sodobni ljudje, še zlasti mladi, ne cenijo znanja in nimajo znanstvene kulture. Znanje doživljajo kot nekaj, česar je na prebitek, znanost pa je zanje oddaljena, nerazumljiva in preveč abstraktna, da bi lahko človeku pomagala v eksistenčnih in čustvenih stiskah. Zato se zatekajo k novodobnim verovanjem, ki jim prehitro rečemo »religije«. Gre za nekaj drugega, namreč za to, da dajejo posamezniku občutek osebne vrednosti, osebnega pomena, osebnega doživljanja. Zakaj so ljudje, denimo, pripravljeni verjeti v horoskop, čeprav je v popolnem neskladju s tem, kar je že stoletja znano o zvezdah? Sodobni ljudje v vsakdanjem življenju zvezd ne potrebujemo za orientacijo, kakor so jih nekoč. Zvezde pa še kar so tam, na nebu. In vsakogar v dokumentih in s pomočjo družinskega obredja rojstnih dni določa, kdaj je bil rojen. To te identificira, čeprav ničesar ne pomeni. Horoskop dvoje vrst togih dejstev brez pomena, zvezde in rojstne datume, poveže v sistem pomena, ki pravi posamezniku: »Vesolje se zanima zate. Pomemben si. Si del vesoljne sheme, v kateri ima vsak trenutek osebni in poseben pomen za vsakogar.« – In ne imejmo za naključje, da je ključna beseda novodobnih verovanj »energija«: ime je sposojeno pri znanosti in sugerira nevidno, a povsod potencialno navzočo silo, ki je paradoksalno nesnovna, obenem pa jo vsi, ki vanjo verjamejo, neposredno »čutijo«.

Najtežjemu delu moje teme sem se izogibal do konca. Ko gre za temeljna razvojna vprašanja družbe, problem ni

neznanje ali upiranje spoznanju, temveč nemoč in nesposobnost delovanja v skladu z znanjem. Vemo, da živimo na planetu z omejenimi viri, pa vendar gospodarstvo te vire pospešeno izkorišča. Vemo, da človeštvo destabilizira okolje in ga dela vedno bolj nepredvidljivega. Vemo, da kot vrsta povzročamo množično uničenje živega sveta, primerljivo z največjimi uničenji v geološki preteklosti Zemlje. Zakaj kot vrsta ne ravnamo v skladu s tem, kar vemo?

Edini resen sociološki odgovor je, da to preprečujejo sama narava kapitalističnega načina proizvodnje in družbena razmerja, ki temeljijo na njem. Razlaga, da je kriv človeški pohlep in da moramo pač nehati biti pohlepní, je veliko preveč površna. Tudi ovržemo jo zlahka.

Najprej se ozrimo naokoli in se vprašajmo: ali sem jaz sam(a) in ali so moji bližnji res tako pohlepní? Ugotovili boste, da ne. In vprašajmo se: ali smo v zadnjih desetletjih kaj spremenili svoj način življenja v skladu s spoznanji ekologije? Odgovor je: da. Smeti ne odmetavamo več kjer koli; ločujemo gospodinjske odpadke; varčujemo z vodo in z energijo. Ne trdim, da smo zgledni, ampak samo to, da smo se občutno popravili glede na čas pred 40 leti, ko so *Meje rasti* trajno vtisnile to skrb v zavest človeštva. Problem torej ni ravnanje posameznikov.

Kapitalizem ne ogroža obstoja človeštva zato, ker so velekapitalisti pohlepní po svojem osebni značaju in bi kapitalizem postal okolju prijazen, če bi se oni osebno spremenili. Ogroža ga po svoji naravi. Pohlep je notranje bistvo kapitalizma in kdor hoče biti uspešen kapitalist, se mora vesti pohlepno ne glede na to, da je zasebno morda radodaren. Kapitalistični način produkcije je v protislovju s trajnostnim razvojem ne glede na to, da so lahko kapitalisti zasebno okoljsko ozaveščeni, in celo ne glede na to, da morda delajo dobičke z okolju prijaznimi izdelki namesto, recimo, z uničevanjem gozdov zaradi črpanja nafte. Finančniki vlagajo denar tja, kjer prinaša največje dobičke, in bogato nagrajujejo sposobne menedžerje. Če se komu izmed njih posel zagabi, ga nadomesti kdo drugi. Pohlep je utelešen v sistemu samem. Kdor deluje v njem, se mu mora prilagoditi ne glede na osebne vrednote in značaj.

Zakaj je kapitalizem tak, je pojasnil že Marx. Temelji na konkurenci med posameznimi kapitali. Vsi produkcijski pogoji – zemljišča, investicijski kapital, stavbe, stroji, delovna sila itn. – so na trgu, njihova vrednost je izražena v denarju. Kdor hoče uspeti v konkurenčnem okolju, mora proizvajati čim ceneje in mora prodati čim več. Sistem zato nenehno veča produktivnost, veča izkoriščanje delovne sile, se širi na neosvojena področja in nenehno proizvaja preveč. Preveč tako količinsko kakor v smislu, da proizvaja reči, ki jih ljudje ne potrebujejo, in da proizvaja netrajne dobrine, ki jih hitro odvržemo v prid novim, če-

prav je dovolj tehnološkega znanja, da bi lahko proizvajali trajne.

To pa pomeni, da zavestno delovanje posameznih akterjev od znotraj proti sistemu ogroža njih ali pa žrtve sistema in ne sistema samega. Vzemimo primer »poštene trgovine« s kavo. Aktivisti iz razvitega sveta, ki se na lastne stroške in iz prepričanja povežejo z dobavitelji v Afriki (ki morajo biti blizu prometnih poti in so verjetneje že posredniki, kakor pa pridelovalci sami) in morajo zagotoviti transport (npr. v Evropo) in prodajno mesto. Ta butična trgovina praviloma prodaja dražjo kavo kupcem z več denarja in je v bistvu, vsaj za zdaj, luksuzna potrošnja tistih pivcev kave, ki s to potrošnjo zadovoljujejo svoje dobro počutje, da so »ekološko ozaveščeni«. Za zdaj to ni konkurenca prodaji kave na veliko in kapitalistom, ki s kavo zaslužijo, to pa so tisti, ki nadzorujejo transport in distribucijo kave supermarketom. Kakšne bi bile posledice, če bi uspešna »poštena trgovina« s kavo zmanjšala dobičke veletrgovcev? Ker so proizvajalci – zadruga in mali kmetje v Afriki, Latinski Ameriki, tropski Aziji in Oceaniji – popolnoma odvisni od kupcev njihovega pridelka, bi ti slednji prenesli izgube na pridelovalce. Znižali bi odkupno ceno kave. Pridelovalci bi v najboljšem primeru opustili pridelovanje kave, izkušnje pa kažejo, da je veliko verjetneje, da se zadolžijo in ne morejo več preživeti kot kmetje; opustijo nasad in se kot proletariat izselijo v prenaseljeno mesto. Skratka, »alternativa« v sistemu deluje bodisi kot posebna niša za relativno privilegirane bodisi kot ena izmed oblik konkurence, ki enako kot vse sili akterje na trgu k nižanju stroškov in s tem k večjemu izkoriščanju tistih, ki so na dnu, »neposrednih proizvajalcev«.

Kapitalistična akumulacija tako prav neposredne proizvajalce na robovih obljudenega sveta, na meji naravnih kraljestev, na najbolj brezobziren način sili, da pomagajo uničevati naravo, v katero ljudje prej niso tako nasilno posegali. Vsaka cesta v deževni pragozd ne pripelje le tistih, ki sekajo les, ampak tudi pridelovalce, lovce, nabiralce, rudarje. Brazilski kmečki proletariat z izsekavanjem amazonskega gozda pridobi kmetijsko površino, ki jo mora v nekaj letih poceni prodati, ker se lateritna zemlja izrabí, nanjo pa veleposestniki priženejo živino, če na njej ne posejejo soje za krmo. Rudarji z zastrupljanjem vode preženejo domorodce in iztrebljajo vodne živali, z lovom pa iztrebljajo kopenske vretenčarje.

Zakaj vse to dopuščamo? Kratko malo zato, ker kapitalizem prežema naše življenje. Skoraj vse, kar potrebujemo za življenje, je tržno blago in skoraj vsi naši prejemki in izdatki so vključeni v kroženje kapitala. Naša skrb za prihodnje rodove se nam dozdeva abstraktna in oddaljena v primeri z vsakdanjimi zahtevami življenja. Vsakdanje zahteve življenja pa določa in oblikuje kapitalistični družbeni sistem. Ujeti smo vanj. Trajnostnosti ne doživljamo

kot nujno zahtevo vsakdana, ampak kot nekakšen dodatek vsakdanjim skrbem, za katerega se moramo posebej fizično in psihično prisiliti, da ga poskušamo upoštevati v mejah življenja, ki poteka po pravilih, nasprotnih trajnosti kot vrednoti.

V razvitih državah dovolj dobro čutimo, da kot družba delamo in porabimo bistveno preveč in da bi lahko delali manj in živeli skromneje in preprosteje. Problem je, kako kot družba ravnati v skladu s temi našimi zasebnimi vrednotami, ki jih sistem obenem poraja in onemogoča.

Tu pa spet naletimo na paradoks. Ob vsem preobilju informacij v sodobnem svetu se nam je zgodilo, da je v komunikacijskem smislu družba razpadla na množico komunikacijskih povezav, zaradi katerih imamo sicer dokaj dober vpogled v nekaj koščkov družbenega življenja, ki se neposredno dotikajo naše službe in prostočasnih zanimanj, da pa prav zato izkušamo in doživljamo svet popolnoma drugače kakor drugi posamezniki in skupine ljudi celo v naši lastni družbi.

Posledica tega je, da v družbi ne krožijo tiste informacije, ki jih skupine ljudi s sorodnimi zanimanji in interesi izkušajo, doživljajo in vrednotijo popolnoma drugače kakor druge družbene skupine. Ekonomisti, sociologi, psihologi, matematiki, fiziki, biologi, zdravniki itn. ignorirajo življenjske svetove drug drugih.

To je dejanski kulturni kontekst družbenega uveljavljanja znanja – starega in novega. Znanja drug drugih ne poznamo, ne znamo ceniti in ne znamo uporabljati. Cela področja znanja, o katerih ne vemo ničesar, smo pripravljeni obsoditi za nekoristna ali celo za neznanje.

Zato je po mojem mnenju nastopil čas za natančnejše medsebojno spoznavanje različnih vrst znanja. Pozorni moramo biti na razlike v načinih, kako eni in drugi pridobivamo znanje, in analizirati razloge, zakaj se to znanje ne uporablja v splošno dobro. Ne mislim na tako imenovano »multidisciplinarnost«, ampak na medsebojno spoznavanje pogojev, v katerih živijo različni deli družbe, in načinov, kako razmišljajo. Če ne bomo ravnali tako, znanje o realnem svetu ne bo nikoli postalo vsem dostopna znanstvena kultura.

Namesto seznama literature

Ker je prispevek po svoji naravi esej, napisan posebej za to priložnost na temelju dolgoletnih izkušenj in ne izhaja

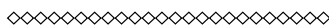
iz ciljno usmerjenega raziskovanja, bo bralki in bralcu namesto specializiranih člankov bolj v pomoč nekaj napotil k branju, ki utegne dodatno osvetliti obravnavano problematiko.

V slovenščino je prevedeno nekaj najpomembnejših del sodobne filozofije znanosti: Alexandre Koyré, *Od zaprtega kozmosa k neskončnemu univerzumu* (SH /≠ Studia humanitatis/, Ljubljana, 1988) in *Znanstvena revolucija* (Založba ZRC SAZU, 2006); Karl Popper, *Logika znanstvenega odkritja* (SH, 1998); Thomas Kuhn, *Struktura znanstvenih revolucij* (Krtina, Ljubljana, 1998); Paul Feyerabend, *Proti metodi* (SH, 1999). Pomen privzganja znanstvene kulture pa daleč najboljše oriše že omenjeni znameniti francoski filozof, raziskovalec sodobnega znanstvenega duha, Gaston Bachelard v *Oblikovanju znanstvenega duha* (SH, 1998).

Za pionirsko raziskovanje savanskih šimpanzov v Fongoliju je še vedno najbolje, da po svetovnem spletu pogledate po imenih Jill Pruetz (vodja projekta) in Maja Gašperšič (slovenska sodelavka), za novosti pa <http://savannachimp.blogspot.com/>.

Marxova analiza kapitalističnega načina proizvodnje v *Kapitalu* je še zmeraj nepogrešljiva. V pripravi je nova slovenska izdaja. Njegove najboljše analize kapitalistične družbe 19. stoletja so dostopne v njegovih in Engelsovih *Izbranih delih* (Cankarjeva založba, Ljubljana, 1968–1973). Kritičnega sodobnega razumevanja nastanka kapitalizma in njegovega razvoja do danes pa se je najbolje lotiti prek monumentalne trilogije Fernanda Braudela *Materialna civilizacija, ekonomija in kapitalizem. XIII.–XVIII. stoletje* (SH, 1988–1991) in prek številnih del Immanuela Wallersteina. Za nepotrpežljive je Braudel izdal povzetek svoje trilogije: *Dinamika kapitalizma* (Založba Sophia, Ljubljana, 2010).

Trajnostnost kot ekonomsko načelo je v sodobno ekonomiko in v načela globalnega razvoja, tudi v dokumente OZN, vpeljal predvsem indijski ekonomist, nobelovec, Amartya Sen: *Ekonomija blaginje* (* /cf., Ljubljana, 2002). Slovenski prevod *Mej rasti* je slab in težko dostopen. Na spletu boste v angleščini pod *Limits to Growth* našli vrsto dokumentov, dopolnil in popravkov, ki so jih avtorji prvo-tnega besedila in njihovi sodelavci izdelali od 1971 dalje.



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 plevla!«, 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.

Znanje kot družbena vrednota. Pogled iz medicine¹

Knowledge as a societal value. Perspectives from medicine

Jože Trontelj

Komisija Republike Slovenije za medicinsko etiko
The National Medical Ethics Committee of Slovenia
 Zaloška 7, SI-1000 Ljubljana, Slovenija
 joze.trontelj@kclj.si



Povzetek: Pravice iz intelektualne lastnine so pomembna spodbuda za raziskovalno delo, ki naj vodi do tržne dobrine. V medicini pa lahko pripelje tudi do resnih etičnih vprašanj. Patente lahko podelijo tudi raziskovalcem, ki imajo le to zaslugo, da so prvi prihiteli do cilja po poti, ki so jo zgradili drugi. Tem pa je patent zaprl nadaljnje napredovanje. Preprosta preiskava za nenormalen gen, ki povzroča raka na dojki, se prodaja za nerazumno visoko ceno, kakršna je mnogim pacientkam, ki jo potrebujejo, nedosegljiva. Zadeva je ta čas predmet sodne obravnave v ZDA.

Prihaja personalizirana, pacientu prirojena medicina. Ne gre le za to, da se standardna zdravila izbirajo in odmerjajo glede na pacientove genetske posebnosti. Navaja se pričakovanje, da bodo razvita nova zdravila, ki bodo usmerjena naravnost na okvarjeni gen. To bi pomenilo velikansko prednost. Resni raziskovalci pa svarijo, da so ta pričakovanja najbrž močno pretirana in da je dejanski cilj zbujanja varljivih upov povečanje priliva

denarja na to področje raziskav. Podobna zavajanja javnosti smo doživeli pri velikanskih obetih genske terapije in zdravljenj z zarodkovimi matičnimi celicami.

Hitro naraščajoče biomedicinsko znanje je začelo vplivati na javno mnenje o zdravem načinu življenja. Kot neugoden učinek vidimo polagoma rastočo medikalizacijo družbe. Dojemanje bolezni kot negativne moralne vrednote, povezane z neodgovornostjo posameznika nasproti lastnemu zdravju, je lahko nevarna napaka, škodljiva za moralni ugled bolnikov in invalidov.

Abstract: Intellectual property rights provide an incentive for research leading to marketable products. In medicine, this may give rise to serious ethical concerns. Patents may be granted to those who come first, although most of the road to the goal has been built by a number of other researchers, whose progress is now blocked by the patent. As a result a simple test for an abnormal gene causing breast cancer may be sold at a quite unreasonable price, inaccessible to many patients in need. The matter is presently a subject of legal controversy in the USA.

Personalised medicine is gradually setting in. Apart from individually determined dosage regimens for standard drugs adjusted to the genetic makeup of the patient it is hoped to provide new drugs directly targeting the abnormal gene. This would offer great advantages. Serious researchers warn that such expectations may be grossly exaggerated and that greater investment into advertised research is the actual purpose of feeding false hopes. Previous examples of similar public deceit include the huge promises of gene therapy and treatments based on embryonic stem cells.

The rapidly accumulating biomedical knowledge has influenced public perception of the significance of healthy life styles. As an undesired side effect, we are seeing slowly growing medicalisation of society. Perception of illness as a negative moral value associated with poor personal responsibility for one's own health may become a dangerous misconception, detrimental to the moral status of the sick and disabled.

Patentiranje v medicini je lahko etično sporno

Poldrugo desetletje je, kar so se začeli množiti protesti znanstvenikov, ki so želeli opraviti raziskavo na področju molekularne biologije, pa jih je zaustavila neka **patentna pravica**. Dogajalo se je, da je ta pravica nepričakovano

zavarovala postopek ali snov, ki sta se uporabljala v več različnih laboratorijih že prej. Na mah bi morali zdaj vsi ti znanstveniki plačevati velike denarje, da bi smeli delati, kar so brez kakih ovir delali dotlej. Neredko tega denarja ni bilo od kod vzeti in obetavno delo je zamrlo. Pojavljali so se novi apetiti in raziskovalci, pravzaprav podjetja, ki so jih financirala, so skušala patentirati dele genomov,

¹ Del prispevka je bil predstavljen v predavanju: Osebn pristop v medicini – etični pogled. Simpozij Medicina in pravo – 20 let kasneje. Maribor 25. in 26. marca 2011.

ново odkrite mikroorganizme in snovi, ki so v naravi že od nekdaj. Celo pri človeškem genomu jim je to uspevalo. Zdravnik in etik, poslanec v Parlamentarni skupščini Sveta Evrope, poznejši francoski zdravstveni minister Jean-François Mattei je sarkastično predlagal astronomom, naj pohitijo in patentirajo zvezde, ne samo novo odkrite, ampak tudi tiste, ki so že dolgo znane. Če jih njihovi odkritelji niso, so bili pač nerodni in so si krivi sami, če bodo ostali brez patentov.

Potem sta se nova norost in pohlep po dobičku nekoliko umirila in vsaj v Evropi je prevladalo stališče, da je patentirati mogoče le nekaj novega, kar prej v naravi ni obstajalo in je plod raziskovalnega dela. Še vedno pa je mogoče patentirati gensko spremenjeno miš. Po isti logiki bi smeli patentirati tudi človeka, ki so mu vsadili kak gen, na primer za večjo lepoto ali večjo telesno oz. duševno zmogljivost, za odpornost proti bolezni.

Zveni težko verjetno, a nekaj podobnega se je zgodilo to poletje. Dva gena sta posebno pogosto povezana z razvojem raka na dojki, pa tudi drugod. To sta BRCA 1 in 2. Celo ogrožene ženske si niso mogle privoščiti testiranja, ki ga prodaja lastnica patenta družba Myriad za 3000 US dolarjev, ker je predrago. Orodja za to pa so zlahka dosegljiva in poceni. Nedavno smo izvedeli, da sta Ameriška zveza za civilne svoboščine (American Civil Liberties Union) in Javna fundacija za patente (Public Patent Foundation) v imenu Združenja za molekularno patologijo in še 20 drugih pritožnikov vložilo tožbo, s katero so zahtevali razveljavitev Myriadovih genskih patentov. Tožbi je bilo ugodeno, zgroženi Myriad, ki mu je samo v pomladanskem četrtnem letu patent prinesel devet desetlin zaslužka, 25 milijonov dolarjev, pa se je pritožil in na Zveznem prizivnem sodišču uspel. Zadnje poročilo ob pisanju tega prispevka, 29. julija, napoveduje nadaljevanje postopka na Vrhovnem sodišču ZDA (Reuters 2011). Nedvomno bo šlo za sodbo s posebnim precedenčnim pomenom, ki jo z upi in bojaznimi pričakuje mnogo ljudi. Na eni strani bo marsikdo rekel, da ni nič narobe s pravico do zaslužka od intelektualne lastnine, ki je pač motiv za raziskovanje in ustvarjanje. Po drugi strani pa gre lakomnost biotehnoloških podjetij nedvomno predaleč. Spretni poslovneži skušajo prodati tudi tisto, kar ni njihovo, niti ni izdelek njihovih raziskovalcev, ampak je stvaritev narave, dosegljiva ne po zaslugi njihovega raziskovanja, ampak s pomočjo znanja, ki se je nabiralo skozi desetletja in so ga avtorji brezplačno dali v uporabo vsem, ne da bi sploh pomislili na komercialno izkoriščanje. Lahko rečemo, da je v odkritju imenovanih dveh okvarjenih genov in postopkih za dokazovanje najbrž samo majčken drobec zares avtorskega dela Myriadovih raziskovalcev. Smetana, ki jo pobira in za desetine milijonov dolarjev prodaja Myriad, je, moralno vzeto, tatvina. Še slabše pa je, da je precedens za podobna početja. Na njihov način bi lahko začeli zaračunavati (dodaten) denar

bolnikom vsi tisoči zdravnikov, biologov in biokemikov, ki so odkrili kak nov način za diagnozo, zdravljenje aliboljšanje zdravja. Plaz novih patentov bi medicino podražil, zmanjšal njeno dostopnost, mnogokje usodno zavrl razvoj. Kapital pa se pred tem ne ustavlja.

Obraz današnjega zdravstva se spreminja. Farmacevtska industrija usmerja svoje načrte predvsem glede na pričakovani zaslužek. Tako ostajajo v predalih in sefih projekti novih zdravil, ki bi bila s stališča javnega zdravstva in bolnikov koristna, dragocena in potrebna. Že kratek pogled na naslove kliničnih raziskav novih zdravil pove, kako se ravna poslovna politika. Prevladujejo komercialno zanimiva zdravila, tudi taka, ki jih imamo v različnih inačicah že preveč, redka pa so tista najnужnejša, kot na primer novi antibiotiki.

Posebno področje postaja **biotehnologija z novimi biološkimi zdravili**. Za zdaj lahko rečemo, da niso izpolnila vseh optimističnih pričakovanj. Res so nekatera bistveno izboljšala zdravljenje in prognozo nekaterih hudih onkoloških, hematoloških, revmatskih, metabolnih bolezni. Niso pa brez neugodnih, celo nevarnih učinkov. Sčasoma lahko prenehajo delovati. Predvsem pa so zelo draga. Enoletno zdravljenje posameznega bolnika redko stane manj kot 10.000 evrov. Za enoletno zdravljenje revmatoidnega artritisa z zdravilom Remicade je treba plačati 2-krat toliko, za zdravljenje raka dojke s Herceptinom pa 4-krat toliko (Wroblewski 2009). Ni mogoče računati, da bo taka terapija kdaj na razpolago vsem, ki bi jim bila koristna ali celo potrebna.

Bomo dočakali medicino po meri bolnika?

Našo dobo bo zaznamovala tudi - lahko bi rekli - nova vrsta medicine, bolje farmakoterapije. Govorimo o **personalizirani ali individualizirani medicini**, v kateri vidi tudi biotehnološka industrija svojo pomembno priložnost (Personalized medicine coalition 2006).

Gre za posamezniku prirojeno medicino – to je uporaba pravega zdravila v pravem odmerku pravemu bolniku za pravilno izbran, posamezen medicinski problem.

Ameriška organizacija biotehnološke industrije ponuja tole definicijo: »*Personalizirana medicina pomeni nov način zdravstvene oskrbe, ki bo zdravstvenemu osebjū omogočil izbiro najprimernejše terapije oz. odmerjanja terapije za posameznika, na temelju njegovih ali njenih biomolekularnih značilnosti, tako da bo klinična korist kar največja, tveganje neželenih učinkov pa kar najmanjše*«. Ne gre torej za nekakšno prirojevanje, ampak za ponudbo zdravil, ki bodo prinašala manj nevarnosti resnih neželenih učinkov. Brez tveganja pa seveda tudi po novem ne bo šlo.

Metode te medicine temeljijo na farmakogenetiki in farmakogenomiki, torej na genetskih posebnostih, ki odločajo o odzivnosti na zdravilo. Gre za tisti del odzivnosti, ki je svojska značilnost pacienta kot posameznika. Na prvi pogled torej nekaj hvalevrednega, etično povsem nespornega. Niti nič načelno novega, saj že desetletja vemo, da se ljudje na nekatera zdravila odzivamo različno. Najde se kdo, ki potrebuje zelo majhen odmerek – povprečni ga bo že zastupil. In imamo take, ki jim je celo tako imenovana *konjska* doza premajhna. Nekoč smo to pripisovali nekakšnemu čudaštvu, psihološkim nenormalnostim. Danes vemo, da je vzrok biološki: to so miniaturne razlike v genih. Personalizirana medicina ne pomeni samo individualno prilagojenega odmerjanja klasičnih zdravil. Nekateri ponujajo upanje za nekaj več – da bodo narejena nova zdravila, ki bodo delovala neposredno na gen, ki je odgovoren za bolezen. S tem naj bi se izognili spremenljivemu delovanju klasičnih zdravil v odvisnosti od starosti, spola, odmerka, trenutne prehrane, drugih zdravil, ki jih jemlje bolnik, in dednih značilnosti. To upanje pa je v luči današnjega znanja naivno.

Vendar pa uvajanje farmakogenetike in farmakogenomike v terapevtsko prakso in nadaljnje klinične študije vseeno obetajo veliko spremembo v medicini, ki terja novo načelno etično presojo v luči družbene odgovornosti.

Dobrih deset let je, kar so na mizo Komisije za medicinsko etiko začele prihajati prošnje za oceno in odobritev dvojnih kliničnih raziskav zdravil. Običajnemu načrtu, denimo tretje faze preizkušanja, je bil priložen še predlog *farmakogenetske* raziskave. Danes so dvotirne klinične študije zdravil pravilo. Predvsem na področju novih zdravil, klasičnih in bioloških, se nabira množica vzporednih podatkov, ki za zdaj večinoma še niso, bodo pa morda nekoč podlaga za individualno krojeno farmakoterapijo. Imamo pa izjeme. Kemoterapijo raka dojke že vrsto let uspešno usmerja ugotavljanje hormonskih receptorjev na rakavih celicah.

Neetično je zbuhati neupravičene upe

Kmalu bo dvajset let, kar smo poslušali in brali o velikanških obetih genske terapije, popravljanja poškodovanih, nenormalnih, nezaželenih genov. Na obzorju smo že videli konec hudih genetskih bolezni, kot so diabetes, nekateri raki, demence. Zdravim ljudem naj bi popravljali nevšečen videz, povečali fizične, morda tudi umske sposobnosti. Izbirali naj bi lastnosti otrok. Znanstveniki so uspešno lobirali, na področje genetike in genomike se je nateklo veliko raziskovalnega denarja. Začetnemu navdušenju je nato sledila tišina. Treba je bilo priznati: obeti so bili močno pretirani. Nekateri napovedovalci so ignorirali že tedaj očitne biološke in etične omejitve. Danes skoraj nihče več ne govori o genski terapiji.

Kmalu zatem je sledilo obdobje navdušenja nad kloniranjem človeka, nad neslutnimi možnostmi, ki naj bi jih ponujale terapije z embrionalnimi, to je zarodkovimi matičnimi celicami. Evforične napovedi so ponovno pomagale nabirati raziskovalni denar. Ponovno je velikim pričakovanjem terapij, ki naj bi bile dobesedno pred vrati, sledilo razočaranje. Ponovno je bilo treba priznati, da je bila tudi etika pridobivanja teh celic problematična. Danes nimamo nobene preizkušene, uveljavljene metode zdravljenja z zarodkovimi matičnimi celicami. So pa ponekod šarlatanske privatne ustanove, ki ilegalno in za velik denar varajo lahkovrne paciente. Na temelju somatskih, torej ne zarodkovih, matičnih celic pa imamo nekaj ustaljenih terapij, nekatere že dolgo, ki so varne, učinkovite in etično neproblematične. Take so avtologne ali heterologne presaditve kostnega mozga po kemoterapiji.

Slepa ulica je bila tudi ksenotransplantacija, presajanje organov posebej gojenih živali, gensko modificiranih prašičev v človeka. Ocenjeno je bilo, da je tveganje prenosa morebitnih spečih, potencialno nevarnih retrovirusov z živalskimi tkivi v človeka preveliko.

Danes je pred nami nova vrsta pričakovanj. Številne probleme naj bi rešila individualizirana medicina, ki naj bi bila dobesedno na pragu (Petersen 2009). Vemo, da so napovedi spet pretirane in da bo pričakovanjem sledilo novo razočaranje, ne le med zdravniki in drugimi zdravstvenimi delavci, ampak tudi med bolniki. Izguba zaupanja pa ima resno etično razsežnost. Prav pričakovanja so pomembna gonilna sila, od katere živijo številne raziskave in razvoj. Pričakovanja odločajo o tem, kam bo šel raziskovalni denar.

Ta pričakovanja so poleg drugega povod za privolitev bolnikov, da bodo sodelovali v kliničnih raziskavah. Da bodo odstopili vzorce svojih telesnih tkiv, krvi, tumorjev ne le za tekoče raziskave, ampak tudi za hrambo v biobankah za prihodnjo uporabo. Da bodo vzeli nase morebitno dodatno tveganje. Da bodo privolili v neprijetne dodatne posege, ki niso v njihovo korist, in v druge obremenitve. V pričakovanju javne koristi so na Islandiji vsi prebivalci zaupali svoje genome in osebne zdravstvene podatke nacionalni zbirki podatkov. Vse skupaj pa so potem prodali farmacevtski multinacionalki. Mimogrede, islandska biobanka je potem zašla v težave in naj bi jo praktično opustili (Pálsson 2008).

Biobanke so po svojem namenu, vsebini in upravljanju različne, večini pa je skupen cilj, da povečajo razumevanje genetskih faktorjev bolezni. Biobanke so deležne velike podpore, prav vanje se vlaga upanje, da bodo omogočile preboj v novo generacijo zdravil za individualizirano medicino.

To upanje pa je treba pogledati v luči bioloških realnosti. Kot rečeno, gre pri individualizirani medicini predvsem za zmanjšanje verjetnosti nevarnih neugodnih reakcij na zdra-

vilo. Splošno klinično uporabo farmakogenetike bo težje uvesti v prakso, kot se je zdelo na začetku. Ostajalo bo težko ugotovljivo medsebojno vplivanje različnih genov v nekaterih genotipih, pa tudi pomanjkljivo znanje o moči genetskih faktorjev v različnih okoljskih situacijah. V teh manj navadnih primerih nova medicina morda ne bo delovala (Davies 2006). Mnogi kandidatni geni le malo vplivajo na bolezen. Malo vemo o pomenu nekaterih genetskih molekularnih označevalcev. Londonska Royal Society ocenjuje kot malo verjetno možnost, da bi farmakogenomika kaj kmalu spremenila klinično prakso. Govorijo o 15–20 letih (Branca 2005). Nemška komisija izvedencev, ki svetuje Bundestagu, omenja 20 let. Upoštevati pa bo treba tudi odpor, ki ga ima pomemben del prebivalstva proti rastoči uporabi genetskega testiranja v družbi. V Britaniji imajo največ zadržkov pripadniki etničnih manjšin. Pri nas so se na predlog povsem nedolžne populacijsko genetične raziskave skrajno emocionalno odzvali Sinti.

Doba nedavne preteklosti, sedanjega časa in bližnje prihodnosti farmacevtski in biotehnoški industriji ni prav naklonjena. Leta 2006 je minilo zlatih 7 let, ko se je vrednost globalne prodaje zdravil povečala za neverjetnih 80 %. Dobički so se zmanjšali, ko so potekli številni patenti za uspešna zdravila, in še več jih bo poteklo v prihodnjih letih. Priče smo bizarnim zgodbam, kot je ta o poskusu enega podjetja, da bi s pravnimi triki prevladalo na tržišču z zdravilom, ki je 40- do 100-krat dražje od zdravila konkurenčnega podjetja. Multinacionalke so se nepričakovano znašle v težavah. Investitorji že zapuščajo kapitalsko tvegano področje biotehnologije.

Če povzamem, etični pomisleki v tem trenutku še niso usmerjeni na pričakovana, klasična vprašanja farmakološke terapije, niti na druge konkretne novosti, ki utegnejo priti z individualizirano medicino. Obeta se na genomiki utemeljeno ugotavljanje nagnjenosti k boleznim, kar naj bi omogočilo izbiro varnega življenjskega sloga, zgodnje odkrivanje začetkov bolezni na molekularni ravni, natančna diagnoza, večji uspehi zdravljenja z natančnejšim usmerjanjem terapije, večja varnost pred zapleti in omiljeni neugodni sopojavi. Nekateri menijo celo, da bi nova medicina lahko prinesla finančne prihranke.

Med bolj problematičnimi dejavniki bi omenil troje: neuresničljivo pravično dosegljivost novih zdravljenj, ogroženo zasebnost ob razkrivanju genoma posameznika in svobodno ponudbo testiranja na odprtem trgu. Za prvo in drugo kaže, da je za zdaj še odmaknjena prihodnost. Tretje pa je nevarnost, ki jo zaznavamo že nekaj let: prosta prodaja genetskih testov neposrednim uporabnikom, ki težko ocenijo pomen rezultatov, utegne povzročiti veliko psihološko škodo ali voditi v napačne življenjske odločitve. Osebnostne podatke je nujno treba povezati s poklicnim genetskim svetovanjem.

Trajna naloga znanstvene politike je ohranjati zaupanje javnosti in plačnikov raziskav. To med drugim pomeni, da se morajo protagonisti odreči nepoštenim, nerealističnim napovedim skorajšnjih velikih koristi za zdravje množic bolnikov. Izguba tega zaupanja lahko uničujoče deluje na pravično financiranje drugih projektov, ki res obetajo izboljšanje življenja ljudi.

Take napake vidimo tudi ta čas pred seboj. Na dokazih temelječa medicina si je pridobila ugled in denar, a se ne posveča najbolj bolnim, najbolj pomoči potrebnim. K tem bolnikom je usmerjeno malo raziskav, ti imajo malo dostopa do učinkovitega zdravljenja. Kljub temu na dokazih temelječa medicina (zasedaj) uživa precejšen ugled.

Napredek biomedicine vodi v »medikalizacijo« družbe

Nazadnje še nekaj besed o »medikalizaciji« človeškega življenja, ki jo prinaša biomedicinska znanost. Preventivna medicina s svojimi spoznanji in popularizacijo nasvetov za zdravo življenje in izogibanje zdravstvenim tveganjem polagoma spreminja odnos ljudi do mnogih stvari. Predvsem skuša zmanjšati tveganje za zbolevanje in povečati vpliv na zdravstveno usodo posameznikov. Vendar so tveganje, negotovost in pripravljenost na težave sestavine, vgrajene v človeško življenje. Celo potrebne so za ustrezen odziv na bolezen. So pa tudi del ozračja, v katerem človek uživa ne samo zdravje, ampak tudi radoživo, sproščeno bivanje v skupnosti in v naravi. Negotovost sedanjosti in prihodnosti, neizbežnost bolezni in smrti nas spremljajo, ko doživljamo dobre in slabe stvari in nam jih pomagajo deliti z družino in prijatelji. Ne bo dobro, če bo bolezen polagoma pridobila zven negativne moralne vrednote, v ozadju katere slutimo osebno krivdo bolnika, ki ni ubogal priporočil o zdravem življenju. Ne bo dobro, če se bodo ta priporočila polagoma spremenila v obvezna navodila, ki nam bodo neupravičeno omejila osebno svobodo.

Medikalizacija ne zajema samo življenja, pač pa tudi umiranje in smrt. Kot kažejo podatki za Evropo, v nekako dveh tretjinah primerov zdravnik napove bolnikovo smrt nekaj dni ali tednov vnaprej. V približno polovici teh primerov intervenira z odločitvijo o nadaljnjem vzdrževanju življenja. Pri 36–52 % ljudi v končni fazi bolezni, v raznih državah je odstotek različen, skrajša življenje z neuedbo ali ukinitvijo aktivnega, včasih tudi podpornega zdravljenja. Najmanj takega ukrepanja je na Irskem in v Nemčiji, največ pa v Belgiji, na Nizozemskem in v Švici. V zadnjih treh deželah opravljajo tudi aktivno evtanazijo na zahtevo bolnika, na Nizozemskem v tretjini primerov celo brez veljavno izražene bolnikove volje. Spornost teh postopkov ni samo načelna, je med drugim v tako odločilni rabi današnjega še vedno nezadostnega medicinskega znanja, s katerim tudi najbolj izkušeni zdravnik ne more postaviti za-

nesljive prognoze. Predvsem pa medicina z odločitvami o prekinitvi življenja stopa izven svojega legitimnega okvira.

Napredovanje znanosti in tehnologije brez etike pelje proti koncu današnje civilizacije

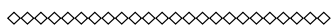
Znanost in njena hči, tehnologija, sta prek gospodarskega, družbenega in političnega razvoja silovito spremenili svet in človeško življenje. Prinesli sta marsikaj čudovitega; niti na misel nam ne prihaja, da bi se odpovedali neštetim spremembam na boljše, pestremu bogastvu možnosti za osebni razvoj, obilju novih stvari, ki nas bogatijo na mnogo različnih načinov. Zagotovo bomo storili vse, da ohranimo nove vrednote, kot so svoboda za vse, demokracija in človekove pravice. Nekatere probleme pa je prav napredek znanosti in tehnologije hudo poslabšal. Ne zaradi vanju vgrajenih napak, ampak zaradi značilnosti človeške narave nas vseh, ki dobivamo v roke nova orodja, materialne dobrine in vse večjo moč, pa nismo dovolj zreli, da bi se odpovedali lahkomišelnosti, pohlepu in zlorabi. Zlorabe pa je vedno treba plačati, navadno prav z najbolj cenjenimi vrednotami. Danes jih plačujejo planetarna narava, zapostavljene manjšine in ljudstva v odvisnosti, vojni in lakoti. Jutri jih bodo skupaj z globalnim človeštvom plačevali naši lastni otroci in vnuki.

Današnja človeška družba je tudi po zaslugi znanosti resno bolna. Ozdravi jo lahko samo en recept: zamenjava vrstnega reda na lestvici vrednot. Željo po materialnem bogastvu, moči in nadvladi nad sočlovekom je treba potisniti za mnogo klinov navzdol. Ali je to sploh mogoče?

Avtor se zahvaljuje g. Tonetu Žaklju za pripombe in lekturo.

VIRI

- Branca MA. (2005): Royal Society puts personalized medicine in perspective. Royal Society puts personalized medicine in perspective. *Nature Reviews Drug Discovery*. Nature Publishing Group, Nov. 1, 2005.
- Davies S.M. (2006): Pharmacogenetics, pharmacogenomics and personalized medicine: are we there yet? *Hematology Am Soc Hematol Educ Program*:111-7
- Pálsson G. (2008): The rise and the fall of a biobank. The case of Iceland. (Gottweis H., Peterson A. (ur.). *Biobanks: Governance in comparative perspective*. Routledge: 41-55.
- Petersen A. (2009): The ethics of expectations: biobanks and the promise of personalised medicine, *Monash Bioethics Review*, 28, 1: 05.1-05.12.
- Personalized Medicine Coalition (2006): The Case for Personalized Medicine, http://www.personalizedmedicinecoalition.org/communications/TheCaseforPersonalizedMedicine_11_13.pdf , Date accessed 21 April 2009.
- Reuters (2011): A federal appeals court affirmed the right of Myriad Genetics to patent two genes linked to breast cancer, overturning a lower court ruling that threatened a key element of the biotech business. <http://www.reuters.com/article/2011/07/29/us-myrriadgenetics-patent-idUSTRE76S5JP20110729>.
- Wroblewski M.S. et al. (2009). Emerging health care issues: Follow on biologic drug competition. Federal Trade Commission report: 71 + 31 pp.



Rodil se je leta 1939 v Kamniku. Po poklicu je zdravnik nevrolog, je doktor nevroloških znanosti in profesor za nevrologijo na ljubljanski Medicinski fakulteti. Je soavtor mikroeletromiografije z aksonsko mikrostimulacijo, najboljčutljivejše diagnostične metode za bolezni živčnomišičnega prenosa. Njegove objave, med njimi tri knjige s švedskim in ena tudi z ameriškim soavtorjem, obravnavajo večidel klinično nevrofiziologijo in fiziološko podlago nevroloških bolezni. Več kot 100 objav se dotika bioetičnih vprašanj, med drugim varstva človeškega dostojanstva in človekovih pravic ob začetku in koncu življenja, zadnja leta tudi vrednot v vzgoji in izobraževanju.

Dr. Trontelj je od leta 1991 član Slovenske akademije znanosti in umetnosti in od leta 2008 njen predsednik. Od leta 1995 predseduje Državni komisiji za medicinsko etiko in je slovenski delegat v Usmerjevalnem odboru za bioetiko Sveta Evrope. Sodeloval je pri izdelavi Oviedske konvencije - osrednjega evropskega etično-pravnega instrumenta, pri snovanju Dodatnega protokola o biomedicinskem raziskovanju na človeku in Vodnika za etično ocenjevanje raziskav na človeku. Od leta 2010 je član Stalnega odbora Vseh evropskih akademij ALLEA za etiko v znanosti in Mednarodnega odbora za bioetiko pri Unescu.

Jože Trontelj, born in 1939 in Slovenia. Medical Doctor and Doctor of Neurosciences, Professor of Neurology at the Ljubljana Medical Faculty. Co-author of Single Fibre EMG with axonal microstimulation, the most sensitive diagnostic technique for neuromuscular transmission disorders. His publications, including 3 books, mainly deal with clinical neurophysiology and physiological basis of neurological disorders. Over 100 publications are on bioethical issues, such as dignity of the human being and human rights at the beginning and end of life, lately also on values in education.

Since 1991, Dr. Trontelj is a Member of the Slovenian Academy of Sciences and Arts, and since 2008, he serves as its President. Since 1995, he chairs the National Medical Ethics Committee of Slovenia and has been the Slovenian delegate to the Steering Committee on Bioethics (CDBI) of the Council of Europe during the time when it elaborated the Oviedo Convention on Human Rights and Biomedicine, the principal European ethical-legal instrument. He was a Member of the CDBI Working Party that drafted the Additional Protocol to the Convention on Human Rights and Biomedicine, on biomedical research, and the Guide for Members of Research Ethics Committees. Since 2010 he is a member of the Standing Committee on Science and Ethics of ALLEA (All European Academies), and of UNESCO's International Bioethics Council (IBC).

Pravica do javne rabe uma *Is public use of intellect out of fashion?*

Andreja Barle Lakota

Ministrstvo za šolstvo in šport
Ministry of Education and Sport
Kotnikova 38, SI-1000 Ljubljana, Slovenija
andreja.barle@gov.si



Povzetek: Občutek t. i. krize vrednot oziroma povečane neetičnosti v medosebnih odnosih gre verjetno vsaj deloma pripisati negotovosti, ki je skorajda zaščitni znak današnjega časa. Začaran krog negotovosti se samo krepi z nenehnim moraliziranjem, pogosto zasnovanim na javnem mnenju in ne na dejstvih, znanju, poznavanju stvari. Kar samo se ponuja vprašanje, kako to, da se ni moč izviti iz tega primeža. Morda je moč enega od možnih odgovorov iskati v tezi, da moralna in intelektualna odličnost v današnjem času preprosto nista več vrlini, da javna raba uma ni več v »modi«, še posebej ne pri urejanju javnih zadev. Relativizacija potrebe po rabi uma, po moralni in intelektualni odličnosti zagotovo zadeva temelje formalnega izobraževanja. To je bilo konec koncev organizirano (v določenem delu celo kot obvezno) ravno ob predpostavki, da sodoben človek brez znanja in vrlin v kompleksni družbi preprosto ne more delovati.

Abstract: Feeling of so called crisis of values or feelings of increased unethical behaviour in interpersonal relationship is due to uncertainty which is almost trademark of the present time. Vicious circle of uncertainty is strengthened by constant moralisation based on public opinion instead on facts, knowledge and understanding. How is it possible that we are not capable to get out this circle? One of possible answers is that moral and intellectual excellence is not virtue any more and that public use of intellect is out of fashion, especially in public affairs. Relativization of need of use of intellect, moral and intellectual excellence is of the fundamental importance of formal education. Finally formal education has been organised on the hypothesis that one cannot take an active part in modern complex society without knowledge and virtue.

Učenje in poučevanje za doseganje Dobrega in Lepega

Zdi se, da je sodoben čas bolj kot kadar koli prej naklonjen šoli, in logično bi bilo, da smo šolniki navdušeni nad pozornostjo, ki smo je deležni. Pa temu ni tako. Vzroki so zagotovo številni. Nezaupanje deloma izvira iz izkušenj, ki kažejo, da je pozornost pogosto obtežena s političnimi in ideološkimi diskurzi ter številnimi idejami o nalogah učiteljev in poslanstvu šole. Večkrat smo deležni razprav o pedagoškem delu in položaju učiteljev, pri čemer se zdi, da je javna raba uma prepovedana.

Obenem ne gre spregledati, da se sodobna množična šola srečuje s številnimi vprašanji, ki načenjajo njen lasten temelj – smisel njenega obstoja. Kako naj šola dokaže svoj smisel v družbi, kjer moralne in intelektualne vrline ne pomenijo nič več. Tudi zato se učitelji srečujejo z vse bolj nezainteresiranimi učenci; z učenci, ki jih posredovano znanje v resnici ne zanima, ki šolo razumejo kot nujno zlo in komaj čakajo, da se vse skupaj konča.

Vzroke je zagotovo moč iskati v širši družbeni klimi, ki načinja temeljne predpostavke šolanja. Toda na te lahko vplivamo le omejeno, zato bo razprava v nadaljevanju osredotočena na delovanje šole, procesa učenja in poučevanja. Temeljno vprašanje torej proces učenja in poučevanja, kakršen poteka v sodobni šoli, dejansko spodkopa – lastne temelje – kultiviranje duha in razuma ter razvijanje moralne in intelektualne odličnosti. Ali je današnje razumevanje procesa učenja in poučevanja »simptom, ki subvertira svoj lastni univerzalni temelj« (Žižek 2010)?

Učitelje se pogosto »osrečuje« z idejami, kaj je njihovo poslanstvo. Pri tem je mogoče številne ideje združiti v vsaj dva sklopa, in sicer da:

- je njihovo poslanstvo v izvajanju izobraževanja, ki je **nacionalni kapital**; družba vlaga v izobraževanje, računajoč, da se bo dvignila usposobljenost (vrednost) človeškega kapitala – kot da bi bil učitelj prodajalec nepremičnin ali borzni mešetar,
- ali pa da je njihova glavna naloga poskrbeti, da bo učenec čim bolj vključen v družbo, oziroma da je treba poskrbeti predvsem **za učenčev dobro počutje** – kot

da bi bil učitelj psihiater, osebni trener za življenje ali kaj podobnega.

Ne gre zanikati, da je prvi pogoj uspešnega pedagoškega dela osebni odnos med učiteljem in učencem, toda ta ne more temeljiti na trenutnem zadovoljstvu učenca. Srečen si lahko, če ležiš na plaži. Teza, da gre za usposobljenost za čim boljšo vključitev v družbo, da mora učitelj poskrbeti za učenčevo dobro počutje, je zato presplošna in zamegljuje tiste vidike, zaradi katerih je proces učenja in poučevanja poseben, drugačen od vseh drugih procesov. Še več. Tovrstne opredelitve sprevržejo logiko pedagoškega dela tako, da iščejo smisel **v posledicah, ne v procesu samem**. Prav zato se izgublja tisto, kar je lastno pedagoškemu delu na sebi, kar **izhaja iz narave pedagoškega procesa**.

Učinki, ki jih ima izobraževanje na usposobljenost za delo, na socializacijo posameznika, so pomemben element pedagoškega procesa, toda temeljno vprašanje je, kaj je **osrednji smoter učenja in poučevanja, iz česar izhajajo potem vsa ravnanja**. Kaj je torej tisto, kar je notranje procesu učenja in poučevanja, kaj je tisto, kar ga razlikuje od vsega drugega? Zdi se, da se je pri iskanju odgovorov treba vrniti k začetkom. Treba je »začeti od začetka« (Žižek 2010).

Že kar klišejsko zveni, če začetek umestimo v obdobje Platona in Aristotela. Kot da bi se vse začelo z njima. Toda namesto opravičila raje navedimo nekaj njunih misli o tem, kaj je pravzaprav bistvo učenja in poučevanja. Že izhodišče je zanimivo. Platon (2004) namreč poudarja, da proces učenja in poučevanja ni mogoč, kadar ne obstaja **želja po vedenju**, kadar proces poteka s predpostavko, da je mogoče znanje vlti v lijakom v pasivne možgane učenca. In kar je še posebej pomembno – o procesu učenja in poučevanja sploh ni mogoče govoriti, če se »**ne zganeta duša in razum učenca**«. Ni dovolj samo razum. Moč mišljenja je lahko tudi škodljiva. Pomembno je, da je **učenje usmerjeno k Dobremu**. Platon izrecno poudari, da gre za proces usmerjanja učenca v pravo smer, v najvišje Dobro. Vsako učenje in poučevanje mora zato težiti k doseganju Dobrega, sicer je prazno. Proces učenja in poučevanja mora **spodbujati tiste vrline, ki prispevajo k razvoju razuma, celo modrosti**. Najvišje Dobro pa predpostavlja znanje in vrline. Ob tem Platon (2004) posebej poudari še povezanost **znanja s svobodo**. Menil je, da znanje (razumljeno v širšem pomenu) posameznika v bistvu osvobaja, saj mu omogoča, da je tudi v okviru danega, svoboden.

Ob številnih idejah, kaj vse naj bi šola postorila, je aktualnost Platonovih stališč izjemna. Za kaj že gre? Ali gre za dvig človeškega kapitala? Ali morda za doseganje dobrega? Očitno je treba »začeti od začetka«.

Tudi s pomočjo Aristotela. Aristotel (2010) je namreč opozoril še na drugo vprašanje, ki je danes pogosto predmet diskusije, in sicer na razliko med učenjem in usposabljan-

jem. Za Aristotela je smisel učenja in poučevanja kultiviranje **moralne in intelektualne odličnosti**. Ni predmet ali vsebina tista, na podlagi katere je mogoče sklepati, ali gre za učenje ali usposabljanje, temveč način poučevanja. Če gre za načine, ki ne prispevajo k razvoju uma, temveč kvečjemu k **degradaciji**, potem jih neizprosno označi za usposabljanje.

Aristotel (2010) se sprašuje tudi, kaj je tisto, kar bi bilo vredno vključiti v učenje mladih generacij. Pri tem posebej opozarja, da če je kot temeljni kriterij uporabljena **koristnost znanja**, potem ne gre za učenje, usmerjeno h kultiviranju moralne in intelektualne odličnosti. Poudarja tudi, da tisti, ki v znanju iščejo samo korist, ne morejo postati svobodni in **ne morejo doseči moralne in/ali intelektualne odličnosti**.

Za ilustracijo je zanimivo navesti vsaj dva **primera**, s pomočjo katerih Aristotel (2010) pojasnjuje svoja stališča, in sicer: športno vzgojo in glasbo. Zanimivo je, da gre za področji, ki sta tudi danes predmet številnih razprav.

Poudarja, da so nekateri polisi zmotno vpeljali, v današnjem času bi temu rekli kurikulum, izjemno veliko gimnastike, ker so mislili, da bodo tako vzgojili pogumne vojščake. Izkaže pa se, da je pogum (potreben za bojevanje) bolj kot s krutostjo, telesno usposobljenostjo in divjostjo povezan z uglajenostjo in levjesrčnostjo. Prav zato samo s telesno pripravljenostjo (gimnastiko), doseženo prek procesa usposabljanja in ne učenja, ni mogoče doseči zaželenega cilja – pogumnega vojščaka.

Drugi je primer glasbe, pri katerem Aristotel (2010) poudarja pomen izbora pravih strategij poučevanja. Če niso izbrane prave strategije poučevanja, potem glasbeno izobraževanje ne more imeti učinka. Ne more prispevati k zbujanju občutka za lepo in dobro. Glasba je po Aristotelovem mnenju namreč izjemno **pomembna za razvoj vrlin**. Pri tem poudarja, da ni pomembno samo poslušanje glasbe, temveč bi moralo glasbeno izobraževanje vključevati igranje na inštrument, četudi posameznik nima nikakršnega smisla za to. Igranje na inštrument namreč omogoča neposredno povezanost posameznika z zvoki, ki jih ustvarja z inštrumentom, kar pomembno vpliva na moralno kultiviranje.

Da ne bomo ostali kar pri »starih Grkih«, samo še ena ilustracija ločnice med učenjem in usposabljanjem. Peters (2007) za ilustracijo navedenih stališč uporabi kar ljubosumnega moža. Če npr. pri ljubosumnem možu govorimo o učenju, pomeni, da mu posredujemo vsebine, ki mu bodo pomagale ugledati različne plati situacije, če pa govorimo o čustvenem treningu oziroma usposabljanju, potem gre za razvijanje navad in načinov ravnanja, kako npr. v takih situacijah pomiriti svoje ljubosumje, jezo. Gre torej za usposabljanje, kako delovati v konkretni zelo omejeni situaciji.

Lahko bi navajali še vrsto primerov: vožnja s kolesom, navajanje gasilcev na reševanje ljudi iz npr. 5. nadstropja. Skratka, vsi navedeni primeri se osredotočajo na večšino, usposobljenost za ravnanje brez širših vpogledov zakaj in kako.

Učenje ne more biti omejeno na usposabljanje, saj mora vključevati različne oblike in načine spoznavanja sveta. Posedovati mora različne vidike vedenja (znanja). Prav zato je zveza med razvojem intelekta in učenjem tako pomembna. Celo več. Posameznik celo lahko poseduje številna znanja iz npr. naravoslovja, vendar za opredelitev, da je izobražen, potrebuje tudi dovolj vedenja o družboslovju, humanizmu da lahko razširi koncepte svojega delovanja. Prav zato nekateri misleci, npr. Peters (2007), celo ljudi, ki o svoji stroki veliko vedo, vendar **uporabljajo omejene koncepte**, označujejo za usposobljene, ker ne posedujejo širših vedenj, ki bi mu omogočili uporabo različnih konceptov, nove uvide, videnje različnih povezav.

Zdi se, kot da je v današnjem času razlika med usposabljanjem in učenjem zbledela v množici zahtev po **usposabljanju človeškega kapitala** za:

- učinkovito zasedbo delovnih mest, kjer je učenje razumljeno dobesedno kot investiranje kapitala,
- ali pa za učinkovito izvajanje socializacijske vloge, kjer so učitelji poklicani, da »na splošno« pomagajo otrokom pri vključevanju v družbo, da shajajo drug z drugim in da si ustvarijo lepo življenje.

Tako sprevrženo razumevanje učenja in poučevanja pa (po Aristotelu) neizogibno vodi k instrumentalnim pedagoškim strategijam. Strategijam, ki pedagoško delo podvržejo zunanjim ciljem in ne tistim, ki so lastni procesu učenja.

Kateri so torej notranji kriteriji, ki opredeljujejo smisel učenja in poučevanja? R. S. Peters (2007) predlaga, da o tem **procesu govorimo takrat, kadar** se prenaša nekaj vrednega, nekaj, kar je kulturna dediščina civilizacije, nekaj, kar prispeva:

- h kultiviranju duha in razuma, k razvijanju »stanja duha«, usmerjenega k Dobremu,
- kar vključuje razvoj človekovih potencialov, kadar gre za razvoj človekovih potencialov za doseganje Lepega in Dobrega.

Ob tem poudarja, da ni mogoče govoriti o učenju in poučevanju, če ni prisotna težnja po učenju, če ni intencionalno. Peters zavrača stališče, da tako rekoč vsako aktivnost, pri kateri gre za nekaj novega, poimenujemo učenje. Ilustrativno in nekoliko zlobno pripomni, da če je vsako spoznavanje novega učenje, potem velja tudi prvi obisk javne hiše šteti za učenje, vsak nadaljnji obisk pa za usposabljanje.

Proces učenja in poučevanja bi tako lahko opredelili **kot intencionalno/namerno razvijanje**, vzpostavljanje zaže-

lenega stanja duha. Stanja duha, usmerjenega k usvajanju konceptualnih artefaktov civilizacije, k doseganju Lepega in Dobrega. Peters namesto Dobrega uporablja tudi oznako, da gre za usvajanje pomembnega, vrednega, vendar v nadaljevanju razprave opusti misel, da bi poudarjal besedo vredno. Izraža namreč bojazen, da beseda vredno preveč spominja na instrumentalni vidik učenja – to je, da se učimo samo tisto, kar je koristno.

Spraševanje o tem, kdaj lahko govorimo o procesu učenja in ne o procesu usposabljanja, mora tudi po mnenju Petersa (podobno kot pri Aristotelu) temeljiti na strogih kriterijih presoje, in sicer ali gre za posredovanje pomembnih spoznanj, za ključne koncepte (konceptualne artefakte), za vsebine, ki razvijajo duha (vrline) in razum. **Težnja po razvijanju vrlin in razuma ne more biti vsiljena, ne more biti zunanji cilj, temveč mora biti vgrajena v proces učenja in poučevanja.**

Spraševanje o ciljih učenja in poučevanja mora biti namenjeno razmisleku o tem, na kaj naj bodo učitelji in učenci osredotočeni, razmislek o namerah in o poteh, kako doseči cilj, ki je lasten temu procesu (to je posredovanje dobrega, pomembnega). Cilji zato ne morejo biti nekaj zunanjega, nekaj, kar je v bistvu samo posledica procesa učenja in poučevanja. Tako je na primer povsem legitimno premišljanje o tem, da je cilj poučevanja naravoslovja dvig produktivnosti, priprava učencev na določeno delo ali študij. Toda razlika je v tem, da tako razmišljanje ne sme postati osrednji cilj oziroma ne sme zamegliti notranjega cilja procesa učenja in poučevanja, tj. razvijanja razuma in vrlin, pomembnih za razumevanje narave. Usposobljenost za študij ali delo je samo posledica notranjega cilja – cilja, ki je lasten procesu učenja in poučevanja, tj. razvijanja moralne in intelektualne odličnosti. Gre torej za spremembo izhodišča našega dela, spremembo zornega kota, s katerega gledamo. Zanimivo – toda na to je opozoril že Platon (2004) z znamenito prisposodobotline. Stvari so bistveno drugačne, če spremenimo zorni kot. Prisposodobotline opisane v sedmi knjigi Platonove Države namreč govori o tem, kaj vidimo in kako vidimo stvari, če smo privezani v votlini in lahko to, kar se dogaja, opazujemo samo prek senc, ki jih vidimo kot edino realnost, oziroma kaj vidimo, če smo osvobojeni votline in na sončni svetlobi opazujemo svet. Prisposodobotline je mogoče brati na več načinov: kaj je resnično, kako vidimo svet, ki se nam zdi resničen, po Heideggerjevi (1991) razlagi pa gre bolj za prisposodobotline bistva izobrazbe, ki je: »preobrazba celega človeka v smislu privajajoče premestitve iz okoliša tistega, kar najprej srečujemo, na drugo področje, kjer se pojavlja bivajoče samo. Ta premestitev je možna le, če se spremeni vse, kar je bilo človeku doslej očitno, ter način, kako mu je bilo očitno.« (Heidegger 1991, 16)

Vzgoja rastlin in/ali človeka

Ni naključje, da sodi Platon med »konceptualne artefakte civilizacije«. Mož je poln bistrih idej. Med drugim je opozoril tudi na to, da o procesu učenja in poučevanja preprosto ni mogoče govoriti, če **učenec ni za. Če ni motiviran.** Prav motivacija in interes učenca po znanju pa je ena od travm, s katero se srečuje večina učiteljev razvitega dela sveta. Učitelji smo vsaj v veliki večini postali zaradi idealističnih predstav o naši prometejski vlogi. Prav zato je pritisk na to, kako vzpostaviti temeljni pogoj za učenje – interes učenca, izjemno velik. Celo tako velik, da so učitelji pripravljani pozabiti na temeljno poslanstvo. Odraž tega pritiska je tudi razvoj številnih pedagoških strategij (Peters 2007), ki se sklicujejo na t.i. progresivno pedagogiko. Gre za pedagogiko k otroku usmerjenega procesa učenja, ki verjame v **naravno rast interesa za učenje.** Ob tem Peters opozarja, da oblik, kakršne so bile razvite v pedagoških strategijah in ki so bile prenesene v prakso, niti ni mogoče teoretsko podkrepiti. Dewey je napisal knjigo (*Experience and Education*) ravno zato, da bi se distanciral od pedagoških praks, ki so se sklicevale nanj in ob tem pozabljale, da kultiviranje duha in razuma vključuje tako vsebino kot procese spoznavanja sveta.

Ideologija rasti, ki je ena od predpostavk progresivne pedagogike, je bila predmet številnih ironičnih kritik med drugim tudi sociolingvistov (npr. pri nas Justin), ki so primerjali terminologijo na področju hortikulture in izobraževanja. Opozorili so na podobnost uporabljenih izrazov pri vzgoji rastlin in človeka, medtem ko se izrazi, s katerimi označujemo podobna dejanja v živalskem svetu, bolj razlikujejo (npr. ne vzgajati ovco, temveč vzrediti ovco). Nekateri bolj ironični avtorji so vzroke našli v tem, da smo pač oboji (rastline in ljudje) razumljeni kot pasivni prejemniki »ljubeče pozornosti«. Nekako tako kot v Saint-Exuperyjevem Malem princu, ko jih stekleni lonci vrtnice ščiti pred vsemi nevarnostmi sveta. So potemtakem učitelji mali principi, učenci pa posebna roža?

Druga premisa, na kateri temelji progresivna pedagogika, je k otroku usmerjen proces učenja. Učitelj pa je razumljen le kot nekdo, ki mora ustvarjati učno okolje za samo realizacijo posameznika. Pri tem Peters (2007, 59) opozarja, da obe predpostavki zamegljujeta bistvo procesa učenja in poučevanja. Najprej zato, ker posameznik ni rastlina, ki ima vgrajen končni cilj, kjer bi bil za proces učenja pomemben le proceduralni princip, potem pa tudi zato, ker predpostavlja, da ima posameznik že vse interese vgrajene – treba jih je samo spodbuditi.

Obe predpostavki zavajata, saj dajeta občutek, da je pomemben samo princip in ne vsebina, in tudi zato, ker številnih interesov učenec sploh nima – marsičesa se ne bi učil, mu ni do tega ... raje ne bi. Prav zato se zdi, da navedene predpostavke progresivne pedagogike izničujejo

bistvo učenja in poučevanja, ki je ravno v tem, da gre za proces, usmerjen h kultiviranju duha in razuma prek usvajanja pomembnega in relevantnega znanja oziroma konceptualnih artefaktov civilizacije. Kultiviranje duha in razuma ni mogoče doseči samo s tistim, kar učenec že ve, za kar je v določenem trenutku motiviran ali se mu zazdi, da bi mogoče kdaj kaj vedel. Če bi bilo temu tako, potem pedagoško delo pravzaprav nima pravega smisla. Umetnost pedagoškega dela je ravno doseganje moralne in intelektualne odličnosti pri učencih tudi na področjih, ki so sicer za učenca sprva tuja, a hkrati pomembna za kultiviranje duha in razuma k Dobremu in Lepemu.

Videti je, kot da gre za nedosegljive cilje, toda vsakdanja praksa številnih pedagogov nas prepričuje, da temu ni tako. Kako bi sicer bilo mogoče, da so učitelji, ki se jih učenci na raznih srečanjih spominjajo še desetletja, da so učitelji, ki močno vplivajo na človeško in poklicno pot učencev, da vsi mi še danes natančno vemo, kdo je bil tisti, ki ...

Tisti, ki ... ali učenje kot iniciacija

Kako tisti, ki ... dosežejo ta trajni pečat v učenčevem življenju? Zagotovo jih od vseh drugih pedagogov ne razlikuje količina uporabljenih »modernih« pedagoških strategij. Tudi ne gre za to, da učence odveže od velike količine učenja, od učenja podatkov, od konkretnega znanja. Odvezati učenca od konkretnega znanja namreč pomeni, da mu onemogočiš mišljenje sploh. Kako je mogoče ustvarjalno razmišljati ali celo ustvarjalno razreševati probleme (problemsko mišljenje), ne da bi problem sploh zaznal ali imel najprej dober vpogled vanj; kako je mogoče ustvarjalno razmišljati, ne da bi imel o čem razmišljati. Človek z enciklopedičnim znanjem, ki ga ne zna povezati ali uporabiti, je zagotovo lahko dolgočasen, še bolj vprašljivo pa je delovanje človeka, čigar kritičnost je znak pomanjkanja znanja. Velik učitelj je zato tisti, ki ne opušta svojega poslanstva, temveč je sposoben vzbuditi zanimanje, željo po učenju, kjer so napor pri usvajanju snovi nekaj samo po sebi razumljivega. Velik učitelj je tisti, ki je sposobnem posredovano znanje osmisliti, ki je sposoben posredovano znanje prikazati kot del mozaika smisla življenja. In ravno za to gre, ker učenci potrebujejo za učenje osmislitev, to iščemo v nečem, kar spodbudja bistvo učenja, tj. v prazni pragmatiki, povezani z neposredno koristjo tukaj in zdaj. Tisto, kar označuje učenje (izobraževanje), je ravno razumevanje sveta tako, da se spremeni vse, kar mu je bilo doslej očitno, ter način, kako mu je bilo očitno.

Pedagoški proces je osebni odnos, ki temelji na skupni zavezanosti za doseganje moralnih in intelektualnih vrlin ter medsebojnem spoštovanju. Gre za (p)osebni odnos, kjer v procesu kultiviranja duha in razuma ni vse vseeno, ker učenje in poučevanje v sebi nosi sporočila večnosti. Ne

v smislu večnosti konkretnega vedenja, temveč večnosti določenih premislekov, vprašanj.

Posredovanje vedenj preteklih civilizacij, ne da bi bilo vpeto v kultiviranje razuma in duha, v osmišljevanje sveta, je lahko samo instrumentalno. Je lahko samo usposabljanje za konkretno aktivnost. Pred instrumentalnim načinom poučevanja pa je svaril že Aristotel. Če ne pride do vzgiba duha in razuma, potem je vse skupaj kvečjemu usposabljanje, v najboljšem primeru **odtujeni intelektualizem**. Intelektualizem, ki mu ni moč očitati enciklopedičnega vedenja, vendar brez širših konceptualnih vpogledov, brez moralne in intelektualne odličnosti, usmerjene k Dobremu in Lepemu, je v resnici brez smisla.

Proces učenja in poučevanja je zato morda bolje označiti s pojmom iniciacija kot s posredovanjem kulture in vedenj preteklih generacij. Gre za proces iniciiranja mladih v različne oblike mišljenja, v intelektualno in kulturno dediščino. Gre za proces umeščanja in osmišljevanja življenja proti Lepemu in Dobremu. Za dosego tega cilja je nujno vrniti izobrazbi, znanju in s tem tudi šolanju bistvo, tj. »preobrazbo celega človeka v smislu privajajoče pre-

mestitve iz okoliša tistega, kar najprej srečujemo, na drugo področje. /.../ Ta premestitev pa je možna le, če se spremeni vse, kar je bilo človeku doslej očitno, ter način, kako mu je bilo očitno.« Šolanje izgubi svoj smisel ravno v primeru, če pristane le na potrjevanje očitnega in že znanega.

Sklep

Šola sama zagotovo ne more spremeniti kulture urejanja skupnih vprašanj, lahko pa nanjo pomembno vpliva ravno zato, ker je poklicana, da sistematično in intencionalno vpliva na kultiviranje duha in razuma. Prav to pa je prvi pogoj, da bi javna raba razuma za Dobro in Lepo spet postala vrlina.

VIRI

- Aristotel (2010): Politika. Ljubljana. GV založba.
Dewey, J. (1961): Experience and Education. London: Constable.
Heidegger, M. (1991): Platonov nauk o resnici. Ljubljana. Femenološko društvo.
Peters, R. S. (2007): Education as Initiation. V: Curren, R.. Philosophy of Education, Blackwell.
Platon (2004): Zbrana dela. Celje. Celjska Mohorjeva družba.



Andreja Barle, doktorica socioloških znanosti, je zaposlena na Uradu za razvoj šolstva na Ministrstvu za šolstvo in šport. Je tudi visokošolska predavateljica na Univerzi v Mariboru. Ukvarja se predvsem s področjem sociologije vzgoje in izobraževanja ter s področjem upravljanja in vodenja šol. Je avtorica strokovnih člankov in monografij z navedenih področij.

Andreja Barle, PhD of social sciences, is employed at the Education Development Office at the Ministry of Education and Sport. She is also a lecturer in the University of Maribor. She is mainly active in the field of the sociology of education and of school management and is the author of several professional papers and monographs from these fields.

Invazijski proces tujerodnih vrst s primeri iz Slovenije

Invasive process of non-native species with examples from Slovenia

Al Vrezec

Nacionalni inštitut za biologijo
The National Institute of Biology
 Večna pot 111, SI-1001 Ljubljana, Slovenija
 al.vrezec@nib.si



Izvleček: Tujerodne vrste so danes eden glavnih dejavnikov, ki prispevajo k upadanju globalne biodiverzitete. Z vnosi tujerodnih vrst prihaja do izumiranja domorodnih vrst, vplivi pa se odražajo tako na genetskem, individualnem kot populacijskem nivoju, pri čemer lahko prihaja do sprememb združb in celo ekosistemov. Čeprav so se vnosi tujerodnih vrst v naravne ekosisteme začeli že pred približno 10.000 leti s širjenjem človeške vrste po planetu, pa število vnosov novih vrst v zadnjih 100 letih eksponentno narašča. V prispevku so prikazane ekološke osnove invazijskega procesa tujerodne vrste v novem okolju, ki gre navadno prek več invazijskih stopenj (Lockwood s sod. 2007): vnos, vzpostavitev populacije, širjenje in vpliv na domorodne vrste ter ekosisteme. Zbrani so tudi najbolj raziskani in objavljeni primeri tujerodnih vrst v Sloveniji, ki kažejo na to, da je problem tujerodnih vrst več kot očiten tudi pri nas.

Abstract: Alien or non-native species are considered as one of the most important factors influencing global biodiversity lost. Consequences of alien species introductions were frequently extinctions of native species and impacts of alien species are expressed at genetic, individual and population level leading into changes of natural communities and ecosystems. Although first introductions had taken place already 10,000 years ago with the start of human population expansion on the planet, the introduction rate of alien species in natural ecosystems has exponentially increased in the last 100 years. In the article, the fundamental ecological principles of invasion process are given, which consists of several invasion stages (Lockwood et al. 2007): introduction, establishment, spread and impact on native species and ecosystems. The most searched and published examples of alien species in Slovenia are used as examples, which indicate the magnitude of the problem also in Slovenia.

Tujerodne vrste in biološke invazije

Tujerodne vrste so realna stvarnost, človeštvo pa se jih zaveda kot problem šele v zadnjem času. Številne uspešne in obsežne invazije tujerodnih vrst, kakor imenujemo proces vključevanja in vpliva tujerodnih vrst na naravne ekosisteme, so namreč povzročile spremembe nekaterih za človeško družbo ključnih ekosistemskih storitev, kar je imelo tudi velike ekonomske posledice, na primer na področju kmetijstva, turizma, infrastrukture in zdravja ljudi (Lockwood s sod. 2007, Charles in Dukes 2008). Za začetek pa se ustavimo pri sami definiciji tujerodnosti, ki so jo sicer različno oblikovali že mnogi avtorji, a vsi s podobno idejo, ki vključuje človeka kot dejavnik širjenja. **Tujerodna ali alohtona vrsta** (*non-native, non-indigenous, alien species*) je torej vrsta, ki se pojavlja zunaj svojega naravnega območja razširjenosti in potenciala širjenja oziroma disperzije in katere pojavljanje je posledica namernega ali nenamernega vnosa na novo območje s strani človeka (Walther s sod. 2009). Pri tem gre lahko za fizične prenose vrst ali za omogočanje sicer naravnega

širjenja vrst s podiranjem biogeografskih pregrad, ki so ločevale različne vrste, združbe ali ekosisteme med seboj, npr. Sueški prekop in povezava Sredozemskega z Rdečim morjem (Nentwig 2008a). Vrste se sicer lahko širijo s pomočjo drugih vrst – tak je primer zoohorije oziroma prenašanja semen rastlin s pomočjo živali –, vendar se v primeru tujerodnosti nanašamo izključno na človeške prenose. Pri razumevanju tujerodnosti si kot kontrast lahko pomagamo še z definicijo domorodnosti oziroma **domorodnih ali avtohtonih vrst** (*native, indigenous species*). Domorodna vrsta je tista, ki se na danem območju pojavlja brez vpliva človeka oziroma katere prisotnost na območju ni posledica namernega ali nenamernega človeškega prenosa (Walther s sod. 2009).

Zaradi globalne povezanosti človeške družbe je izvor tujerodnih vrst izjemno pester. V Sloveniji, denimo, največ pričakovano iz primerljivih zmernih klimatov, na primer Azije in Severne Amerike (Jogan 2009), vendar tudi iz subtropskih in tropskih okolij (Šajna s sod. 2007, Jaklič in Vrezec 2011, Kalan s sod. 2011). Poleg tega v nabor tu-

jerodnih organizmov lahko uvrstimo tudi gensko spremenjene organizme (GSO), ki imajo lahko na ekosisteme in vrste v njih zelo različne in večinoma še nepoznane vplive (Hails in Timms-Wilson 2008). Vplivi tujerodnih vrst tako nimajo le ekoloških in ekonomskih posledic, pač pa tudi evolucijske, saj pride zaradi hibridizacij ali spremenjenih mehanizmov naravnega izbora kot posledice novih odnosov v ekosistemi tudi do genetskih sprememb tako tujerodnih kot domorodnih vrst in s tem njihovih ekoloških niš (Broennimann s sod. 2007, Lockwood s sod. 2007).

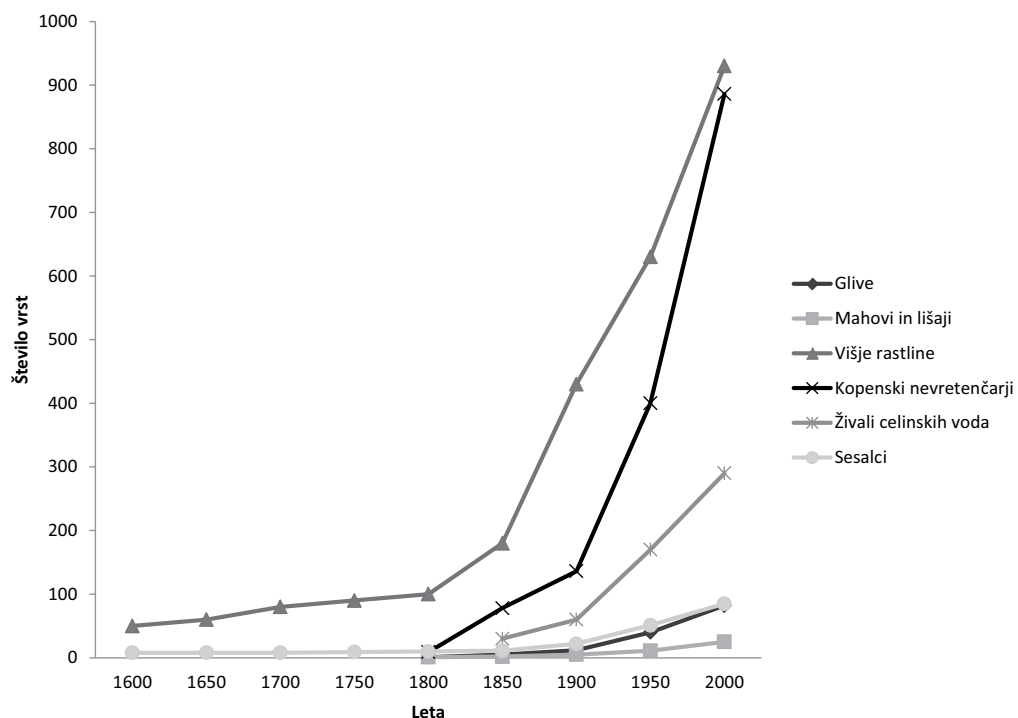
Tujerodne vrste pa niso novodobni pojav, pač pa so se vnosi vrst v nova okolja začeli že konec pleistocena pred 10.000 leti, ko se je človek začel širiti po Zemlji. Sprva je šlo za prenose človeku koristnih domačih vrst rastlin in živali. Ob vzpostavitvi trgovskih poti zlasti z azijskimi deželami je bilo v Evropo vnesenih veliko novih vrst. Med njimi je šlo tudi za nenamerne vnose. Antične najdbe iz starega Rima, na primer iz bogatega nahajališča Pompejev, kažejo na vnos velikega števila tujerodnih vrst ptic in sesalcev za prehrano ali povsem za okrasne namene in zabavo (Jashemski in Meyer 2002). Rimska mesta pa so tudi že poseljevale nekatere predhodno vnesene in tisti čas že naturalizirane vrste, denimo črna podgana (*Rattus rattus*). In kakšno je stanje danes. Zbrani podatki na nivoju vse Evrope kažejo, da se je število vnosov novih vrst v zadnjih sto letih eksponentno povečalo in kot kaže, se bo takšen trend nadaljeval tudi v prihodnje (slika 1; DAISIE 2009). Pred vnosi tujerodnih vrst pa, kot kaže, ni varen noben ko-

šek planeta, saj o velikem številu vnesenih vrst poročajo tudi z drugih celin (tabela 1).

Tabela 1: Pregled števila registriranih tujerodnih vrst rastlin in vretenčarjev po posameznih celinah. Števila predstavljajo le minimalne vrednosti, saj so danes najverjetneje že presežena (? – manjkajoči podatki) (po Nentwig 2008b).

Celina	Rastline	Ribe	Dvoživke in plazilci	Ptice	Sesalci
Evropa	3691	140	40	51	90
Severna Amerika	5000	145	53	97	20
Azija	18000	300	?	4	30
Afrika	8750	83	24	8	16
Južna Amerika	11605	76	?	3	25
Avstralija	3020	180	20	70	20

In kako je v Sloveniji? Kot kažejo do zdaj zbrani podatki, je bilo največ tujerodnih vrst zabeleženo med rastlinami (več kot 20 % vse slovenske flore), medtem ko v favni vretenčarjev predstavljajo tujerodne vrste le približno 5 % vrst (tabela 2). Pri tem je treba opozoriti, da gre za okoli deset let stare podatke, v katerih niso upoštevane vrste, ki se – čeprav vrstno pestro in številno – pojavljajo v Sloveniji, a ne tvorijo v divjini razmnožujočih se populacij (npr. tujerodne vrste vodnih ptic; Ciglič in Šere 2004),



Slika 1: Povečevanje števila tujerodnih vrst vnesenih v Evropo v obdobju od leta 1600 do 2000. Prikazano je skupno (kumulativno) število vrst po posameznih izbranih skupinah. Podatki so povzeti po DAISIE (2009).

Tabela 2: Pregled deleža tujerodnih vrst v slovenski flori in favni vretenčarjev (podatki povzeti po Kryštufek in Janžekovič 1999, Jogan 2000).

	Rastline (Plantae)	Brez- čeljustnice (Agnatha)	Hrstančnice (Chondrich- thyes)	Kostnice (Osteichthyes) – morje	Kostnice (Osteichthyes) – celinske vode	Dvoživke (Amphibia)	Plazilci (Reptilia)	Ptice (Aves)	Sesalci (Mamalia)	Skupaj vretenčarji (Vertebrata)
Št. vrst	3000	4	33	192	71	20	27	208**	91	646
Št. tujerodnih vrst	700	0	0	1	12*	0	4	2	12	31
Delež tujerodnih vrst [%]	23,3	0,0	0,0	0,5	16,9	0,0	14,8	1,0	13,2	4,8

*niso upoštevani prenosi med porečji znotraj Slovenije

** Upoštevane so le gnezdeče populacije.

in vrste, za katere so bile sicer znane divje reprodukativne populacije, ki pa se niso obdržale in so izginile, kakršni so bili na primer minki (*Mustela vision*) na Ljubljanskem barju (Kryštufek 1991). Strmo povečevanje tako števila kot številčnosti tujerodnih vrst je vzbudilo v zadnjem času tudi veliko raziskovalne pozornosti v smislu evidentiranja novih tujerodnih vrst, njihovega širjenja in vpliva na delovanje ekosistemov, kar si bomo v obliki primerov ogledali v nadaljevanju.

Raziskave tujerodnih vrst so se razmahnile zlasti po letu 1990, ko so se tudi porajala vprašanja jasnih definicij (Lockwood s sod. 2007). Kot smo videli, tujerodne vrste v seznamih lokalne favne in flore že predstavljajo nezamisljiv delež lokalne biotske pestrosti. Vsaj kratkoročno se biotska pestrost z dodajanjem tujerodnih vrst celo povečuje, česar pa ne razumemo v pozitivnem smislu povečevanja biodiverzitete, marveč kot posebno obliko polucije (Vrezec 2001). Za jasno ločitev naravne oziroma ekosistemske biodiverzitete od biotske pestrosti, ki jo prispevajo vnosi tujerodnih vrst, raziskovalci predlagajo uporabo posebnega izraza **neobiota** (Essl in Rabitsch 2002) ali **kse-nodiverziteta** (Gherardi s sod. 2008). Podobno je z vprašanjem izraza invazije oziroma biološke invazije, ki je sicer lastna tako tujerodnim kot domorodnim vrstam (Valery s sod. 2009), ki se lahko pod vplivom določenih okoljskih dejavnikov, na primer podnebnih sprememb (Walther s sod. 2002), širijo na nova območja. Kot invazije ali izbruhe opredeljujemo tudi nenadna povečanja populacij sicer domorodnih vrst, ki so navadno kratkotrajen pojav. Pojav je na primer značilen za nekatere zlasti selilske vrste ptic, ki se po izjemno ugodnih pogojih na gnezdiščih pozimi selijo na jug v orjaških jatah (Vrezec s sod. 2006). Izraz se torej uporablja za silno različne in med sabo nepovezane pojave, saj nenaden izbruh ptičje vrste v ničemer ni podoben hitremu širjenju tujerodne vrste, ki s seboj prinaša ekosistemske spremembe. Ker se je izraz invazija v svetovni literaturi trenutno prijel za invazije tujerodnih vrst,

Walther s sod. (2009) predlagajo, da se nanaša **invazija** specifično na tujerodne vrste z vzpostavljenimi populacijami, ki so sposobne hitrega širjenja na nova območja. Ob tem navadno razumemo invazijske vrste kot tiste, ki imajo očitne negativne učinke na biotsko pestrost, na delovanje ekosistemov, socio-ekonomske vidike in zdravje ljudi, čeprav vsi ti učinki niso vedno jasno opazni ali celo prisotni. Ker gre za dokaj specifično in v zadnjem času zelo široko skupino ekoloških raziskav, je bila osnovana nova biološka veda **invazijska ekologija** (*invasive ecology*), ki ima temelje v drugih bioloških in biotehniških disciplinah, kot so agronomija, gozdarstvo, entomologija, zoologija, botanika in patologija (Lockwood s sod. 2007). Osrednja tema raziskav invazijske ekologije je proces invazije oziroma posamezne invazijske stopnje, ki si sledijo od vnosa do vpliva tujerodnih vrst na ekosisteme. Čeprav sodi nova znanstvena disciplina v t. i. skupino »kriznih ved« v sklopu varstvene biologije (Kryštufek 1999), pa spoznanja teh raziskav pomembno prispevajo tudi k razumevanju temeljnih ekoloških in evolucijskih procesov, saj delujejo vnosi tujerodnih vrst v ekosisteme kot eksperimentalne motnje, s katerimi je mogoče opredeliti vlogo posameznih vrst, prehranskih ravni ali procesov pri delovanju celotnega ekosistema.

Proces invazije in invazijske stopnje

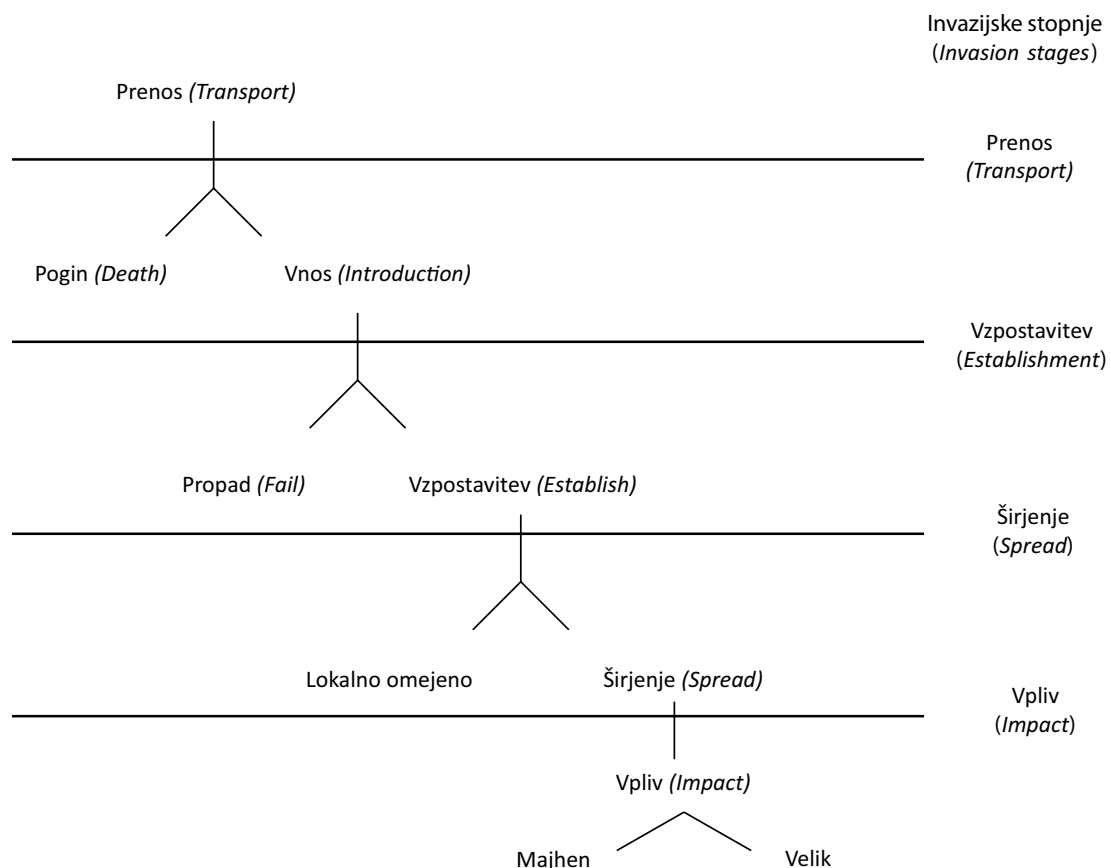
Pot med samim vnosom in širjenjem oziroma invazijo tujerodne vrste je navadno dolga in poteka po stopnjah, ki jih narekujejo populacijska rast tujerodne vrste in vplivi okoljskih razmer nanjo. Proces invazije poteka vsaj v treh stopnjah, in sicer (Richardson s sod. 2000): 1: vnos (*introduction*), pri katerem gre za prenos vrste na novo območje in vzpostavitev populacije odraslih osebkov, 2: kolonizacija (*colonization*), pri kateri se populacija odraslih osebkov uspešno razmnožuje in oblikuje kolonijo, ki se samoobnavlja brez novih vnosov, in 3: naturalizacija (*naturaliza-*

tion), pri kateri vrsta vzpostavi več samoobnavljajočih se populacij, ki se širijo in vključujejo v lokalno floro oziroma favno. Izkazalo pa se je, da je v invazijskem procesu ključnega pomena tudi sam prenos vrste iz naravnega na novo območje razširjenosti, še posebej, ker je za uspešno vzpostavitev populacije potrebnih celo več zaporednih vnosov. Poleg tega pa vrste z naturaliziranimi populacijami nimajo enakega učinka na ekosisteme in domorodne vrste. Zato so Lockwood s sod. (2007) predlagali štiristopenjsko shemo invazijskega procesa z jasnimi koraki med posameznimi invazijskimi stopnjami (slika 2): 1: prenos in vnos (*transport, introduction*), 2: vzpostavitev (*establishment*), 3: širjenje (*spread*) in 4: vpliv (*impact*). Na vsaki od stopenj lahko proces invazije propade in dejansko le peščici prenesenih vrst uspe priti do zadnje invazijske oziroma vplivne stopnje. Vsako od stopenj spremljajo različni ekološki procesi, ki jih določajo abiotični in biotični dejavniki okolja in ki vplivajo na razmnoževanje in populacijsko rast vnesene tujerodne vrste. V nadaljevanju si bomo ogledali značilnosti posameznih invazijskih stopenj s primeri.

Prenos in vnos tujerodnih organizmov

Prenosi in s tem širjenje vrst so sicer naraven pojav. Izračunali so, da je na izoliranih Havajskih otokih prišlo

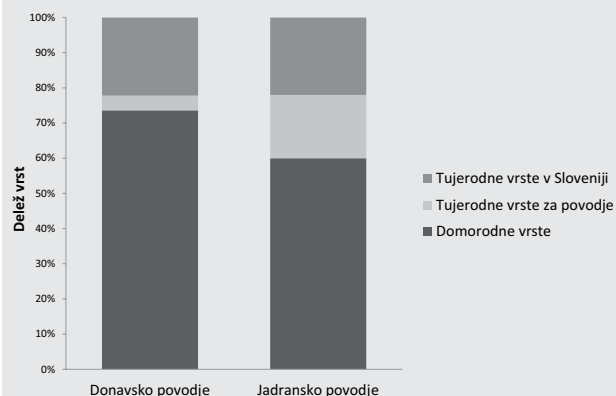
do novega uspešnega vnosa vrste po naravni poti z morskimi tokovi vsakih 100.000 let, s prihodom Evropejcev pa se je ta čas zmanjšal na 22 let za vsako novo vrsto (zbrano v Lockwood s sod. 2007). Ljudje torej z vnosi bistveno pospešujemo dodajanje vrst v naravne ekosisteme. Na splošno sta koncepta prenosa dva: 1) namerni in 2) nenaamerni. **Namerni prenosi** so tisti, za katere je bilo naseljevanje tujerodnih vrst načrtno za različne potrebe ljudi. Najpogosteje je šlo za hrano in lov, pri čemer je bil vnos sprva omejeno načrtovan na, recimo, poljskih površinah ali gojitvenih površinah (npr. različne prehrabne rastline in živali) ali pa je bil vnos v naravo, denimo, za potrebe lova načrtovan. Drugi razlogi načrtnih vnosov so »izboljšave« okolja, pri čemer gre za naseljevanje okrasnih in podobnih človeku ljubih vrst, biokontrolo za omejevanje populacij škodljivih organizmov in naselitve za varstvene ter raziskovalne potrebe, v okviru katerih so v Sloveniji in bližnji okolici naselili nekaj pri nas izumrlih sesalčjih vrst, kot so alpski kozorog (*Capra ibex*) od leta 1890, alpski svizec (*Marmota marmota*) od leta 1953, ris (*Lynx lynx*) od leta 1973 in bober (*Castor fiber*), od leta 1998 sicer naseljen na Hrvaškem, leta 1996 (Kryštufek 1991, Kryštufek s sod. 2006).



Slika 2: Proces invazije prek štirih invazijskih stopenj. Na vsaki od stopenj se lahko proces ustavi oziroma populacija vrste propade (po Lockwood s sod. 2007).

Načrtni vnosi tujerodnih vrst rib v celinske vode v Sloveniji

Za potrebe ribolova, v manjši meri pa tudi zaradi drugih razlogov, kot sta biokontrola, »bogatenje« vrstne pestrosti ekosistemov ipd., so v Sloveniji načrtno naseljevali ribe v celinske vode, pri čemer je šlo tako za vnose novih tujerodnih vrst kot za prenose vrst med donavskim in jadranskim povodjem (slika 3; Kus Veenvliet 2009). Nekateri od teh prenosov so povzročili degradacijo vodnih ekosistemov (Brancelj 1999) in celo izumrtje nekaterih domorodnih vrst rib, zlasti v jadranskem povodju, kot sta, denimo, saveta (*Chondrostoma soetta*) in primorska podust (*Ch. ge-nei*) (Povž 1992).

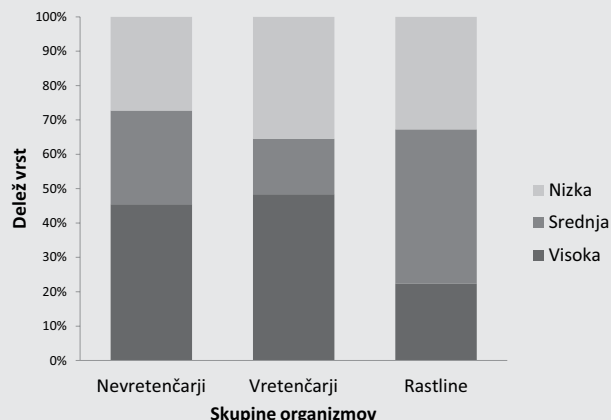


Slika 3: Delež tujerodnih vrst rib v celinskih voda v Sloveniji glede na načrtne prenose in vnose. Skupaj je v donavskem povodju znanih 72 vrst, v jadranskem pa 50 vrst (po Kus Veenvliet 2009).

Terarijske in akvarijske vrste rastlin in živali kot potencialni vir novih vnosov invazivnih tujerodnih vrst v Sloveniji

Tudi izpuščanje domačih (večinoma akvarijskih in terarijskih) živali in rastlin v prosto naravo uvrščamo med namerne vnose tujerodnih vrst. Najbolj znani in razvpiti primeri v Sloveniji so gizdava sklednica (*Trachemys scripta*) oziroma dve podvrsti: rdečevratka (*T. s. elegans*) in rumenovratka (*T. s. scripta*), ki so jih nekdanji in jih še danes na veliko prodajajo v ZOO trgovinah kot male želvice. Ko so želve zrasle, so jih naveličani lastniki na veliko spuščali v prosto naravo in vsaj na Primorskem naj bi se že uspešno razmnoževale (Krofel s sod. 2009). Sicer pa je tovrstnih akvarijskih in terarijskih organizmov še precej več. V letu 2009 je bil po nekaterih ZOO trgovinah v Sloveniji opravljen popis prodajanih akvarijskih/terarijskih vrst živali in rastlin z oceno njihovega preživetja v naravi pri nas (Dolenc in Jamnik 2009). Izkazalo se je, da je delež vrst z

visoko verjetnostjo preživetja v naravi v Sloveniji relativno visok, zlasti med živalmi (slika 4).



Slika 4: Delež akvarijskih/terarijskih organizmov v prosti prodaji v ZOO trgovinah v Sloveniji po posameznih skupinah glede na verjetnost preživetja v naravi; ocenjeno z visoko, srednjo in nizko verjetnostjo. Popisanih je bilo 11 vrst nevretenčarjev, 31 vrst vretenčarjev in 58 vrst rastlin (po Dolenc in Jamnik 2009).

Nenamerni prenosi pa se dogajajo skupaj s premiki surovin, potovanjem ljudi, pobegi organizmov iz ujetništva, lahko pa tudi z umetnim podiranjem biogeografskih pregrad (Nentwig 2008a). Za slednje je najbolj očiten primer invazija rdečemorskih vrst v Sredozemlje po odprtju Sueškega prekopa in s tem vzpostavitev umetne povezave med Sredozemskim in Rdečim morjem. Pravzaprav je nenamerne prenose težko ovrednotiti, saj navadno ti niso tako dobro dokumentirani, vsekakor pa se je vpliv nenamerno prenesenih tujerodnih vrst izkazal za izjemno pomembnega. Moč in smer nenamernih prenosov je še posebej odvisna od transportnih povezav, zlasti smeri transporta surovin in hrane. Tako je vnosov tujerodnih vrst razumljivo več v države uvoznice kot pa države izvoznice. Ključnega pomena za prenose tujerodnih vrst so se izkazale balastne vode in drug material z ladij. Sprva je bil to trdni balast, pesek, prst ipd., in s tem prenosi kopenskih organizmov, pozneje pa je šlo za vodo, kar je pospešilo vnose tujerodnih vrst v lokalne morske ekosisteme. Smeri pa so se skozi zgodovino spreminjale glede na geopolitične razmere kakor tudi glede na izboljšave načina transporta. Nekoč so bile povezave na dolge razdalje mogoče večinoma le po morskih poteh, zato je bil razumljivo večji vnos tujerodnih vrst v pristaniška in obmorska območja, širjenje in vpliv vrst na celini pa manjša. Danes so se z letalskim prometom te razmere spremenile, zato beležijo večje vnose tudi znotraj celin. Pestrost in dinamika vektorjev prenosa tujerodnih vrst je izjemno velika in še vedno premalo poznana (Lockwood s sod. 2007).

Ključni za uspešen vnos in pozneje vzpostavitev populacije sta vitalnost in številčnost prenesenih organizmov kot začetnikov nove populacije. Tej skupini začetniških organizmov pravimo **propagula**, ki bi ji lahko rekli tudi **populacijski zamelek**. Ali bo ta zamelek lahko dejansko osnoval poznejšo invazivno populacijo, je odvisno od množice dejavnikov, ki so posledice samih ekoloških značilnosti vrste, števila osebkov v zametku, fiziološkega stanja prenesenih osebkov ipd. Ravno prenos oziroma transport je lahko že prvi dejavnik selekcije, saj bolj specializirane in na nihanje abiotičnih dejavnikov občutljive vrste, kot so na primer spremembe temperature, kemizma vode ipd., navadno propadejo med prenosom ali kmalu po njem. Odločujoča sta tudi izvirna populacija in stanje osebkov v njej. Če gre za robno populacijo, ki zaradi skromnih virov živali, so zaradi tega preneseni osebki v slabšem fiziološkem stanju in tako manj sposobni osnovati populacijo v novem okolju. Ključnega pomena je tudi velikost populacijskega zameka. Torej: čim več osebkov je, tem večje so možnosti, da se populacija vzpostavi. Pri majhnem številu

osebkov lahko namreč populacijo že manjši stohastični dogodki, denimo slabo vreme, pahnejo v izumrtje tako, da preprosto vsi osebki poginejo ali pa zdrsne populacija v propad zaradi demografskih procesov (npr. sprememba razmerja med rodnostjo in smrtnostjo v prid slednje oziroma učinki Aleejevega efekta; Tome 2006). Takšne propadajoče oziroma ponorne populacije se v domorodnih razmerah navadno obdržijo zaradi napajanja z osebkami iz sosednjih izvornih populacij, kjer je razmerje med rodnostjo in smrtnostjo v prid prve in se višek osebkov navadno odseli drugam (Tome 2006). V primeru populacijskega zameka tujerodne vrste pa tovrstnih populacij ni, lahko pa prihaja do ponovnih večkratnih vnosov, ki obstoječi populacijski zamelek okrepijo. Sicer pa velikost populacijskega zameka vpliva le na verjetnost začetne vzpostavitve populacije in manj na nadaljnji razvoj in rasti populacije, ki lahko v ugodnem okolju razvije populacijo enakih razsežnosti tako iz majhnega kot velikega zameka (Lockwood s sod. 2007).

Primeri velikosti populacijskih zamekov pri nekaterih naselitvah sesalcev v Sloveniji

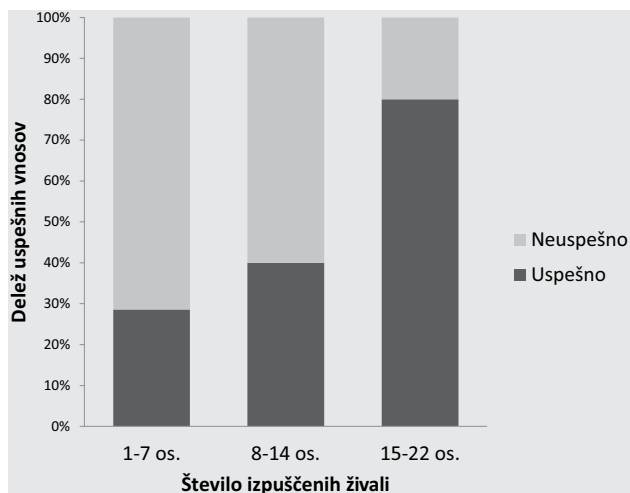
Za potrebe lova, pa tudi iz naravovarstvenih vzgibov je bilo v Sloveniji ali bližnji okolici naseljenih kar nekaj vrst sesalcev, med katerimi so se uspešno prijele le nekatere vrste. Uspešne so bile večinoma naselitve z večjimi populacijskimi zameki in z večjim številom vnosov, pogosto tudi v različnih delih Slovenije (tabela 3).

Tabela 3: Pregled izbranih in dokumentiranih vnosov sesalcev v Sloveniji in ocene velikosti populacijskih zamekov in števila vnosov (povzeto po Vidic 1988, Kryštufek 1991, Kryštufek s sod. 2006).

	Kunec (<i>Oryctolagus cuniculus</i>)	Alpski svizec (<i>Marmota marmota</i>)	Bober (<i>Castor fiber</i>)	Ris (<i>Lynx lynx</i>)	Damjek (<i>Dama dama</i>)	Alpski kozorog (<i>Capra ibex</i>)	Bezoarska koza (<i>Capra aegargus</i>)
Leto prvega dokumentiranega vnosa	1932	1927	1996	1973	1962	1890	1899
Kraj prvega vnosa	Mirna	Peca	Lonjsko polje (Hrvaška)	Kočevski Rog	Pohorje	Karavanke	Kočevsko
Št. vnesenih živali	8	>250	85	6	>150	>40	13
Št. vnosov	1	31	1	1	>12	Več vnosov	1
Uspešnost	Ne	Da	Da	Da	Da	Da	Ne
Opombe	Predstavljen je en dokumentiran vnos, sicer pa je bilo v Sloveniji več neuspešnih naselitev konec 19. in v začetku 20. stoletja.	slika 5			Več naselitev po vsej Sloveniji, a vse niso bile uspešne.		

Dokaj dobro je dokumentirano naseljevanje alpskega svi-
zca (*Marmota marmota*) v Sloveniji in v italijanskem delu
Julijskih Alp (Vidic 1988). Analiza naselitev kaže, da ima

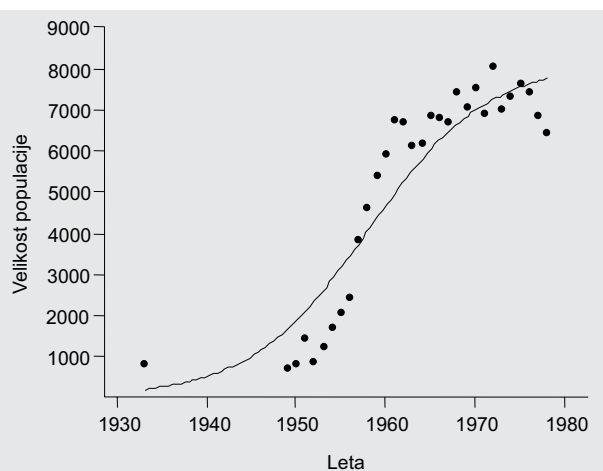
velikost populacijskega zameka oziroma število živali
ob vnosu ključni pomen pri uspešnosti vnosa novih vrst
(slika 5).



Slika 5: Uspešnost vnosov ($N = 22$) alpskega svizca (*Marmota marmota*) v Sloveniji in v italijanskem delu Julijskih Alp kaže na veliko odvisnost od števila vnesenih živali oziroma od velikosti populacijskega zametka (podatki zbrani v Vidic 1988).

Populacijska rast fazana (*Phasianus colchicus*) v Sloveniji s pomočjo rednih vlaganj oziroma vnosov

Pri nekaterih vrstah naseljevanje majhnega števila osebkov z le nekaj vnosi ni zadostovalo za uspešno vzpostavitev populacije. Zato so bila potrebna intenzivna in redna vlaganja, s katerimi je bilo mogoče okrepiti populacijski zametek in tako povečati t. i. **pritisk zametka** (*propagule pressure*) na okolje in ekosistem, v populaciji pa tako umetno vzdrževati rodnost (vnos novih osebkov) nad smrtnostjo. Primer takšnega načina je fazan, ki je bil še do začetka 20. stoletja pri nas silno redka vrsta (Geister 1995), čeprav naj bi prve naselitve pri nas bile poznane že v 15. stoletju (Černe 1980). Ker gre za zanimivo in privlačno lovno ptico, so lovci po drugi svetovni vojni začeli s programom rednega vsakoletnega vlaganja fazanov za gojilne namene kakor tudi za takojšnji odstrel (Černe 2000). Tako se je populacija fazana v Sloveniji po drugi svetovni vojni izrazito povečala, saj je zrasla iz prvotnih 6938 osebkov leta 1949 na največ 80277 osebkov leta 1972 (slika 6), kar pomeni več kot 11,5-kratno povečanje. Obdobje največje populacijske rasti je bilo med letoma 1952 in 1961, ko se je populacija povečala za več kot 725 % s povprečnim letnim prirastkom 6578 osebkov/leto (Vrezec 2006). Rast fazanje populacije lahko pripišemo predvsem intenzivnim vlaganjem in ugodnim življenjskim razmeram, ki zlasti v zimskem obdobju niso povzročile prevelike smrtnosti ptic (Černe 1980). Čeprav se fazan v Sloveniji razmnožuje v naravi, pa je vprašanje obstoja vrste brez vsakoletnih načrtnih vlaganj. Na to vprašanje bo verjetno mogoče odgovoriti šele, ko se bo zmanjšala želja po lovu na te ptice in bo ustavljeno vsakoletno vlaganje v fazanerijah vzgojenih ptic v naravo.



Slika 6: Rast populacije fazana (*Phasianus colchicus*) v Sloveniji opisuje značilna sigmoidna oziroma logistična rastna krivulja in je bila po letu 1950 predvsem rezultat intenzivnih vsakoletnih vnosov novih ptic. Prikazane so vsakoletne populacijske ocene vrste (Černe 1980, Vrezec 2006).

Vzpostavitev populacije

Da bo na novo vnesena vrsta preživel v novem okolju, je odvisno predvsem od velikosti in vitalnosti vnesenega populacijskega zametka. Da pa se bo začela razmnoževati in ob tem vzpostaviti populacijo, ki je sposobna samoobnove in vzdrževanja z uspešnim razmnoževanjem, pa je odvisno predvsem od abiotičnih in biotičnih razmer novega okolja. Proces vnaša in vzpostavitve populacije sta med seboj neločljivo povezana in z njima ocenjujemo uspešnost vnosa vrste. Vnos je bil torej uspešen, ko se je v novem okolju vzpostavila tudi populacija. Vzpostavljanje tujerodnih populacij je v naravi sicer zelo težko opazovati, zato je dokumentiranih primerov zanje izjemno malo.

Splošno mnenje je, da motnje v okolju dajejo prednost tujerodnim vrstam. Različne raziskave pa so pokazale, da so na območjih, prizadetih z različnimi motnjami, pravzaprav domorodne in tujerodne vrste enakovredne pri naseljevanju. Katere vrste bodo prevladale, je odvisno od trenutnih specifičnih razmer. Na primer, na opuščeni njivi se navadno hitro razrasejo tujerodne rastline, za kar je več razlogov: 1) poljščine imajo navadno dobro razrasel koreninski sistem, zato se nekatere obdržijo tudi na opuščeni njivi, 2) prav tako poljščine izločajo v prst določene snovi, ki spremenijo kemizem tal, kar morda zavira rast nekaterih domorodnih vrst, 3) večina plevelov, ki so izvorno tujerodne vrste, bo na njivi ostala tudi po opustitvi obdelovanja in 4) posledice škropiv in umetnih gnojil, ki ostanejo v prsti, imajo lahko dolgotrajnejše učinke na abiotično in biotično sestavo prsti. Poleg tega je fenotipska plastičnost invazivnih tujerodnih vrst navadno večja od domorodnih vrst, zato se pri nekaterih večjih okoljskih spremembah izkažejo za uspešnejše. Tak primer so globalne podnebne spremembe, ki lahko pospešujejo invazijski

Tabela 4: Primeri vpliva medvrstnih odnosov na vzpostavljane populacij tujerodnih vrst (Lockwood s sod. 2007)

Učinek na vzpostavitev populacije	Medvrstni odnos	Primer
Zaviranje	Tekmovanje	Domorodni bori zavirajo rast tujerodnih borov (Argentina; Simberloff s sod. 2002).
	Plenilstvo	Domorodne rakovice se prehranjujejo z tujerodnimi rakovicami na morskem obrežju (ZDA; Hunt in Behrens Yamada 2003).
	Mutualizem	Tujerodne vrste fig ne morejo vzpostaviti reproduktivne populacije, ki bi se sama obnavljala, zaradi odsotnosti obveznih mutualističnih vrst figovih os, ki so ključne pri opravljanju dreves (ZDA; Nadel s sod. 1992).
Spodbujanje	Tekmovanje	Tujerodna trava izkorišča prazen prostor v senci domorodnih grmov (Avstralija; Facelli in Temby 2002).
	Plenilstvo	Tujerodna volovska žaba se je uspešno naselila na območja ob prisotnosti plenilca (sončni ostriž), ki pleni plenilca (kačji pastir) njenih paglavcev (ZDA; Adams s sod. 2003).
	Mutualizem	Tujerodne afriške mravlje izkoriščajo domorodne kaparje za pridobivanje mane, v zameno pa kaparje ščitijo pred plenilci (Havaji; Bach 1991).

proces na vseh invazijskih stopnjah in tako tujerodne vrste nadomeščajo nekatere na nove temperaturne razmere manj prilagojene domorodne vrste v ekosistemu (Walther s sod. 2009).

Tujerodne vrste vstopajo v novem okolju v nov ekosistem. V ekosistemi z visoko biotsko pestrostjo so niše bolj ali manj zasedene z domorodnimi vrstami. Temu pravimo tudi **biotska odpornost** (*biotic resistance*) sistema. Medvrstni odnosi imajo tako zelo pomembno vlogo pri vzpostavljanju populacij tujerodnih vrst, tako v smislu zaviranja kot spodbujanja (tabela 4). Vplivi medvrstnih odnosov pa so lahko še celo veliko bolj kompleksni in zajemajo tudi posredne odnose z enim ali celo več posredniškimi vrstami (glej Vrezec 2008). Zato se na vzpostavitvi populacije odzrcali uspešnost umeščanja tujerodne vrste v ekosistem in izkoriščanja obstoječih in na novo vzpostavljenih medvrstnih odnosov.

Tekmovalnost tujerodnih makrofitskih rastlin, pogojena s specifičnimi ekološkimi značilnostmi

V celinskih vodah Slovenije so do danes poznane tri vrste tujerodnih makrofitskih rastlin, med katerimi sta podrobneje preučeni vodna kuga (*Eloidea canadensis*) in vodna solata (*Pistia stratiotes*). Gre za akvarijski vrsti, ki sta ušli v zanju ugodne vode, kjer pa se značilnosti vzpostavitve in kompetitivna moč vrst zelo razlikujeta. Vodna kuga je v Sloveniji poznana že od leta 1929 in je danes dokaj široko razširjena vzdolž Mure, Drave, Save in Kolpe (Jogan 2001). Vendar pa vrsta nikjer ne prevladuje oziroma kompeticijsko ne izriva drugih vrst makrofitov, razlog čemur je verjetno velika heterogenost vodnega okolja ter bogata in pestra makrofitska flora v Sloveniji (Kuhar s sod. 2010). Invazijska uspešnost tujerodnih vrst v biotsko pestrih okoljih je ravno zaradi velike zasedenosti niš navadno nizka. Po drugi strani je vodna solata v Sloveniji ozko omejena na vrsta samo na termalno mrtvico Topla pri Čatežu, kjer

se je v samo treh letih od vnosa razrasla po bolj ali manj celotni mrtvici in z gosto zarastjo prekrila celotno vodno površino (slika 7). Ker gre za tipično tropsko rastlino, je v termalni mrtvici z bolj ali manj konstantno temperaturo vode skozi vse leto (okoli 26 °C) vrsta postala dominantna in uspešno izrinila druge domorodne vrste makrofitov, sicer slabše prilagojene na ekstremno toplo okolje mrtvice (Šajna s sod. 2007).

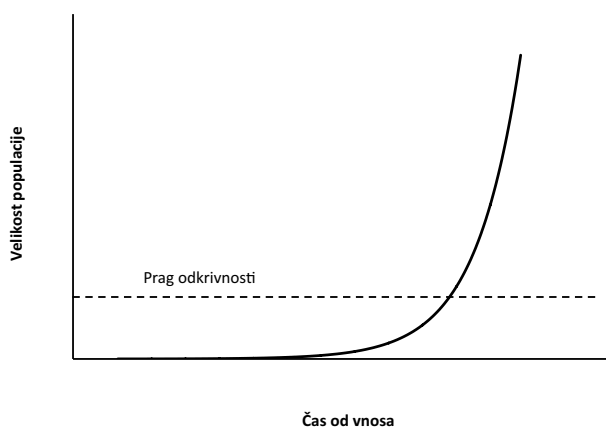


Slika 7: Gosta zarast tujerodne vodne solate (*Pistia stratiotes*) prekriva bolj ali manj celotno vodno površino termalne mrtvice Topla pri Čatežu. Posnetek je iz zimskega obdobja, ko tropska vodna solata uspeva v topli vodi kljub nizkim temperaturam zraka (foto: Tina Jaklič).

Širjenje

S širjenjem tujerodne vrste iz vzpostavljene populacije se pravzaprav ponavljajo prejšnje stopnje invazijskega procesa. To je prenos oziroma disperzija osebkov ter vzpostavljane nove populacije na novem območju, le da ta proces navadno poteka spontano, torej brez poseganja človeka. Osnova za širjenje pa je rast oziroma povečanje osnovne, torej izvirne vzpostavljene populacije. Populacija se lahko povečuje počasi ali hitro, kar vpliva tako na prag odkrивnosti vrste kot njeno širjenje. Tujerodnih vrst, zlasti

nenamerno zanesenih, namreč navadno ne odkrijemo ob vnosu, pač šele pozneje, ko je populacija že vzpostavljena in je v fazi rasti. Med vzpostavitev populacije in njenim širjenjem lahko preteče daljši čas, čemur pravimo **časovni zamik** (*lag times*). Ta je lahko kratek ali izjemno dolg, tudi 100 in več let. V tem času se vrsta ne širi in je celo slabo odkrivalna, zato lahko včasih dobimo lažni občutek, da je vrsta na nekem območju izginila, čeprav je na dobri poti, da postane zares velik problem. Lockwood s sod. (2007) predlagajo tri ekološke mehanizme, ki vplivajo na trajanje časovnega zamika: 1) narava populacijske rasti, 2) prag odkrивnosti in 3) Alejev efekt. Populacijska rast je med vrstami različna, navadno eksponentna. Poleg tega so lahko absolutni učinki povečevanja populacijske rasti ob isti hitrosti različni pri majhnih in velikih populacijah, vrsta pa se ne bo širila, dokler populacija ne doseže kritično velikega števila osebkov. Med obdobjem vzpostavitve populacije in dejanskim širjenjem je vrsta lahko neodkrivna, saj jo je mogoče potrditi šele pri kritično veliki populaciji, t. i. pragu odkrивnosti (*detection threshold*) (slika 8). Razlog časovnega zamika pa je lahko tudi Alejev efekt pri nizkih gostotah, ki ga narekujejo od gostote odvisni učinki. Pri velikih populacijah gre za povečevanje smrtnosti nad rodnostjo, kar določajo razpoložljivi viri oziroma kapaciteta okolja. Pri majhnih populacijah pa se smrtnost ravno tako povečuje nad rodnostjo, saj je zaradi nizke gostote možnost kooperacij (zaradi nizkega števila srečanj med istovrstnimi osebki) manjša (Tome 2006). To pomeni, da je populacijska rast pri majhnih populacijah pravzaprav negativna in lahko vodi v izumrtje. Zato so navadno za vzpostavitev populacije potrebni zadosti veliki začetni populacijski zametki oziroma večje število dodatnih vnosov, ki populacijski zametek povečajo nad kritično velikostjo populacije. Prav zaradi dodatnih vnosov se lahko populacijska rast nenadoma poveča in razširi.

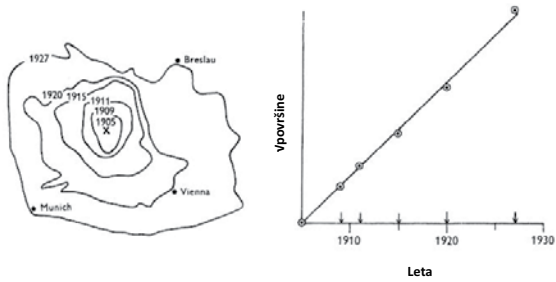


Slika 8: Zaradi eksponentne populacijske rasti je tujerodno vrsto mogoče odkriti (prag odkrивnosti) šele po daljšem času od vnosa (časovni zamik), kljub temu da je dinamika rasti skozi ves čas enaka, kar narekuje velikost trenutne populacije (Lockwood s sod. 2007).

Razširjenost tigrastega komarja (*Aedes albopictus*) v Sloveniji in problem manjkajočih lokacij

Tigrasti komar (*Aedes albopictus*) je bil v Sloveniji prvič registriran leta 2002. Gre za del invazijske populacije, ki se širi iz Italije (leta 1990 je bil prvič najden v Genovi). Do leta 2010 se je vrsta uspešno razširila po jugozahodni Sloveniji vse do Ljubljane, z močnejšim delom populacije na Obali in raztresenimi najdbami v notranjosti (Kalan s sod. 2011). Ob tem pa na nekaterih območjih znotraj sedaj znanega območja razširjenosti ta izjemno invazivna in prilagodljiva vrsta ni bila potrjena. Ker gre za populacijo, ki je še v fazi širjenja z mnogimi manjšimi subpopulacijami, ki se še vzpostavljajo, je mogoče, da vrsta lokalno še ni dosegla praga zaznavnosti, saj je lokalna populacija še v fazi vzpostavljanja oziroma rasti. Populacijska rast je namreč odvisna od mnogih abiotских in biotskih dejavnikov, ki so v heterogenem okolju jugozahodne Slovenije lahko lokalno za vrsto suboptimalni (Kalan s sod. 2011), kar lahko tudi upočasnjuje samo širjenje.

Brez disperzije osebkov ni širjenja vrste. Disperzijo spodbujajo ali zavirajo mnogi dejavniki. Med abiotскими dejavniki so najpomembnejši prenosi z vetrom ali vodnim tokom. Podobno kot pri vzpostavljanju populacij so tudi pri širjenju pomembni biotski dejavniki. Plenjenje lahko po eni strani zavira širjenje zaradi odstranjevanja osebkov in zmanjševanja rasti populacije, po drugi pa širjenje pospešuje, na primer prenašanje semen rastlin v sočnih plodovih. Obratno se lahko nekateri plenilci ali paraziti širijo skupaj oziroma prek svojih gostiteljev. Tekmeci navadno širjenje zavirajo, zlasti v smislu zmanjševanja možnosti vzpostavljanja novih populacij, pri čemer so lahko tekmeci domorodne ali celo že invazivne tujerodne vrste. Teoretično širjenje poteka v koncentričnih krogih od mesta vnosa, navadno s konstantno hitrostjo. Preprost model širjenja tujerodne vrste so razvili na primeru širjenja pižmovke (*Ondatra zibethicus*), ki je bila vnesena leta 1905 na Češkem in se je tod postopno razširila po večjem delu Evrope (Mitchell-Jones s sod. 1999), k nam leta 1933 (Kryštufek 1991). Na podlagi teh podatkov je Skellam (1951) izračunal model širjenja pižmovke v Evropi, pri čemer je dobil skoraj popolnoma linearen odnos med časom po vnosu in med kvadratnim korenom površine, ki jo je zajemal areal pižmovke v posameznem letu (slika 9). Kvadratni koren površine pravzaprav nakazuje polmer areala vrste, če bi bil ta krog, linearen odnos pa pomeni konstantno širjenje areala v času. Ta model je bil osnova za nadaljnji razvoj matematičnih modelov za ocenjevanje hitrosti širjenja areala tujerodnih vrst. Na podlagi modelov so potem izračunali hitrost širjenja posameznih vrst, ki je izjemno različna glede na ekološke značilnosti vrst (tabela 5).



Slika 9: Shematski prikaz širjenje območja razširjenosti pižmovke (*Ondatra zibethicus*) v Srednji Evropi (levo) in razmerje med časom in kvadratnim korenom areala vrste v času, ki daje skoraj popolnoma linearen odnos (po Skellam 1951).

Tabela 5: Primerjava hitrosti širjenja areala med vrstami in primerjava med dejanskimi in po modelu ocenjenimi hitrostmi širjenja areala, ki dajejo dokaj veliko verodostojnost modeliranim vrednostim (zbrano v Lockwood s sod. 2007).

Vrsta	Hitrost širjenja (km na leto)	
	Teoretično (model)	Dejansko (v naravi)
Pižmovka (<i>Ondatra zibethicus</i>)	6 do 32	1 do 25
Kapusov belin (<i>Pieris brassicae</i>)	9 do 90	15 do 170
Lepenec vrste <i>Oulema melanopus</i>	1,6 do 1,7	27 do 90
Gobar (<i>Lymantria dispar</i>)	<2,5	3 do 20
Morska vidra (<i>Enhydra lutris</i>)	1,7	1,4
Kuga	720	320 do 650
Virus stekline	70	30 do 60

Širjenje tujerodnih vrst potočnih rakov v Sloveniji in na Hrvaškem

Tujerodne vrste potočnih rakov v Evropi predstavljajo svojevrstni problem, saj ne gre le za močne tekmece domorodnim vrstam, temveč tudi za prenašalce bolezni, npr. račja kuga, ki so dodobra zdesetkale domorodne vrste rakov (Souty-Grosset et al. 2006). V Sloveniji je do danes poznana prisotnost dveh vrst tujerodnih potočnih rakov v prosti naravi, in sicer severnoameriškega signalnega raka (*Pacifastacus leniusculus*) v rekah Muri in Dravi (slika 10; Govedič 2006, neobjav. podatki) in avstralskega rdečeskarjevca (*Cherax quadricarinatus*) v termalni mrtvici Topla pri Čatežu (slika 11; Jaklič in Vrezec 2011). V prihodnosti pa je pričakovati še vsaj trnavca (*Orconectes limosus*), ki se širi gorvodno po Dravi na Hrvaškem proti Sloveniji (Hudina s sod. 2009). Signalni rak je bil v Sloveniji v reki Muri prvič odkrit leta 2003, od koder je prišel s sosednje Avstrije, danes pa se je dolvodno bliskovito razširil s hitrostjo 18 do 25 km na leto do sotočja reke Mure z Dravo na Hrvaškem (Govedič 2006, Hudina s sod. 2009). Obratno se širi trnovec gorvodno po reki Donavi in Dravi z nižjo hitrostjo 2,5 km na leto (Hudina s sod. 2009). Na hitrost širjenja ima vodni tok, abiotski dejavnik, velik vpliv tako v smislu pospeševanja širjenja (signalni rak) kot zaviranja (trnovec). Drugače pa je pri rdečeskarjencu, ki je tropska vrsta in zato omejen na termalno mrtvico, torej mesto vnoša. Abiotski dejavniki preprečujejo tej vrsti širjenje zunaj mrtvice v bližnjo strugo reke Save, saj je populacija vsaj

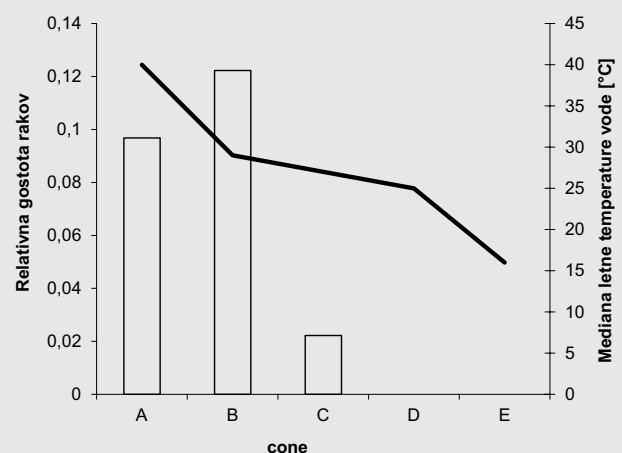
trenutno omejena le na skozi vse leto tople dele mrtvice (slika 12; Jaklič in Vrezec 2011).



Slika 10: Severnoameriški signalni rak (*Pacifastacus leniusculus*) je bil prvič ugotovljen leta 2003 v reki Muri (foto: Al Vrezec).



Slika 11: Tropska vrsta potočnega raka rdečeškarjavec (*Cherax quadricarinatus*) je bila odkrita leta 2009 v termalni mrtvici Topla pri Čatežu (foto: Al Vrezec).



Slika 12: Razporeditev vzpostavljene populacije rdečeskarjevca (*Cherax quadricarinatus*) v termalni mrtvici Topla kaže, da temperatura vode omejuje širjenje vrste v hladnejše dele mrtvice (po Jaklič in Vrezec 2011).

Vplivi tujerodnih vrst na domorodne vrste in ekosisteme

Le tiste tujerodne vrste, ki so prešle vse do sedaj opisane invazijske stopnje, imajo navadno ekološki vpliv na okolje, ki so ga poselile. Ti vplivi pa se odražajo na različnih nivojih in imajo ob tem tudi različne okoljske posledice (Lockwood s sod. 2007).

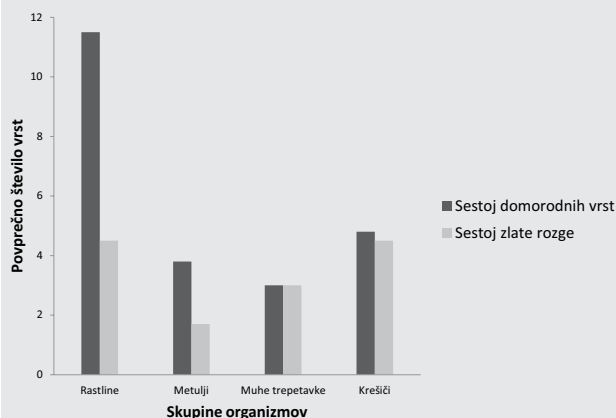
Če izključimo spremenjene medvrstne odnose, ki vplivajo na mehanizme naravnega izbora in s tem spreminjanja genotipa vrst, se **genetski vplivi** tujerodnih vrst odražajo predvsem kot križanja oziroma hibridizacija z domačimi vrstami. V Sloveniji so kot najbolj drastični primeri prenosov ribjih vrst med jadranskim in donavskim povodjem, zaradi česar so se zelo zdesetkale populacije nekaterih domorodnih vrst, denimo soške postrvi (*Salmo marmoratus*) (npr. Ocvirk s sod. 1999).

Tujerodne vrste lahko vplivajo tudi na vedenje, morfologijo in demografske procese domorodnih vrst, zlasti kot odzivi na vnos novih plenilcev in tekmecev. Ti **individualni vplivi** imajo lahko celo pogubne posledice na domorodne vrste, splet interakcij pa se lahko razteza prek več vrst. Primer je tekmovanje med metuljema, tujerodnim gobarjem (*Lymantria dispar*) in tigrastim lastovičarjem (*Papilio canadensis*) (Redman in Scriber 2000). Gre za ekološko podobni vrsti, med katerima se je vzpostavila cela vrsta kompeticijskih posrednih in neposrednih interakcij, kjer vloga dominantnega tekmeca pripada tujerodnemu gobarju. Vrsti si namreč poleg vira hrane, gostiteljskih rastlin, delita še celo vrsto parazitoidov, parazitov in plenilcev. Gobar namreč negativno vpliva na populacijo tigrastega lastovičarja na več načinov: 1: obžiranje listov s strani gobarja znižuje rast in preživetje lastovičarjevih gosenic zlasti zaradi kemičnih odzivov rastlin na predhodno gobarjevo obžiranje; 2: med vrstama poteka parazitsko uravnavano tekmovanje, saj gre za prenos telesnih tekočin iz gobarja na lastovičarja prek poginjenih gobarjevih gosenic (po listju razlite telesne tekočine gobarjevih gosenic so zaradi bakterijskih okužb smrtne za lastovičarjeve gosenice); 3: gosenice lastovičarjev so značilno podvržene večji stopnji plenjenja s strani z gobarjem skupnih parazitoidov, ko so v bližini oziroma simpatriji z gosenicami gobarja. Tako obsežen preplet vzpostavljenih odnosov med tujerodno in domorodno vrsto se lahko odrazi v izrazitih negativnih **populacijskih vplivih**, ki vodijo v zmanjševanje populacije ali celo izumrtje domorodne vrste.

Populacijski vplivi pa so lahko kompleksnejši in širši in se tako odražajo kot vplivi na celotno **zdržbo**. Vplivi so navadno močnejši na zdržbo znotraj istega trofičnega nivoja, na primer med rastlinami, kot pa na zdržbo višjih trofičnih nivojev, čeprav se v manjši meri odražajo tudi tam (Vila s sod. 2011).

Vpliv sestojev tujerodne zlate rozge (*Solidago canadensis*) na zdržbe različnih trofičnih nivojev

V Sloveniji je zlata rozga (*Solidago canadensis*) ena najbolj razširjenih invazivnih vrst rastlin, ki tvori strnjene in skoraj čiste sestoje. Tako bistveno spremeni okolje in s tem vpliva na zdržbo tamkajšnjih domorodnih vrst. V okolici Ljubljane so de Groot s sod. (2007) opazovali, v koliki meri se spremeni vrstna pestrost rastlinske zdržbe in izbranih skupin žuželk, metuljev (Lepidoptera), muh trepetavk (Syrphidae) in pretežno plenilskih hroščev krešičev (Carabidae). Izrazit vpliv se je izkazal predvsem na nivoju rastlinskih zdržb, saj le malo rastlinskih vrstam pravzaprav še uspe preživeti znotraj gostih sestojev zlate rozge. Sprememba rastlinske zdržbe pa se je na višjih trofičnih nivojih odrazila le pri metuljih, ne pa tudi pri preostalih dveh skupinah. Metulji so v splošnem bolj specializirani na posamezne rastlinske vrste, zato ima nanje sprememba sestave rastlinske zdržbe večji vpliv. Drugače pa je pri bolj generalističnih vrstah, npr. muhe trepetavke, in vrstah, ki vsaj prehransko niso neposredno vezane na specifične rastlinske vrste, npr. pretežno plenilski krešiči. To kaže, da so vplivi invazivnih tujerodnih vrst na posamezne dele življenjskih zdržb izjemno raznoliki.

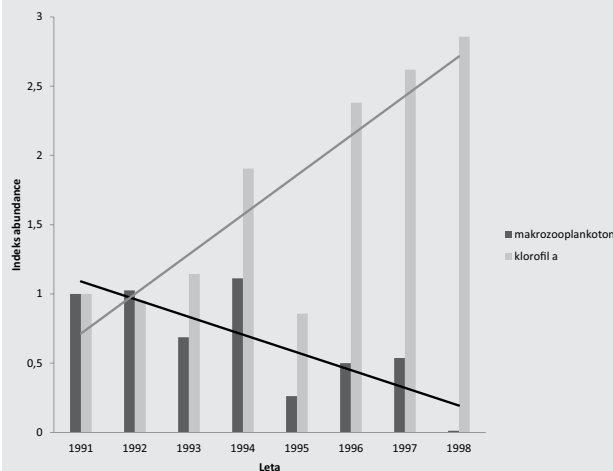


Slika 13: V sestojih zlate rozge (*Solidago canadensis*) se bistveno spremeni vrstna pestrost rastlin, medtem ko so vplivi na zdržbo višjih trofičnih nivojev žuželk različno veliki: metulji (Lepidoptera), muhe trepetavke (Syrphidae) in hrošči krešiči (Carabidae) (prirejeno po de Groot s sod. 2007).

Večji vplivi na zdržbe ali vplivi na ključne vrste v ekosistemi lahko privedejo do sprememb lokalnih ekosistemov in posledično ekosistemskih storitev le-teh. Ti **ekosistemski vplivi** so pogosti na primer v celinskih vodnih ekosistemi, zlasti pri vnosih plenilskih rib.

Sprememba jezerskega ekosistema Dvojnega triglavskega jezera ob vnosu jezerske zlatovčice (*Salvelinus alpinus*)

V našem ravnanju z naravnimi ekosistemi je včasih dovolj že manjša nepremišljena napaka in naredi se nepopravljiva škoda. V primeru oligotrofnih gorskih jezer, na primer v Dolini Triglavskih jezer, je takšna napaka še bolj očitna. V teh jezerih ni rib, saj bi po naravni poti sem stežka prišle, zato se je oblikoval poseben s hranili reven jezerski ekosistem, v katerem so kot končni plenilci prevladovali planinski pupki (*Triturus alpestris*) ali pa celo le majhni ceponožni raki, kakršna je vrsta *Arctodiaptomus alpinus*. Leta 1991 pa so v Dvojno triglavsko jezero vložili ribe, jezersko zlatovčico (*Salvelinus alpinus*). Začetni sicer majhen populacijski zametek je vzpostavil populacijo, ki se je plodila. Tako je jezerski ekosistem dobil nov člen v prehranski verigi, novega končnega plenilca. RIBE so intenzivno plenile v populaciji ceponožnih rakov, kar je povzročilo zmanjšanje populacij teh vrst oziroma celo izumrtje nekaterih ključnih in dominantnih vrst, kot je *A. alpinus*, že dobrih pet let po vnosu rib (Brancelj 1999). Zmanjševanje makrozooplanktonskih vrst pa je povzročilo razrast alg, saj so bili njihovi glavni plenilci, ceponožni raki, odstranjeni iz sistema (slika 14). To je imelo pozneje uničujoče posledice za jezerski ekosistem, ki je prešel iz oligotrofnega v eutrofnega, jezero pa se je začelo zaraščati celo z višjimi vodnimi rastlinami, makrofiti (Leskošek in Brancelj 2009). Gre za najbolj raziskan primer uničenja oziroma drastične spremembe ekosistema pri nas, ki pa še zdaleč ni edini. Samo ribe so na primer zanesle še v celo kopico drugih gorskih jezer.



Slika 14: Upad makrozooplanktona in porast vsebnosti klorofila a v vodi (kazalnik količine alg v vodnem stolpcu) v Dvojnem triglavskem jezeru po vnosu rib v letu 1991. Indeks abundance je standardiziran glede na stanje v letu 1991 (prirejeno po Brancelj 1999).

Uspešni vnosi tujerodnih vrst pa kažejo danes tudi **globalni vpliv**, saj so prav invazivne tujerodne vrste eden od ključnih dejavnikov propadanja svetovne biodiverzitete. Najbolj očitna so izumrtja številnih otoških endemitov. Zares drastičen je primer z majhnega novozelandskega otoka Stephens v Cookovem prelivu, na katerem je le ena sama mačka, ki je prišla na otok s svetilničarjem, opravila s celotno svetovno populacijo majhne ptice, miške pite (*Xenicus lyalli*). Samo v enem letu, 1894, je svetilničarjeva mačka gospodarju znosila vsega 15 teh ptic, ki jih je svetilničar preparirane poslal v muzej v Tringu (Velika Britanija). Še preden je Walter Rothschild novo vrsto opisal, pa je temeljito delo samo ene mačke dokončno opravilo z vrsto (del Hoyo s sod. 2002). Kljub temu pa so Vila s sod. (2011) v metaanalizi vplivov invazivnih tujerodnih rastlin pokazali, da se velikosti vplivov pravzaprav ne razlikujejo med otoki in celinami. Prav tako vsi vnosi niso povzročili upada biotske pestrosti, nekateri so jo celo povečali, kar kljub temu sicer ne moremo šteti za pozitiven vpliv (Sax in Gaines 2003). Med tujerodnimi vrstami so pričakovano najuspešnejše vrste, ki sobivajo z ljudmi, saj je verjetnost uspešnih prenosov in vzpostavitve populacij v novem okolju pri njih večja. Dejansko uspe preživeti vse invazijske stopnje le malo tujerodnih vrst in narejena je bila kopica modelov, kako oceniti delež uspešnih od vseh vnesenih vrst. Ena od ocen je t. i. **pravilo desetih** (*The Tens Rule*), ki trdi, da je na vsaki invazijski stopnji uspešnih le približno 10 % vrst, kar v praksi pomeni ena invazivna vrsta izmed tisoč vnesenih. Izkazalo se je, da ta ocena na palec v mnogih primerih drži, v prav tako mnogih pa tudi ne. Pravilo je treba jemati kot ilustracijo, da je pravzaprav le majhno število vrst sposobnih invazij, ki pa so odvisne od mnogih ekoloških dejavnikov. Tako imamo na nivoju svetovne biodiverzitete na eni strani vrste, ki izgubljajo oziroma izumirajo (npr. endemiti), na drugi strani pa vrste, ki zmagujejo oziroma se širijo (npr. invazivne vrste). Ta pojav so opisali kot proces **biotske homogenizacije** (*biotic homogenization*), ki pomeni izenačevanje favne in flore nekdanje biodiverzitetne različnih območij. Seveda ob tem niso upoštevani drugi vplivi, sta je hibridizacija, lokalni evolucijski razvoj ipd., ki še vedno prispevajo k različnosti lokalnih pestrosti. Vsekakor so raziskave na tem področju danes izjemno intenzivne, ni pa mogoče še jasno opredeliti, kakšni bi bili lahko končni učinki še vedno intenzivnih vnosov tujerodnih vrst na delovanje svetovnih ekosistemov in posledično ekosistemskih storitev (Lockwood s sod. 2007).

S prispevkom sem poskušal predstaviti uvid v trenutno poznavanje procesa invazivnosti tujerodnih vrst in njegovih posledic na podlagi revizije dosedanjega znanja na področju invazijske ekologije (Lockwood s sod. 2007), s primeri in pregledom dosedanjega poznavanja problematike v Sloveniji. Vsekakor se spremembe ekosistemov dogajajo hitreje, kot si to mislimo, in vnosi tujerodnih vrst so le eden od dejavnikov le-teh. Zaradi tega je področje ekosistemskih

raziskav in znanje o ekosistemskih procesih danes ključno za širšo javnost, saj ekosistemske spremembe prinašajo tudi neizogibne spremembe na družbeno-sociološkem področju. Kot smo videli v prispevku, nekaterih procesov, ki smo jih ljudje zakrivali v preteklosti in jih generiramo še danes, ni mogoče popraviti ali vsaj ustaviti, pač pa se bo nanje treba navaditi in se jim prilagoditi. V nasprotnem primeru bo trenutno najbolj invazivna vrsta na planetu v procesu biotske homogenizacije pristala v skupini vrst, ki izgubljajo. Da, tudi ljudje v tem procesu nismo izvzeti!

VIRI

- Brancelj A. (1999): The extinction of *Arctodiaptomus aplinus* (Cladocera) following the introduction of charr into a small alpine lake Dvojno jezero (NW Slovenia). – *Aquatic Ecology* 33: 355–361.
- Broennimann O., Treier U. A., Müller-Schärer H., Thuiller W., Peterson A. T. in Guisan A. (2007): Evidence of climatic niche shift during biological invasion. – *Ecology Letters* 10: 701–709.
- Charles H. in Dukes J. S. (2008): Impacts of Invasive Species on Ecosystem Services. pp. 217–237 V: Nentwig W. (ur.): Biological Invasions. Springer, Berlin.
- Ciglić H. in Šere D. (2004): Pregled pojavljanja tujerodnih rac v Sloveniji. – *Acrocephalus* 25 (121): 79–83.
- Černe A. (1980): Mala divjad. Zlatorogova knjižnica 10, Lovska zveza Slovenije, Ljubljana.
- Černe L. (2000): Ureditelj lovišč in gospodarjenje z malo divjadjo. Zlatorogova knjižnica 26, Lovska zveza Slovenije, Ljubljana.
- DAISIE (2009): Handbook of alien species in Europe. Springer, Knoxville.
- Dolenc B. in Jamnik M. (2009): Invazivne vrste akvarijskih/terarijskih živali in rastlin v slovenskih ZOO trgovinah. Študija v sklopu projekta Tujerodne vrste – prezrta grožnja. Društvo osveščenih akvaristov in vivaristov Akvaviva, Ljubljana. Internetni vir: http://www.tujerodne-vrste.info/publikacije/Zootrgovine_studija.pdf
- Essl F. in Rabitsch W. (ur.) (2002): Neobiota in Österreich. Umweltbundesamt, Wien.
- Geister I. (1995): Ornitološki atlas Slovenije. DZS, Ljubljana.
- Gherardi F., Bertolino S., Bodon M., Casellato S., Cianfanelli S., Ferraguti M., Lori E., Mura G., Nocita A., Riccardi N., Rossetti G., Rota E., Scalera R., Zerunian S. in Tricarico E. (2008): Animal xenodiversity in Italian inland waters: distribution, modes of arrival, and pathways. – *Biological Invasions* 10: 435–454.
- Govedič M. (2006): Potočni raki Slovenije: razširjenost, ekologija, varstvo. Center za kartografijo favne in flore, Miklavž na Dravskem polju.
- Groot M. de, Kleijn D. in Jogan N. (2007): Species groups occupying different trophic levels respond differently to the invasion of semi-natural vegetation by *Solidago canadensis*. – *Biological Conservation* 136: 612–617.
- Hails R. in Timms-Wilson T. (2008): Genetically Modified Organisms as Invasive Species? pp. 293–310. V: Nentwig W. (ur.): Biological Invasions. Springer, Berlin.
- Hoyo J. del, Elliott A. in Sargatal J. (ur.) (2002): Handbook of the Birds of the World. Vol. 7. – Lynx Edicions, Barcelona.
- Hudina S., Faller M., Lucić A., Klobučar G. in Maguire I. (2009): Distribution and dispersal of two invasive crayfish species in the Drava River basin, Croatia. – *Knowl Manag Aquatic Ecosyst* 394–395: 09p1–09p11.
- Jaklič M. in Vrezec A. (2011): The first tropical alien crayfish species in European waters: the Redclaw *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868) (Decapoda, Parastacidae). – *Crustaceana* 84 (5–6): 651–665.
- Jashemski W. F. in Meyer F. G. (2002): The Natural History of Pompeii. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jogan N. (2000): Tuje vrste slovenske flore. pp. 18 V: Jogan N. (ur.): Zbornik izveščkov referatov simpozija Flora Slovenije 2000. Botanično društvo Slovenije, Ljubljana.
- Jogan N. (2001): Gradivo za Atlas flore Slovenije. Center za kartografijo favne in flore, Miklavž na Dravskem polju.
- Jogan N. (2009): Tujerodne rastline v Sloveniji. pp. 11–14 V: Kus Veenvliet J. (ur.): Tujerodne vrste v Sloveniji. Zbornik posveta. Zavod Symbiosis, Grahovo.
- Kalan K., Kostanjšek R. in Trilar T. (2011): A survey of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) distribution in Slovenia in 2007 and 2010. – *Natura Sloveniae* 12 (2): 39–50.
- Krofel M., Cafuta V., Planinc G., Sopotnik M., Šalamun A., Tome S., Vamberger M. in Žagar A. (2009): Razširjenost plazilcev v Sloveniji: pregled podatkov, zbranih do leta 2009. – *Natura Sloveniae* 11(2): 61–99.
- Kryštufek B. (1991): Sesalci Slovenije. Prirodoslovni muzej Slovenije, Ljubljana.
- Kryštufek B. (1999): Osnove varstvene biologije. Tehniška založba Slovenije, Ljubljana.
- Kryštufek B., Hudoklin A. in Pavlin D. (2006): Bober (*Castor fiber*) v Sloveniji. – *Scopolia* 59: 1–41.
- Kryštufek B. in Janžekovič F. (1999): Ključ za določanje vretenčarjev Slovenije. DZS, Ljubljana.
- Kuhar U., Germ M. in Gaberščik A. (2010): Habitat characteristics of the alien species *Elodea canadensis* in Slovenian watercourses. – *Hydrobiologia* 656 (1): 205–212.
- Kus Veenvliet J. (2009): Tujerodne živali v Sloveniji. pp. 15–18 V: Kus Veenvliet J. (ur.): Tujerodne vrste v Sloveniji. Zbornik posveta. Zavod Symbiosis, Grahovo.
- Leskošek T. in Brancelj A. (2009): Pod mirno gladino Dvojnega jezera se spreminja ekosistem. – *Proteus* 71 (10): 398–408.
- Lockwood J. L., Hoopes M. F. in Marchetti M. P. (2007): Invasion Ecology. Blackwell Publishing, Oxford.
- Mitchell-Jones A. J., Amori G., Bogdanowicz W., Kryštufek B., Reijnders P. J. H., Spitzenberger F., Stubbe M., Thissen J. B. M., Vohralik V. in Zima J. (1999): The Atlas of European Mammals. T & AD Poyser Natural History, Academic Press, London.
- Nentwig W. (2008a): Pathways and Animal Invasions. pp. 11–27 V: Nentwig W. (ur.): Biological Invasions. Springer, Berlin.
- Nentwig W. (2008b): Biological Invasions: why it Matters. pp. 1–6 V: Nentwig W. (ur.): Biological Invasions. Springer, Berlin.
- Ocvirk J. (1999): Intenzivna vzreja mladice soške postrvi (*Salmo marmoratus* Cuvier, 1817) za njeno repopulacijo v Sloveniji. – *Ichthyos* 16 (1): 1–11.
- Povž M. (1992): Rdeči seznam ogroženih sladkovodnih rib (Pisces) in piškurjev (Cyclostomata) v Sloveniji. – *Varstvo narave* 17: 51–59.
- Redman A. M. in Scriber J. M. (2000): Competition between the gypsy moth, *Lymantria dispar*, and the northern tiger swallowtail, *Papilio canadensis*: interactions mediated by host plant chemistry, pathogens, and parasitoids. – *Oecologia* 125: 218–228.
- Richardson D. M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M. G., Panetta F. D. in West C. J. (2000): Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. – *Diversity and Distributions* 6(2): 93–107.
- Sax D. F. in Gaines S. D. (2003): Species diversity: from global decreases to local increases. – *TREE* 18 (11): 561–566.
- Skellam J. G. (1951): Random dispersal in theoretical populations. – *Biometrika* 38(1): 196–218.
- Souty-Grosset C., Holdich D. M., Noël P. Y. N., Reynolds J. D. in Hauffner P. (2006): Atlas of Crayfish in Europe. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Šajna N., Haler M., Škornik S. in Kaligarič M. (2007): Survival and expansion of *Pistia stratiotes* L. in a thermal stream in Slovenia. – *Aquat. Bot.* 87 (1): 75–79.
- Tome D. (2006): Ekologija: organizmi v prostoru in času. Tehniška založba Slovenije, Ljubljana.
- Valery L., Fritz H., Lefeuvre J. C. in Simberloff D. (2009): Invasive species can also be native ... – *TREE* 24 (11): 585.
- Vidic J. (1988): Alpski svizec (*Marmota marmota* L. 1758) – kot primer naseljene alohtone vrste v Sloveniji. Magistrsko delo, Biotehniška fakulteta, Univerza Edvarda Kardelja v Ljubljani, Ljubljana.
- Vila M., Espinar J. L., Hejda M., Hulme P. E., Jarošík V., Maron J. L., Pergl J., Schaffner U., Sun Y. in Pyšek P. (2011): Ecological impacts

- of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. – *Ecology Letters* 14: 702–708.
- Vrezec A. (2001): Položaj alohtonih vrst v slovenski avifauni. – *Acrocephalus* 22 (106–107): 69–71.
- Vrezec A. (2006): Ali je vzrok upada populacije jerebice *Perdix perdix* v Sloveniji prikrita kompeticija s fazanom *Phasianus colchicus*? – *Acrocephalus* 27 (128/129): 73–81.
- Vrezec A. (2008): Medvrstni odnosi krojijo strukturo življenjskih združb: večvrstni interakcijski kompleksi v ekosistemi. pp. 29–39 V: Strgulc Krajšek S. in Vičar M. (ur.): Ekosistemi – povezanost živih sistemov, Mednarodni posvet Biološka znanost in družba, Ljubljana, 2. –3. oktober 2008, Zbornik prispevkov. Zavod RS za šolstvo, Ljubljana.
- Vrezec A., Tome D. in Denac D. (2006): Selitev in izjemni selitveni pojavi pri pticah. – *Ujma* 20: 125–136.
- Walther G. R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee I. J. C., Fromentin J. M., Hoegh-Guldberg O. in Bairlein F. (2002): Ecological responses to recent climate change. – *Nature* 416: 389–395.
- Walther G. R., Roques A., Hulme P. E., Sykes M. T., Pyšek P., Kühn I., Zobel M., Bacher S., Botta-Dukat Z., Bugmann H., Czucz B., Dauber J., Hickler T., Jarošík V., Kenis M., Klotz S., Minchin D., Moora M., Nentwig W., Ott J., Panov V. E., Reineking B., Robinet C., Semchenko V., Solaz W., Thuiller W., Vila M., Vohland K. in Settele J. (2009): Alien species in a warmer world: risks and opportunities. – *TREE* 24 (12): 686–693.



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 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 mentor 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-mentor 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 symposium for high school teachers on Biological science and Civics, and is writing a textbook for biology in secondary school as a co-author.

Posodabljanje učnih načrtov kot stalna praksa sodobnih šolskih sistemov

Modernizing Curricula in Terms of Permanent Practice of Contemporary Education Systems

Amalija Žakelj

Vodja Oddelka področnih/predmetnih skupin, Zavod RS za šolstvo
Head of subject/area groups, The National Education Institute
Poljanska 28, Ljubljana, Slovenija
amalija.zakelj@zrss.si



Povzetek: Razvoj kurikula, njegovo stalno spremljanje in posodabljanje je sestavni del šolskega sistema, saj izobraževanje izhaja iz družbenih potreb in se mora odzivati na usmeritve sodobne družbe, v kateri imajo velik pomen znanje in njegovi učinki.

Izpeljana posodobitev učnih načrtov za osnovno šolo in gimnazijo v letu 2008 temelji na smernicah in načelih posodabljanja: aktualizacija ciljev in vsebin glede na razvoj znanosti; odgovornost in samoregulacija šole ter učitelja; fleksibilnost, odprtost in izbirnost učnega procesa; celostni pristop in interdisciplinarno povezovanje; učnocijni in procesno-razvojni pristop načrtovanja. Vse to narekuje potrebe po izobraževanju učiteljev. Program uvajanja posodobljenih učnih načrtov je usmerjen v posodobitev pouka po predmetnih področjih in poteka prek ESS projekta Posodobitev kurikularnega procesa na osnovnih šolah in gimnaziji (2010–2013) in vključuje tri glavna področja: izobraževanje in usposabljanje učiteljev, razvoj didaktič-

nih gradiv in spremljanje učinkov uvajanja.

Temeljito se posodablja je tudi biološka stroka. Osrednja tema letošnjega posveta *Biološka znanost in družba, ki ga leta 2011 organizira Zavod RS za šolstvo* že peto leto zapored, je celostna obravnava procesov na vseh ravneh organizacije žive narave (od celice, organizma, populacije, ekosistemov do ekosfere) in je namenjen izobraževanju in seznanjanju učiteljev biologije, naravoslovnih in družboslovnih predmetov z novostmi v biologiji in družbenim vidikom uporabe biološkega znanja.

Abstract: The development of curriculum, its constant changing and modernisation, is a constituent part of each school system since education is based on social needs and has to respond to the actual modern trends in the society where knowledge and its impact occupy an important place.

The accomplished modernisation of the primary and grammar schools curricula in 2008 was based on the following guidelines and modernisation principles: actualisation of objectives and the contents in reference to the development of science; responsibility and self-regulation of schools and teachers; flexibility, openness and selectiveness of education process; holistic approach and inter-disciplinarian integration; education objective and process developmental approach to planning. All this requires further teacher training and education. The introductory programme for the renovated curricula aims at the modernisation of instruction along different subject areas and has been carried out through the ESS project called »Modernisation of Curricular Processes in Primary and Grammar Schools (2010–2013)«. It consists of three main areas: teachers' education and training, development of didactic materials and monitoring the impact of their introduction.

Also the biological expertise takes part in this through modernisation. The main topic of this year's consultation meeting called »Biological Sciences and the Society« organised in 2011 by the National Education Institute for the fifth time in a row, is a holistic discussion about the processes at all layers of living nature's organisation (from cell, organism, population, ecosystems to ecosphere) and its objective is to educate and to provide the acquaintance of Biology, Science and Social subjects teachers with the novelties in biology and with the social aspect of the implementation of biological knowledge.

Uvod

V zadnjih desetletjih smo priča zelo hitremu razvoju znanosti in naraščanju družbene potrebe tako po splošnem kot tudi po specifičnem znanju posameznih strok in disciplin, zato posodabljanje kurikula postaja stalna praksa razvitih šolskih sistemov. Pri tem se zavedamo, da je vsak šolski sistem, vsak vzgojno-izobraževalni program del določene prostora in časa, da je pod vplivom ideoloških in socialnopolitičnih razsežnosti, ki, kakor pravi Tyler (1949) in za njim še Kelly (1989), izhajajo iz prevladujočega pojmovanja znanja in učenja, narave človeka kot posameznika, človeške družbe in namena izobraževanja (Ivanuš - Grmek, M. et al. 2009).

Biološka stroka ni izjema, prav nasprotno. V razvijajočem se svetu se biološko izobraževanje temeljito posodablja. Posvet *Biološka znanost in družba, ki ga* leta 2011 organizira Zavod RS za šolstvo že peto leto zapored, je namenjen izobraževanju in seznanjanju učiteljev biologije, naravoslovnih in družboslovnih predmetov z novostmi v biologiji in družbenim vidikom uporabe biološkega znanja. Ker je leto 2011 mednarodno leto gozdov, je osrednja tema posveta celostna obravnava povezanosti procesov na vseh ravneh organizacije žive narave (od celice, organizma, populacije, ekosistemov do ekosfere).

Posodabljanje učnih načrtov kot stalna praksa sodobnih šolskih sistemov

Na temelju ugotovitev domačih in mednarodnih raziskav, spremljave pouka in šolske prakse se je leta 2006 začela posodobitev osnovnošolskih in gimnazijskih učnih načrtov. Izpeljana posodobitev temelji na smernicah in načelih posodabljanja (Smernice 2007), na podlagi katerih so bile ponovno premišljene in koncipirane predmetne vertikale od osnovne šole do gimnazije. Načela izpostavljajo sodobne vidike razvoja kurikula: aktualizacijo vsebin glede na razvoj znanosti; odgovornost in samoregulacijo šole ter učitelja; fleksibilnost, odprtost in izbirnost učnega procesa; celostni pristop in interdisciplinarno povezovanje; učinkovit pristop in procesno-razvojni pristop načrtovanja.

Temeljni elementi kurikula so spoznanja o učencu in družbi, nameni in cilji, izbor, obseg in zaporedje učnih vsebin, način izvajanja in evalvacija (Eash, 1991). Vseh pet elementov kurikula je v medsebojni odvisnosti, vsaka sprememba elementa kurikula vpliva na strukturo in delovanje drugih elementov, zato je potrebna medsebojna usklajenost.

Eden od pomembnih konceptov sodobnih usmeritev razvoja izobraževanja je tudi interdisciplinarno povezovanje, ki pa se lahko kakovostno razvija na osnovi usvojenih in razumljenih temeljnih konceptov posameznih disciplin. Poleg konceptualnega povezovanja (povezovanje soro-

dnih pojmov pri različnih predmetih) razvija tudi generične veščine, ki so neodvisne od vsebine in so uporabne v različnih okoliščinah (npr. kritično mišljenje, obdelava podatkov, uporaba IKT itd.).

V smislu vertikalnega povezovanja so bile s posodobitvijo ponovno postavljene predmetne vertikale tako glede hitrosti obravnave kot tudi v smislu nadgrajevanja vsebin, od osnovne šole do gimnazije. Dijaki in dijakinje v gimnaziji pri pouku nadgradijo in poglobijo znanje, ki so ga pridobili v osnovni šoli.

Določitvi učnih načrtov na Strokovnem svetu leta 2008 je sledilo uvajanje posodobljenih učnih načrtov. Najprej, leta 2008, na ravni gimnazije, v šolskem letu 2011/12 pa tudi v osnovno šolo. Implementacijo učnih načrtov in posodobitev gimnazije v širšem smislu izvaja Zavod RS za šolstvo prek nacionalnih in ESS-projektov: Raznoliki pristopi v naravoslovju, Posodobitev gimnazije, Usposabljanje učiteljev za uvajanje posodobitev gimnazijskih programov 2008–2010, Posodobitev kurikularnega procesa na osnovnih šolah in gimnaziji (2010–2013) idr. Slednji v sodelovanju s šolami in učitelji deluje prek mreže 32 predmetnih razvojnih skupin, v katerih so univerzitetni profesorji, srednješolski in osnovnošolski učitelji ter svetovalci Zavoda RS za šolstvo, skupaj več kot 460 strokovnjakov različnih predmetnih področij. Osrednji namen projekta *Posodobitev pouka na osnovni šoli in gimnaziji* je uvajanje posodobljenih programskih elementov, konceptov poučevanja in učenja, spremljanja preverjanja in ocenjevanja v šolsko prakso ter ob tem spodbujanje in poglobljanje nadaljnjega razvoja kurikula (UN) in kurikularnega procesa (pouka) na področju osnovne šole in gimnazije.

Rešitve za vpeljevanje novih znanj v šole niso preproste. Schollaert R. (2006) utemeljuje, da se bodo novosti v šoli uveljavile, če pri implementaciji upoštevamo, za katere vrste sprememb gre. Pri uvajanju sprememb nižjega reda gre za vpeljevanje novosti, ki se bistveno ne razlikujejo od obstoječe prakse (npr. uvedba spremenjene dokumentacije, organizacije pouka idr.) in zato zadostujejo oblike uvajanja, kot so npr.: informiranje z odločitvami nosilcev odločanja na področju izobraževanja, nasveti, pisna priporočila in mnenja, instruktivno svetovanje, konsultacije in svetovalne storitve na šoli.

Spremembe višjega reda pa pomenijo posodabljanje in razvoj kurikula in ne pomenijo le premike v obstoječi praksi, temveč zahtevajo tudi spremembe v prepričanjih (prav tam). Primer take spremembe je lahko vpeljava sodobnega koncepta biološkega izobraževanja. Spremembe višjega reda zahtevajo, da nosilci njihovega vpeljevanja ne le da nadgradijo svoje znanje, temveč tudi prevetirijo svoja prepričanja. Take spremembe od učiteljev zahtevajo: profesionalno in osebno rast, strokovno izpopolnjevanje, pridobivanje spretnosti, razvoj kompetenc, seznanjanje z

novostmi, izmenjavo strokovnih pogledov in izkušenj, seznanitev z novimi koncepti, povezovanje s strokovnjaki iz različnih okolij (domači, mednarodni).

Vse to narekuje potrebe po nadaljevanju strokovnega usposabljanja učiteljev in analiziranju materialnih potreb posameznih šol in šolske klime za uvajanje novosti. Program uvajanja novosti v prakso prek ESS-projekta Posodobitev kurikularnega procesa na osnovnih šolah in gimnaziji (2010–2013) vključuje tri glavna področja: izobraževanje in usposabljanje učiteljev, razvoj didaktičnih gradiv in spremljanje učinkov uvajanja.

Izobraževanje in usposabljanje učiteljev

Vsebine izobraževanj so prilagojene predmetnim področjem, za vse pa velja, da programi vključujejo tako vsebinske kot didaktične novosti posodobljenih učnih načrtov (npr.: primeri obravnave posodobljenih sklopov jezikovnega in književnega pouka; razvijanje digitalne kompetence pri pouku slovenščine; kreativno pisanje pri tujem jeziku – pristop, ki vodi dijaka k jezikovni produkciji; oblikovanje nalog za različne jezikovne zmožnosti; genetika; biološki mehanizmi; eksperimentalno, laboratorijsko in terensko delo pri fiziki, kemiji, biologiji; vzgoja za odgovorno rabo energije; modeliranje, statistika, obdelava podatkov, matematična pismenost; kako učiti učence misliti kritično pri pouku psihologije; psihološki eksperimenti idr.). Teoretična izhodišča izobraževanj so praviloma dopolnjena s primeri dobre pedagoške prakse.

Od leta 2008 do danes je bilo samo za področje biologije izvedenih že več kot sto ur izobraževanja za učitelje, ki je bilo namenjeno uvajanju posodobljenega učnega načrta za biologijo. Podobno tudi za druga predmetna področja. Od leta 2008 do 2010 je bilo v okviru projektov Posodobitev gimnazije in Usposabljanje učiteljev za uvajanje posodobitev gimnazijskih programov 2008–2010 izvedenih več kot 200 seminarjev za učitelje različnih predmetnih področij in več kot deset skupnih posvetov.

Razvoj didaktičnih gradiv

Razvoj didaktičnih gradiv je eno od področij, pri katerem so bile predmetne razvojne skupine v minulem obdobju zelo uspešne. Kot zelo odmeven in v praksi dobro sprejet rezultat projekta lahko štejemo zbirko *Posodobitev pouka v gimnazijski praksi*, ki že v naslovu pove, da je njena uporaba namenjena posodobitvi pouka. Celotna zbirka obsega 25 priročnikov. Nastali priročniki imajo jasno konceptualno zasnovo, ki izhaja iz posodobljenih učnih načrtov za gimnazijo in pomeni paradigmatški premik od poučevanja predmeta k učenju predmeta s poudarjeno vlogo dijaka in njegovega aktivnega spoznavanja. Cilji pouka so usmerjeni k razvijanju kakovostnega znanja, zmožnosti za kritično

mišljenje in (samo)reflektiranje izobraževalnega procesa, v katerega je vključen.

Želje avtorjev publikacij so, da bi pouk v gimnaziji postal za dijake bolj zanimiv, da bi pri njih spodbudili večje zanimanje za aktivno sodelovanje in ustvarjanje učnih procesov ter jim s tem omogočili ustvarjanje trajnega in uporabnega življenjskega znanja. S priročniki smo želeli tudi slediti zahtevi po spremenjeni vlogi učiteljev v sodobni šoli. Zavedamo se, da je njihova vloga v razvijanju znanja velika in hkrati nezamenljiva v procesih načrtovanja, poučevanja, učenja ter vrednotenja dijakovega znanja in razvoja (Žakelj in Borstner 2010).

Projekt Posodobitev kurikularnega procesa na osnovnih šolah in gimnaziji (2010–2013) nadaljuje z aktivnostmi na področju razvijanja didaktičnih gradiv tudi v naslednji perspektivi. Na eni strani želimo preizkusiti uporabno vrednost obstoječih priročnikov, na drugi strani pa jih nadgraditi in dopolniti v skladu s cilji in nameni, ki smo jih zapisali v razvojne programe dela predmetnih razvojnih skupin: razvijanje modelov in pristopov k celostnemu učenju in poučevanju in na dijaka usmerjenega pouka; razvijanje kompleksnih znanj; razvijanje modelov preverjanja in ocenjevanja kompleksnih znanj in razvojno spremljanje učnih dosežkov dijakov; razvijanje (samo)reflektivne vloge učiteljev.

Snovanje novih priročnikov želimo zasnovati tematsko in spodbuditi predmetne razvojne skupine, da svoje aktivnosti usmerijo v razvoj modelov vrednotenja znanja. Povezovalni elementi za delo v predmetnih razvojnih skupinah izhajajo iz skupnih ciljev, ki vključujejo razvijanje različnih didaktičnih pristopov in modelov za preverjanje in ocenjevanje znanja, razvijanje poučevalnih in učnih strategij za dvig kakovosti znanja ter načrtovanje in ocenjevanje kompleksnih znanj.

Spremljanje učinkov uvajanja

Uvajanje teče intenzivno v sodelovanju s šolami in učitelji na različnih ravneh: na ravni šole kot celote, šolskih razvojnih timov in na ravni predmetnih področij. Po treh letih uvajanja ocenjujemo, da sta sodelovanje in odziv šol in učiteljev zelo dobra. V tej smeri z veseljem ugotavljamo pozitivne premike v miselnosti in tudi konkretnih aktivnostih pri uvajanju vsebinskih in didaktičnih novosti posodobljenih učnih načrtov tako med vodstvenimi delavci kot tudi med učitelji gimnazije. Tudi rezultati ciljnoraziskovalnega projekta Načrtovanje vzgojno-izobraževalnega procesa – koncepti načrtovanja kurikula (Ivanuš - Grmek, M. et al. 2009) in prvi rezultati preliminarne spremljave uvajanja posodobljenih učnih načrtov v gimnaziji Zavoda RS za šolstvo, prek anketnih vprašalnikov v sklopu izobraževanja učiteljev, so pokazali, da so najbolj večinsko zaznane pridobitve: upoštevanje sodobnih spoznanj po-

sameznih strok in disciplin, medpredmetno povezovanje, natančen zapis učnih ciljev, sodelovalno učenje, raba različnih učnih metod, oblik in strategij pri pouku, izbirnost ter kot najvišje ocenjena pridobitev raba informacijsko-komunikacijske tehnologije.

Uvajanje sodobnega koncepta biološkega izobraževanja

Tako kot so vsa predmetna področja pri posodabljanju učnih načrtov sledila razvoju strok, je tudi biološka strokovna javnost oblikovala in sprejela sodobni koncept biološkega izobraževanja, ki predstavlja temelj za posodabljanje celotne biološke vertikale. Na podlagi skupnih izhodišč in Smernic posodabljanja (2007) ter z upoštevanjem koncepta biološkega izobraževanja sta bila leta 2008 posodobljena učna načrta za biologijo za osnovno šolo in gimnazijo.

Da je vpeljevanje novih znanj v šole treba načrtovati premišljeno, kažejo izkušnje različnih šolskih sistemov, ki intenzivno iščejo poti, kako čim bolj učinkovito uvajati sodobna spoznanja znanosti. Posamezni šolski sistemi in države pristopajo različno, odvisno od lastnih potreb in razvoja, upoštevajoč kulturni prostor. Npr. na Weizmannovem inštitutu v Izraelu (Moore 2007) so poskusno uvedli pristop, pri katerem so nekatere spremembe vključili v učni proces preprosto, po že ustaljenih pristopih, del učnega programa pa je odprt za najnovejše dosežke znanosti. Raziskovalci na omenjenem inštitutu poudarjajo, da so učni načrti in učbeniki le predmeti, pripomočki, ki bodo slej ko prej zastareli, učitelji pa so živi prenašalci znanja, razmišljanja in navdušenja. Pomembno je spoznanje, da je redno dodatno izobraževanje učiteljev s pomočjo znanstvenikov na inštitutih in univerzah ključen del recepta za izobraževanje učiteljev (prav tam).

Kako dijake zvabiti v obetavno in za razvoj odločilno naravoslovje in tehnologijo?

Eden od načinov je zagotovo privlačnejši pouk. Lahko bi rekli, da so slovenski strokovnjaki, ki skrbijo za razvoj biološkega izobraževanja, pri tem zelo uspešni. Na pobudo Ameriškega fiziološkega društva APS, ki je 2011 razpisalo nagrado za inovacije in učinkovito uporabo tehničnih sredstev pri pouku fiziologije, poimenovano po profesorju Tonyju Mucknightu (ADInstruments Macknight Progressive Educator Award), se je odzval tudi oddelek za biologijo ljubljanske biotehniške fakultete v Ljubljani. Profesor dr. Gregor Belušič je bil prvi, ki je leta 2011 prejel nagrado Ameriškega fiziološkega društva APS za inovacije (Rogelj Petrič 2011).

Glede na to, da predmetna razvojna skupina pri Zavodu RS za šolstvo ves čas intenzivno sodeluje z univerzitetnimi in intenzivno spremlja razvoj biološke znanosti, ni

naključje, da sta v priročniku za biologijo, ki je izšel leta 2011 v zbirki Posodobitev pouka v gimnazijski praksi, objavljena tudi primera praktičnega dela Pojoča voščilnica in kardiovaskularni sistem ter Refleksi in reakcijski časi dr. Gregorja Belušiča, ki sta bila, kot rečeno, leta 2011 nagrajena z nagrado Ameriškega fiziološkega društva za inovacije pri poučevanju fiziologije ADInstruments Macknight Progressive Educator Award.

Priročnik z naslovom *Posodobitev pouka v gimnazijski praksi*, *Biologija* zajema vsebinska poglavja: Raziskovanje in poskusi, s poudarkom na načrtovanju biološkega eksperimentalnega dela ter predstavitev terenskega dela, Zgradba in delovanje celice, Delovanje katalizatorjev, Vpliv temperature in koncentracije substrata na delovanje encima Katalaze, Vpliv koncentracije substrata na hitrost encimske reakcije, Sinteza beljakovin, Biotehnologija in mikrobiologija, Kruh in jogurt, Kisanje mleka, Skrivnosti tropskega deževnega gozda, Zgradba in delovanje organizmov, Agava pod drobnogledom, Refleksi in reakcijski časi, Pojoča voščilnica in kardiovaskularni sistem, Aktivnost skeletnih mišic, Orientacija v prostoru s pomočjo zvoka – ehlokacija, Vpliv svetlobe na rastline.

Priročnik sledi najnovejšim spoznanjem biološke stroke. Avtorji želijo, da bi pouk biologije postal za dijake zanimiv in da bi pri njih spodbudili čim večje zanimanje za naravoslovne znanosti.

Sklep

Proces posodabljanja teče pri vseh predmetih. Razlike med predmeti izvirajo iz predmeta preučevanja, metodologije, filozofije in dinamike razvoja njihovih matičnih strok. V šolski praksi se to odraža tudi v različnih pristopih, metodikah in specialnih didaktikah ter razvojnih potrebah po posodabljanju vsebinske strukture predmetov (Vičar 2010). Uresničevanje sodobnega izobraževanja bo v praksi uspešno, če bomo uspeli zagotoviti dostop do ustreznega izobraževanja učiteljev in uresničiti razvojne projekte na področju predmetnih didaktik. Učinki uvajanja novosti in posodabljanja pouka bodo večji, če bomo znali splošne stvari prikazati na konkretnih primerih, saj splošno ne more brez posebnega.

Naj sklenemo s pogledom naprej, s ciljem, ki smo si ga na Zavodu RS za šolstvo zastavili za naslednje obdobje, to je z uvajanjem posodobljenih učnih načrtov v osnovno šolo. Z neposrednim uvajanjem smo začeli že v tem šolskem letu 2011/12 in bomo nadaljevali v naslednjih letih. Ob tej priložnosti se zahvaljujemo univerzitetnim profesorjem, učiteljem in svetovalcem Zavoda RS za šolstvo, ki so sodelovali pri posodabljanju učnih načrtov, saj brez njih zagotovo ne bi mogli izpeljati tako obsežnega projekta, kot je posodobitev učnih načrtov v osnovni šoli.

Literatura

- Eash M. J. (1991): Curriculum Components. V: Lewy (ur.), The International Encyclopedia of Curriculum. Oxford, New York: Pergamon Press, str. 67–69.
- Ivanuš - Grmek M., Bakračević Vukman K., Cencič M., Čagran B., Javornik Krečič M., Schmidt M., Žakelj A. (2009): *Načrtovanje vzgojno-izobraževalnega procesa – koncepti načrtovanja kurikula : zaključno poročilo ciljno raziskovalnega projekta : (ciljni raziskovalni projekt V5-0437 v okviru Ciljnega raziskovalnega programa »Konkurenčnost Slovenije 2006–2013«, ki sta ga financirala Javna agencija za raziskovalno dejavnost RS in Ministrstvo za šolstvo in šport)*. Maribor: Pedagoška fakulteta.
- Kelly A. V. (1989): The Curriculum. Theory and Practice. London: Paul Chapman Publishing Ltd.
- Moore A. (2007): Biology education in a rapidly changing scientific and socio-economic context. V: Strgulc - Krajšek S. (ur.), Popit T. (ur.), Vičar M. (ur.), Barle A. (ur.), Schrader Š. Mednarodni posvet Biološka znanost in družba = Conference on Bioscience and Society, October 4–5, 2007, Ljubljana, Slovenia. *Genialna prihodnost – genetika, determinizem in svoboda : zbornik prispevkov : proceedings*. 1. natis. Ljubljana: Zavod RS za šolstvo.
- Rogelj Petrič S. (2011): Od pojoče voščilnice prek prstnega utripa do mednarodne nagrade. Delo, 30. junij, 2011.
- Schollaert R. (2006): Pomen sprememb v izobraževanju. V: Sentočnik S., Schollaert R., Jones J., Coffey S., Bizjak C., Rupnik Vec T., Rupar B., Pušnik M. *Vpeljevanje sprememb v šole : konceptualni vidiki*. 1. izd. Ljubljana: Zavod Republike Slovenije za šolstvo.
- Smernice, načela in cilji posodabljanja učnih načrtov (2007). Ljubljana: Zavod RS za šolstvo. <http://www.zrss.si/default.asp?link=predmet&tip=42&pID=164&rID=1466>
- Tyler R. W. (1949): Basic Principles of Curriculum and Instruction. Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Vičar M. (2010): Evalvacijska raziskava med učitelji o izsledkih mednarodnega posveta biološka znanost in družba glede teme »biotska raznovrstnost in družba. Ljubljana: Zavod Republike Slovenije za šolstvo.
- Žakelj A., Borstner M. (2010): Zbirka Posodobitve pouka v gimnazijski praksi. *Zbornik povzetkov*, (Projekt Posodobitev gimnazije, Podprojekt Posodobitev učnih načrtov: vpeljevanje in spremljanje ter usposabljanje učiteljev). 1. izd. Ljubljana: Zavod RS za šolstvo.



Amalija Žakelj je profesorica matematike. Magistrirala je z magistrskim delom Lakunarne Fourierove vrste na Oddelku za matematiko Fakultete za naravoslovje in tehnologijo Univerze v Ljubljani. Leta 2004 je doktorirala z disertacijo Procesno-didaktični pristop in razumevanje matematičnih pojmov na Oddelku za psihologijo Filozofske fakultete Univerze v Ljubljani. Na Zavodu RS šolstvo je vodja Oddelka področnih/predmetnih skupin. Razvojno-raziskovalno področje, na katerem deluje, je razvoj in posodabljanje kurikula, učnih načrtov, razvoj didaktičnih gradiv in izobraževanje učiteljev. Pedagoško delo opravlja na Pedagoški fakulteti Univerze na Primorskem v Kopru. Je habilitirana docentka za področje matematično izobraževanje in didaktika matematike na Univerzi na Primorskem.

Amalija Žakelj is a lecturer of Mathematics. She passed her master's degree by defending her master thesis »Lacunary Fourier Series« at the Department of Mathematics of the Faculty of Natural Sciences and Technology at the University of Ljubljana. In 2004 she obtained her doctorate degree by successfully defending her doctorate dissertation entitled »The Process-Didactic Approach to the Understanding of Mathematical Concepts« at the Department of Psychology, Faculty of Arts at the University of Ljubljana.

At present she is the Head of subject/area groups at the National Education Institute.

The research-development area that she is active nowadays is the development and modernisation of curricula, development of didactic materials and education and training of teachers.

She performs her pedagogical activities at the Faculty of Education of the Univerza na Primorskem (University of Primorska).

She occupies the position of habilitated assistant professor for Mathematic Education and for Mathematic Didactics at the Univerza na Primorskem (University of Primorska).

PROGRAM

PROGRAMME

Četrtek, 6. oktober 2011		Thursday, October 6, 2011
7.30–8.45	<i>Registracija</i>	<i>Registration</i>
9.00–9.30	Pozdravni nagovor: Gregor Mohorčič, direktor Zavoda RS za šolstvo Igor Lukšič, minister za šolstvo in šport ter za visoko šolstvo, znanost in tehnologijo Nagovor častnega pokrovitelja posveta: Danilo Türk, predsednik Republike Slovenije	Welcome address: Gregor Mohorčič, the Director of the National Education Institute of Slovenia Igor Lukšič, minister of Education and Sport and Higher Education, Science and Technology Opening speech by the patron of the Symposium: Danilo Türk, the President of the Republic of Slovenia
9.30–10.10	Frances Ashcroft : Iskra življenja	Frances Ashcroft : The Spark of Life
10.10–10.50	<i>Odmor za kavo</i>	<i>Coffee break</i>

	Tematski sklop I:	Session I:
	Evolucija spleta celičnih procesov	Evolution of the web of cellular processes
	<i>Povezovalka: Nina Gunde Cimerman</i>	<i>Chair: Nina Gunde Cimerman</i>
10.50–11.30	Kepa Ruiz-Mirazo : »Avtonomija protocelic«: povezovanje procesov s samoustvarjanjem meja	Kepa Ruiz-Mirazo : »Proteocell autonomy«: linking processes through self-made boundaries
11.30–11.55	Nina Gunde Cimerman : Prilagoditve gliv na izjemno visoke koncentracije soli	Nina Gunde Cimerman : Fungal adaptation to extremely high salt concentrations
11.55–12.20	Dušan Turk : Proteini – nosilci življenja	Dušan Turk : Proteins, life carriers
12.20–13.30	<i>Odmor za kosilo</i>	<i>Lunch break</i>

	Tematski sklop II:	Session II:
	Učinki celičnih procesov v mnogoceličnih organizmih	The effects of cellular processes in the multicellular organisms
	<i>Povezovalac: Marjan Slak Rupnik</i>	<i>Chair: Marjan Slak Rupnik</i>
13.30–14.10	Patrick Collombat : Regeneracija β -celic v trebušni slinavki miši	Patrick Collombat : β -cell regeneration in the mouse pancreas
14.10–14.50	Victor P. Shcherbakov : Spolno razmnoževanje kot sodelovanje	Victor P. Shcherbakov : Sexual reproduction as cooperation
14.50–15.15	Jerneja Ambrožič Avguštin : Razvoj rezistenc (odpornosti) proti antibiotikom	Jerneja Ambrožič Avguštin : Development of antibiotic resistance

15.15– 16.00	<i>Odmor za kavo</i>	<i>Coffee break</i>
16.00–16.15	Gregor Belušič: Krog sklopljene zaznave in odziva	Gregor Belušič: The cycle of perception-action coupling

16.15–17.40	Okrogla miza	Round-table discussion
	<i>Povezovallec:</i> Gregor Belušič	<i>Chair:</i> Gregor Belušič
	Victor P. Shcherbakov, Frances Ashcroft, Kepa Ruiz-Mirazo, Nina Gunde Cimerman, Marjan Slak Rupnik, Patrick Collombat	Victor P. Shcherbakov, Frances Ashcroft, Kepa Ruiz-Mirazo, Nina Gunde Cimerman, Marjan Slak Rupnik, Patrick Collombat

18.00–20.00	Slovesni večer	Conference evening
	<i>Povezovalka:</i> Jerneja Ambrožič Avguštin	<i>Chair:</i> Jerneja Ambrožič Avguštin
	Alenka Gaberščik (predsednica društva biologov Slovenije): podelitev nagrad za dosežke na mednarodni biološki olimpiadi iz znanja biologije	Alenka Gaberščik (President of Biological Society of Slovenia): Awards for secondary school students participating at the International biology Olympiad
	Glasbeni program: operni dueti, Petra Vrh Vrezec , sopran, Al Vrezec , bariton, Nataša Valant , klavir	Musical performance: opera duets, Petra Vrh Vrezec , soprano, Al Vrezec , baritone, Nataša Valant , piano
	<i>Pogostitev</i>	<i>Dinner</i>

Petek, 7. oktober 2011		Friday, october 7, 2011
	Tematski sklop III:	Session III:
	Soodvisnost biotskih procesov v ekosferi	Interdependence of biotic processes in the ecosphere
	<i>Povezovallec:</i> Al Vrezec	<i>Chair:</i> Al Vrezec
9.00–9.25	Marjana Regvar in Katarina Vogel Mikuš: Primarna produkcija s perspektive rastlin	Marjana Regvar in Katarina Vogel Mikuš: Primary production from a plant's perspective
9.25–10.05	Heikki Setälä: Dinamika gozdne prehranske mreže s poudarkom na življenjski združbi tal	Heikki Setälä: Forest food web dynamics with special emphasis on soil biota
10.05–10.45	<i>Odmor za kavo</i>	<i>Coffee break</i>
10.45–11.10	Marko Debeljak: Gozdovi v svetu in Sloveniji	Marko Debeljak: Forests in the world and Slovenia
11.10–11.35	Ivan Kreft: Možnosti vpliva gensko spremenjenih (transgenih) organizmov na ekosisteme	Ivan Kreft: Possible impact of transgenic organisms on ecosystems

	Tematski sklop IV:	Session IV:
	Povezanost biotskih in družbenih procesov	Interdependence of biotic and social processes
	<i>Povezovalka:</i> Andreja Barle Lakota	<i>Chair:</i> Andreja Barle Lakota

11.35–12.15	Margaret McCarthy: Spolne razlike v možganih: Dejstvo ali izmišljotina?	Margaret McCarthy: Sex differences in the brain: Fact or fiction?
12.15–13.15	<i>Odmor za kosilo</i>	<i>Lunch break</i>
13.15–13.40	Jože Vogrinc: Sprejemanje novih znanj o realnem svetu in spreminjanje razmišljanja v kulturnem kontekstu	Jože Vogrinc: Acceptance of new knowledge about real world and change of thinking in cultural context
13.40–14.05	Jože Trontelj: Znanje kot družbena vrednota. Pogled iz medicine	Jože Trontelj: Knowledge as a societal value. Perspectives from medicine
14.05–14.30	Andreja Barle Lakota: Pravica do javne rabe uma	Andreja Barle Lakota: Is public use of intellect out of fashion?
14.30–15.10	<i>Odmor za kavo</i>	<i>Coffee break</i>
15.10–15.25	Al Vrezec: Invazijski proces tujerodnih vrst s primeri iz Slovenije	Al Vrezec: Invasive process of non-native species with examples from Slovenia

15.25–17.00	Okrogla miza	Round-table discussion
	<i>Povezovallec: Al Vrezec</i>	<i>Chair: Al Vrezec</i>
	Jože Trontelj, Margaret McCarthy, Jože Vogrinc, Ivan Kreft, Heikki Setälä, Andreja Barle Lakota, Gregor Majdič	Jože Trontelj, Margaret McCarthy, Jože Vogrinc, Ivan Kreft, Heikki Setälä, Andreja Barle Lakota, Gregor Majdič
17.00	Amalija Žakelj: Posodabljanje učnih načrtov kot stalna praksa sodobnih šolskih sistemov	Amalija Žakelj: Modernizing curricula in terms of permanent practice of contemporary education systems

