

ORGANIZMI KOT ŽIVI SISTEMI

Mednarodni posvet Biološka znanost in družba

Ljubljana, 21.–22. oktober 2010
Zbornik prispevkov

ORGANISMS AS A LIVING SYSTEMS

Conference on Bioscience and Society

October 21–22, 2010, Ljubljana, Slovenia
Proceedings

BIOSCIENCE
AND
SOCIETY



BIOLOŠKA
ZNANOST
IN DRUŽBA

The National Education Institute
Ministry of Education and Sport
Physiological Society of Slovenia
Biological Society of Slovenia
University of Ljubljana, Biotechnical Faculty,
Department of Biology

Zavod Republike Slovenije za šolstvo
Ministrstvo za šolstvo in šport
Slovensko fiziološko društvo
Društvo biologov Slovenije
Oddelek za biologijo Biotehniške fakultete
Univerze v Ljubljani

Organizmi kot živi sistemi

Mednarodni posvet Biološka znanost in družba

Ljubljana, 21.–22. oktober 2010

Zbornik prispevkov

Organisms as a Living Systems

Conference on Bioscience and Society

October 21–22, 2010, 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 / Physiological Society of Slovenia

Društvom biologov Slovenije / Biological Society of Slovenia

Oddelkom za biologijo Biotehniške fakultete Univerze 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 Rupnik, Univerza v Mariboru, Medicinska fakulteta, Inštitut za fiziologijo / University of
Maribor, Faculty of Medicine, Institute of Physiology

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

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

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

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

Ostali člani / Other members:

Matija Gogala, Slovenska akademija znanosti in umetnosti / Slovenian Academy of Sciences and
Arts

Eva Jablonka, Univerza v Tel-Avivu / Tel-Aviv University

Jože Vogrinc, Univerza v Ljubljani, Filozofska fakulteta / University of Ljubljana, Faculty of Arts

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

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

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

Avtorji prispevkov / Authors

Andraž Stožer, Dean Korošak, Gregor Zupančič, Marjan Rupnik, Marko Debeljak, Benjamin Podbilewicz,
Robert Zorec, Aleš Kladnik, Alojz Ihan, Eva Jablonka, Maja Gašperšič, Eörs Szathmáry, Matija Gogala, Oren
Harman, Jože Trontelj, Renata Salecl, Liv Sissel Grønmo, Andreja Barle Lakota, Boris Sket

Uvodniki / Leading articles

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

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

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

Strokovni pregled / Reviewers

Gregor Zupančič, Marjan Rupnik, Jože Vogrinc, Marija Štefančič, Matija Gogala, Barbara Vilhar, Nejc Jogan, Al Vrezec, Andrej Čokl, Tanja Popit, Jerneja Ambrožič Avguštin

Prevodi / Translators

Jure Jugovic, Simona Strgulc Krajšek, Barbara Vilhar, Jerneja Ambrožič Avguštin, Gregor Zupančič, Gorazd Avguštin

Urejanje / Editors

Simona Strgulc Krajšek, Minka Vičar

Jezikovni pregled / Proofreader

Tine Logar

Izdal in založil / Publisher

Zavod RS za šolstvo

Predstavnik / Represented by

Gregor Mohorčič

Urednica založbe / Editor of the Publishing Centre

Andreja Nagode

Oblikovanje ovitka / Designer

Darko Birsa

Tisk / Print

Present, d. o. o.

Naklada / Printrun

600 izvodov / copies

Prva izdaja, prvi natis / First Edition

Ljubljana, 2010

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

573.7(082)

MEDNARODNI posvet Biološka znanost in družba (2010 ; Ljubljana)

Organizmi kot živi sistemi : zbornik prispevkov = Organisms as a living systems : proceedings / Mednarodni posvet Biološka znanost in družba, Ljubljana, 21.-22. oktober 2010 = Conference on Bioscience and Society, October 21-22, 2010, Ljubljana, Slovenia ; [organizatorji Zavod RS za šolstvo ... [et al.] ; avtorji prispevkov Denis Noble ... [et al.] ; uvodniki Danilo Türk ... [et al.] ; prevodi Barbara Vilhar, Jerneja Ambrožič, Simona Strgulc Krajšek ; urejanje Simona Strgulc Krajšek, Minka Vičar]. - 1. izd., 1. natis. - Ljubljana : Zavod RS za šolstvo, 2010

ISBN 978-961-234-919-6

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

252771328

© Zavod Republike Slovenije za šolstvo, 2010

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
Gregor Mohorčič:	Uvodni nagovor / Preface	10
Minka Vičar:	Uvod / Introduction	11

Organizmi kot živi sistemi / Organisms as living systems

Andraž Stožer:	Profesor Denis Noble, komtur viteškega reda Britanskega imperija, član Kraljevega združenja, član Akademije medicinskih znanosti, častni član Kraljevega zdravniškega združenja / Professor Denis Noble, CBE, FRS, FMedSci, FRCP (Hon).	13
Dean Korošak:	Mreže in samoorganiziranost v bioloških sistemih / Networks and self-organization in biological systems	15
Gregor Zupančič:	Kako živčna celica obdeluje informacije / How does a nerve cell process information	19
Marjan Rupnik:	En gram na liter ali po potrebi tudi več / One gram per liter or more when needed	24
Marko Debeljak:	Pomen sistemske obravnave kompleksnih živih sistemov za trajnostni razvoj / The importance of systems approach to complex living systems for sustainable development	28

Ontogenetski razvoj / Ontogenetic development

Benjamin Podbilewicz:	Kako celice oblikujejo organe / How cells form organs	33
Robert Zorec:	Biologija staranja / Biology of ageing	38
Aleš Kladnik:	Kako nastane seme in zakaj pri tem celice tudi umirajo / How the plant seed develops and why the cells also need to die	42
Alojz Ihan:	Razvoj imunskega sistema pri otroku in upadanje imunosti pri staranju / Development of immune system in child and immunosenescence in aged	47

Vedenje živali / Animal behaviour

Eva Jablonka:	Živalske tradicije / Animal traditions	57
Maja Gašperšič:	Materialna kultura savanskih šimpanzov (<i>P. t. verus</i>) v Senegalu / Material culture of savanna chimpanzees (<i>P. t. verus</i>) in Senegal	62
Eors Szathmari:	Evolucija jezika / Evolution of language	72
Matija Gogala:	Sporazumevanje živali s pomočjo zvoka / Acoustic communication in animals	79

Biologija in družba / Biology and society

Oren Harman:	Cena altruizma in omejitve znanstvenih raziskav / The price of altruism, and the limits of scientific inquiry	84
Jože Trontelj:	O dvojni rabi biologije in medicine: žlahtnenje človeka / Dual use of biology and medicine - 'human enhancement'	87

Renata Salecl:	Perfektna prihodnost - nove in stare mitologije nadzora nad telesom, smrtjo in reprodukcijo / Future perfect - new and old mythologies of control of the body, death and reproduction	90
Liv Sissel Grønmo:	Kam je šlo vse znanje? / Where has all the knowledge gone?	94
Andreja Barle Lakota:	O površinskih formah oropanih svojega jedra (kot npr. kava brez kofeina ali šola brez znanja) / Superficial forms robbed of their essence (coffee without caffeine or school without knowledge)	100

Odmev / Response

Boris Sket:	Diverziteta v pogledih na filogenetiko. (Odmev na nek 'sistematski pogled') / Diversity of views on the phylogenetics. (A response to a 'systematic perspective') . .	109
--------------------	---	-----

UVODNI NAGOVOR ČASTNEGA POKROVITELJA POSVETA

Danilo Türk, predsednik Republike Slovenije



Letošnji mednarodni posvet Biološka znanost in družba poteka v mednarodnem letu biotske raznovrstnosti 2010. Biotska raznovrstnost tvori dinamično mrežo procesov, v kateri organizmi vzdržujejo razmere za življenje na Zemlji kot biogenem planetu. V biosferi kot najvišji integracijski ravni življenja ta mreža procesov zagotavlja pretok energije in kroženje snovi ter vzdržuje sestavo zraka, kroženje in zadrževanje vode, sooblikuje podnebje, vpliva na temperaturo, nastajanje in zadrževanje tal, proizvaja hrano, surovine ter opravlja mnoge druge funkcije.

Tako kot vsi drugi organizmi je človek del te kompleksne mreže življenja in enako kot drugi organizmi s svojim delovanjem vpliva na procese v njej. Za razliko od drugih organizmov s stihijsko uporabo tehnološkega razvoja povzroča vedno hitrejše in obsežnejše spremembe. Ko uničuje ekosisteme, za vedno uniči ogromno omrežja medsebojnih vplivov med vrstami. Pri tem se ne zaveda nepovratnih posledic ravnanja, s katerim za vedno

uničuje veliko več biodiverzitete, kot je poznamo. Z uničevanjem habitatov in celotnih ekosistemov povzroča večjo hitrost izumiranja vrst, kot je bila povprečna naravna hitrost v preteklosti, zato že govorimo o biodiverzitetni krizi.

Tudi s stihijskim premeščanjem in vnašanjem organizmov iz različnih ekosistemov v okrnjene antropogene sisteme človek veča motnje v integriteti procesov biosfere. Populacije premeščenih skupin organizmov niso sobivale in niso imele daljšega skupnega vzajemnega koevolucijskega razvoja, zato nimajo takšne funkcionalnosti kot življenjske združbe naravnih ekosistemov. V nefunkcionalnih ostankih okrnjenih naravnih ekosistemov, pogosto poimenovanih okolje, pa človek z biocidi in drugimi posegi preprečuje razvoj življenjskih združb. Poleg onesnaževanja s tem dodatno siromaši mrežo procesov v biosferi, ki so ključnega pomena za naše preživetje.

Kljub prehodu znanosti na sistemski pristop ter velikemu napredku v razumevanju razvoja in delovanja živih sistemov, vključno z biosfero, politike pretežno podpirajo enostransko iskanje tehničnih rešitev za trajnostni razvoj. Trajnosten razvoj se tako udejanja bolj kot priložnost za iskanje in trženje dodatnih virov energije ter parcialnih tehnoloških aplikacij za industrijo in komunalne storitve v enklavah okrnjenih antropogenih okolij. Obenem se s takšno prakso utrjuje iluzijo o superiornosti človeka nad naravo. V senci iskanja tehničnih aplikacij, ki ne morejo nadomestiti razvoja in delovanja biosfere, pa se nemoteno nadaljuje izjemno obsežno uničevanje ekosistemov, ki pogloblja biodiverzitetno krizo.

Biosfera je neprecenljiva dediščina in ne more postati izprazen poligon za brezmejni kratkoročni pohlep izbrancev. Ohranjanje naravnih ekosistemov je nujno za zaustavitev poglobljanja biodiverzitetne krize oziroma ohranitev naših življenjskih razmer. Poleg parcialnih izboljšav na področju industrije in komunalnem področju, ki zmanjšujejo onesnaževanje, bo v antropogenih okoljih tudi nujno treba povečevati delež sonaravnih življenjskih združb in s tem ublažiti siromašenje funkcij biosfere.

Ohranjanje kakovosti človeškega življenja nima cene. Če ga hočemo ohraniti, mu moramo ohraniti pogoje za življenje in svobodo, ki jo izbira z znanjem in razmišljanjem.

Človek je zelo podoben drugim primatom. Od njih nas najbolj ločujejo kulturna evolucija, razvoj umskih sposobnosti in moralnost.

Biodiverziteta človeške populacije poleg genetskega vključuje tudi negenetski vidik človeške raznolikosti. Naše vedenje in izražanje genov potekata v kontekstu naravnih in kulturnih sistemov. Evolucija človeške kulture se razlikuje od drugih

mehanizmov biološke evolucije po prenosu informacij prek simbolnega sporazumevanja. Genetski in simbolni sistem informacij sta si podobna v tem, da so informacije kodirane in jih je mogoče prevajati. Simbolni sistemi so izjemno zmogljivi zaradi mnogih možnosti prevajanja informacij in kombiniranja za ustvarjanje smiselnih simbolnih informacij, ki se nanašajo na sedanost prihodnost. Prenašamo jih lahko med vrstniki in od odraslih na mlade.

Trenutno modni pristopi evolucionističnih psihologov pogosto zajemajo samo genetski vidik ali pa na kulturno evolucijo gledajo samo z vidika tekmovanja med enotami kulture. Skrajni evolucionistični psihologi celo skušajo splošno človeško vedenje pripisati le genetsko zapisanim psihološkim mehanizmom ter znanje in kulturo pojasniti kot prirojena značilna psihološka mehanizma, ki naj bi se oblikovala v naravnem izboru. Pri tem zanemarjajo moč kulturne evolucije ter izjemno raznoliko ekološko in družbeno okolje, širši družboslovni pristop pa označujejo kot staromodni.

Naša miselnost in oblike vedenja so zelo odvisne od kompleksnega družbenega in kulturnega okolja, v katerem se učimo. Zato je treba upoštevati tudi močan vpliv kulturne evolucije. Ravno tako ne smemo zanemariti učinkovitosti simbolnega sistema in njegove zmogljivosti. Poleg tega je treba upoštevati še ontogenetski razvoj, razum in domiselnost ljudi, njihovo zavedanje o prihodnjih potrebah ter sposobnost, da se o tem dogovarjajo. Človeškega vedenja ne moremo gledati na primer samo z vidika, kdo ima korist. Iz tragičnih posledic v zgodovini smo se naučili, da enostranske domneve in trditve kljub strokovni vprašljivosti in moralni nesprejemljivosti lahko preidejo v prikrito rabo za potrebe ideologij (na primer evgenika, lisenkizem, razizem, šovinizmi ...).

Enostranske razlage, ki jih ponuja skrajna evolucionistična psihologija, bi lahko vodile v zlorabe, zmanjševanje pomena svobodne volje in samozavedanja. Zato glede na možnost preverjanja hipotez in iskanja znanstvenih dokazov nikoli ni odveč vprašanje, kaj sodi v domeno znanosti ter na katera vprašanja lahko in na katera ne more odgovoriti npr. evolucionistična psihologija ali sociobiologija.

S podrejanjem znanosti in siljenjem znanja na trg se siromaši razvoj bazične znanosti in našega družbenega sklada znanja. V novo preobleko prikrita ideologija se lahko prenese na psevdoznanosti, ki prehitro brez argumentov dela želene sklepe, bazična znanost in splošna izobrazba pa lahko postaneta neželeni strošek, ker ne proizvajata za trg.

S siljenjem kulture v homogenizacijo, standardizacijo in unifikacijo se večja hitro uničevanje biodiverzitete, vključno z upadanjem kulturne raznolikosti človeštva. Peščica, ki ima moč, tako laže in hitreje uničuje ogromne površine ekosistemov ali izpelje neodgovorno vpeljevanje novih tveganih tehnologij brez širšega družbenega soglasja.

Od družbenega učenja pri živalih se naš simbolni sistem razlikuje po namenskem poučevanju v šolah in drugih ustanovah. Javni šolski sistem mora temeljiti na znanstvenih temeljih za prepoznavanje in preprečevanje uporabe psevdoznanosti za zlorabe in manipulacije. Tako na primer kreacionizem ali prikriti kreacionizem (zamisel o »inteligentnem načrtu«) nima mesta v javni šoli. S poskusi mešanja znanstvenega dojetja realnega sveta z mitološkim – na primer kreacionisti skušajo obiti prepričljive znanstvene dokaze o obstoju evolucije. Človek sicer v razmišljanju o nematerialnih zadevah uporablja tudi mitološke oblike mišljenja, simbole, obrede in bajke, katerih namen pa ni pojasnjevanje realnega sveta in nimajo vpliva na znanstvene resnice.

Zelo pomembno varovalo pred vdorom neznanstvenih vsebin v javne šole predstavlja široko splošno znanje o kompleksnem realnem svetu, na temelju katerega razvijamo kritično mišljenje. Razlikovanje med evolucionistično teorijo in kreacionizmom ima odločilen pomen za znanstveno predvidevanje in blažitev motenj okrnjenega delovanja biosfere zaradi čezmernega uničevanja biodiverzitete.

Tudi proti nevarnosti prikrita uveljavljanja genetskega determinizma ali rabi biologizmov v drugih strokah (na osnovi katerih nekateri želijo opravičevati stigmatizacije, šovinizme, sovražni govor in druge oblike nasilja in kršitev pravic) se ne bomo mogli boriti brez zagotovitve splošnega znanja v javnem šolskem sistemu, katerega del je tudi znanje sodobne biologije. Kljub temu da smo lansko leto praznovali 150. obletnico izida Darwinove knjige O izvoru vrst z naravnim izborom, pri nas še ni preseženo izrivanje sodobnega biološkega znanja iz družbenega sklada znanja. Na mladih svet stoji, zato bo v našo javno osnovno šolo treba čim prej vrniti in ustrezno urediti dostop do sodobnega biološkega izobraževanja, ki bo zagotovilo celostno znanje o mehanizmih evolucije, genetiki in delovanju živih sistemov na vseh, med seboj povezanih ravneh organizacije v naravi.

Pristajanje na finančno vrednotenje narave in človeka lahko vodi v opuščanje temeljnih človekovih pravic in načel morale. Vsi živimo v čedalje bolj osiromašenem in onesnaženem svetu, le da to še bolj čutijo revni. V omejenih virih biosfere ni možno brez škodljivih posledic načrtovati neomejene ekonomske rasti.

Z evolucijo razvijajočih se funkcij biodiverzitete ne moremo nadomestiti s tehniko. Zato bo treba preiti na sistemski pristop reševanja problemov razvoja sodobnega sveta z upoštevanjem razvoja, delovanja in omejitev biosfere. Pri načrtovanju trajnostnega razvoja bo treba zmanjšati razlike med bogatimi in revnimi ter na mednarodni ravni doseči dogovor o pravilih, ki bodo omejila količino odvzemanja mineralov in biomase ter kmetijsko pridelavo na sprejemljivo raven za ohranitev biodiverzitete, od katere smo odvisni.-

Vrste organizmov se skozi čas spreminjajo z evolucijo in s tem tudi procesi v mreži življenja, zato ni možno napovedovanje prihodnje evolucije naše ali drugih vrst, s katerimi si na skupnem planetu delimo skupen izvor in prihodnost v mreži življenja. Biodiverziteta, katere del je tudi raznolikost človeške vrste, za razliko od tehnike nastaja z evolucijo in se ne da programirati ali standardizirati.

Človeška vrsta je zelo številčna in pestra (tako genetsko kot kulturno). To je dobra osnova za njeno nadaljnjo evolucijo, ki pa ne glede na tehnološki napredek lahko propade, če si ne bomo zmožni ohraniti življenjskih pogojev.

Razvoj kulture igra pomembno vlogo v evoluciji človeka in pomembno vpliva družbeni sklad znanja. Izobraževanje poteka v družbi za družbo. Naše učenje je razvojni proces, na katerega vpliva pomen tega, kar se učimo. Javni izobraževalni sistem mora poskrbeti za dostop do širokega splošnega znanja biologije in drugih ved, razvijanje mišljenja, znanstveni pogled na svet, reševanje problemov in iskanje odgovornih poti našega razvoja za skupno dobro ob spoštovanju pravic in ohranjanju biodiverzitete, ki je življenje, naše življenje. Znanje je velika dediščina. Narod, ki ni zmožen poskrbeti za ohranjanje, posodabljanje in prenos družbenega sklada znanja na prihodnje generacije, ne skrbi za svojo prihodnost.

UVODNI NAGOVOR

Gregor Mohorčič, direktor Zavoda RS za šolstvo



Predmetna skupina in predmetna razvojna skupina za biologijo ob pomoči biološke strokovne javnosti letos četrto leto postopno uvajata sodobni koncept biološkega izobraževanja.

Šola je pomemben del družbe, ki mora poleg prenosa znanja skrbeti tudi za njegovo posodabljanje v skladu z razvojem znanosti v družbenem in kulturnem kontekstu.

V *Mednarodnem letu biotske raznovrstnosti 2010* si želimo, da bi poleg izobraževanja učiteljic in učiteljev biologije, v sklad znanja vrnil razumevanje osnovnih bioloških zakonitosti v zvezi z evolucijskim in ontogenetskim razvojem ter delovanjem organizmov kot živih sistemov ter razumevanje njihove povezanosti na vseh ravneh organizacije v živi naravi, do biosfere kot najvišje integracijske ravni žive narave.

Biodiverziteta (B. Kryštufek 1999) je bogastvo celotne biosfere, ki se odraža v genetski raznovrstnosti organizmov (v populacijah posameznih vrst), v različnosti vrst živih bitij (vrstna diverziteta v ekosistemih) in v raznovrstnosti sistemov (ekosistemska diverziteta v krajini), ki jih sestavljajo organizmi. Za preučevanje biodiverzitete in razumevanje njene vloge je nujno zagotoviti dostop do sodobnega znanja biologije kot zelo hitro razvijajoče se znanosti ter uveljavitev sodobnega koncepta biološkega izobraževanja v celotnem vzgojno-izobraževalnem sistemu.

Ohranjanje biodiverzitete, katere del je tudi raznolikost človeka in njegove kulture, bo učinkovito, če bomo za ohranjanje posameznih vrst in naravnih znamenitosti ohranjali ekosisteme in biosfero z interakcijami oz. procesi, ki jih opravlja biodiverziteta.

Zaradi poglobljanja biodiverzitetne krize na svetovni ravni (UNEP) in ravni EU ter politik posameznih držav sprejemajo zakonodajo za ohranjanje biodiverzitete. Samo izvajanje zakonodaje pa brez zavedanja o našem položaju v biosferi in o naši odvisnosti od njene biodiverzitete v praksi ne bo uspešno. Vpeljevanje in nadzor izvajanja zakonodaje bosta uspešna, če bodo ljudje prek razumevanja kompleksnosti delovanja živih sistemov razvijali tudi zavest o naši odvisnosti od razmerij z drugimi organizmi in odgovoren odnos pri svojem ravnanju.

To je ena od pomembnih nalog biološkega izobraževanja, saj ljudje brez celostnega razumevanja žive narave in sebe ne bodo mogli aktivno sodelovati v demokratičnih procesih odločanja o predpisih in nadzoru ohranjanja življenjskih pogojev za skupno dobro. Nenehno posodabljanje izobraževanja je nuja, in to velja še posebej za področje biologije, saj nas glede na razvoj in uporabo bioloških spoznanj, tako kot drugje v svetu, na področju zagotavljanja kakovostnega biološkega izobraževanja čaka še veliko dela.

Posvet Organizmi kot živi sistemi nadaljuje z izobraževanjem ključnih nosilcev izobraževanja, ki boste mlade pripravili na bolj uspešno ohranjanje biodiverzitete in s tem življenja prihodnjih generacij na planetu z omejenimi viri.

UVOD

Minka Vičar, vodja posveta Biološka znanost in družba



Zbornik vsebuje prispevke mednarodnega posveta Biološka znanost in družba, Organizmi kot živi sistemi, ki je potekal v Ljubljani 21.–22. 10. 2010. Posvet je v okviru projekta Raznoliki pristopi k posodabljanju naravoslovnih predmetov v izobraževanju – biologija organizirala predmetna skupina za biologijo, Zavod RS za šolstvo v sodelovanju z Ministrstvom za šolstvo in šport, Oddelkom za biologijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani, Slovenskim fiziološkim društvom in Društvom biologov Slovenije.

Posvet nadaljuje s pred štirimi leti začetim postopnim uvajanjem konceptualnih sprememb v biološko izobraževanje. Najzahtevnejši del tega procesa sloni na učiteljicah in učiteljih, saj to poleg posodobitve vsebin zahteva veliko dodatnega izobraževanja, spremembe v načinu razmišljanja ter izvajanja procesa izobraževanja za razvijanje omrežja znanja in kompleksnega mišljenja pri naših prihodnjih generacijah. Izobraževanje je zelo dinamičen in zahteven proces, ki terja nenehno sledenje razvoju znanosti, saj le tako javni šolski sistem lahko zagotovi dostop do sodobnega splošnega znanja za nadaljnje izobra-

ževanje, odgovorno sodelovanje v razvoju za splošno dobro in aktivno državljanstvo.

Vsebina posveta sledi bistvenim konceptualnim posodobitvam v biologiji kot integralni naravoslovni vedi in njeni povezanosti z drugimi vedami.

V ospredju letošnjega posveta je celostna obravnava delovanja organizmov kot živih sistemov. Prispevki in razširjeni povzetki v zborniku sledijo tematskim sklopom posveta, ki v luči evolucije obravnavajo razvoj struktur in procesov na med seboj povezanih organizacijskih ravneh žive narave od celic do organizmov in biosfere. V mednarodnem letu biotske raznovrstnosti 2010 je poudarek tudi na pomenu splošnega znanja biologije za razvoj mišljenja, reševanje problemov ohranjanja biosfere za naš nadaljnji razvoj, odgovorno presojo in odločanje na osebni in družbeni ravni ter ustrezno rabo bioloških znanj v družboslovju in drugih vedah.

Vsi predavatelji so vabljeni predavatelji. Prispevki so strokovno pregledani ter opremljeni s povzetki v slovenščini in angleščini. Prispevki tujih predavateljic in predavateljev so objavljeni v angleščini in v slovenskem prevodu, avtorice in avtorji pa so predstavljeni s kratkimi opisi področij svojega dela.

Zbornik je namenjen profesorici in profesorjem biologije, naravoslovja, družboslovja in drugim kot pomoč pri vpeljevanju systemskega pristopa v obravnavo narave.

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

Posvet sta spremljala dva spremljevalna dogodka izid slovenskega prevoda knjige Glasba Življenja in razstava slik slikarke Anat Zeligowski z naslovom *Mreža življenja (The Web of Life)*. Zahvaljujemo se založbi Zavoda RS za šolstvo, ki je omogočila izid prevoda knjige *Glasba življenja* avtorja Denisa Nobla ter Društvu biologov Slovenije, ki je omogočilo postavitev razstave *Mreža življenja*, in avtorici Anat Zeligowski.

Materialne stroške posveta sta poleg organizatorja in soorganizatorjev z donacijami podprla tudi Mercator, d. d in Mestna občina Ljubljana. Vsem se zahvaljujemo za pomoč.

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

Še posebej se zahvaljujemo častnemu pokrovitelju posveta, predsedniku Republike Slovenije dr. Danilu Türku, za njegov prispevek k višanju zavesti o nujnosti ohranjanja biodiverzitete in posodabljanja družbenega sklada splošnega znanja za kakovostno življenje prihodnjih rodov.

13

he presented the first mathematical model of the working heart already in 1960. His devotion to understanding how organs work as a whole, interpreting and employing data from the molecular level to the whole organism and using computer simulations, led to the development of the first virtual organ, the virtual heart.

Denis Noble is Professor Emeritus of Cardiovascular Physiology at the Oxford University and Emeritus Fellow of Balliol College, London. In 2009, he was elected President of the International Union of Physiological Societies, after serving the very same organization as Secretary-General in the period from 1993 to 2001. He is the prime initiatrix of the Physiome Project, an international project using computer simulations to create the quantitative physiological models necessary to interpret the molecular data in the context of systems biology. His bibliography comprises more than 350 articles in scientific journals and he is the author, coauthor or editor of 10 books. In his latest book, *The Music of Life*, in a sagacious manner

characteristic of him as a philosopher and physiologist, he addresses the drawbacks of the reductionistic approach of contemporary biological sciences and their axiomata, and questions the validity of the central dogma and the scientific methodology that originates in it. Finally, he presents solutions to the aforementioned problems, as offered by the systems approach.

Professor Noble enjoys preparing French and Indian food and plays the classical guitar. He is a polyglot, mastering the Occitane dialects of the French language and speaking Japanese, to mention only a few.

LITERATURE

- Hutter O. F., Noble D. (1960): Rectifying properties of heart muscle. *Nature* 188: 495.
- Noble D. (1960): Cardiac action and pacemaker potentials based on the Hodgkin-Huxley equations. *Nature* 188: 495–497.
- Noble D. (1960): A Description of cardiac pacemaker potentials based on the Hodgkin-Huxley equations. *Journal of Physiology* 154: 64–65P. <http://fre2571.vjf.cnrs.fr/documentation/NOBLE-CV-2009.pdf>

Mreže in samoorganiziranost v bioloških sistemih *Networks and self-organization in biological systems*

Dean Korošak

Univerza v Mariboru, Fakulteta za gradbeništvo (*University of Maribor, Faculty of Civil Engineering*),
Smetanova ulica 17, Maribor, Slovenija in
Univerza v Mariboru, Medicinska fakulteta, Inštitut za fiziologijo (*University of Maribor, Faculty of Medicine,
Institute of Physiology*), Slomškov trg 15, Maribor, Slovenija
dean.korosak@uni-mb.si



Izvleček: V pričujočem članku se bomo sprehodili skozi nekaj primerov samoorganizacije v bioloških sistemih, kot so, denimo, nastanek vzorcev, kolektivno vedenje organizmov v jatah in samoorganizacija socialnih ameb. Ogledali si bomo, kako takšne sisteme modeliramo s celičnimi avtomati, ter poskušali pojasniti, kako mrežno modeliranje bioloških kompleksnih sistemov pomaga pri razumevanju soodvisnosti njihovega delovanja in strukture.

Abstract: This article deals with examples of self-organisation in biological systems. There are few examples: formation of patterns, collective behaviour of flocks of organisms and self-organisation of the social amoebas. It will be shown how such systems can be modelled by cell automates. Furthermore, it will be explained how net modelling of the complex biological systems may help in understanding the co-dependence of the systems' structure and function.

»And, alas, complexity is uncomfortable, so we are inclined to ignore it.«

Denis Noble, The Music of Life, 2006

Lahko bi rekli, da je prav kompleksnost temeljna značilnost bioloških sistemov. Izraža se na vsaki ravni biološke organiziranosti od znotrajceličnih procesov do interakcij med organizmi in je posledica velikega števila medsebojno povezanih in učinkujočih delov biološkega sistema ter stalne izmenjave energije in snovi z okolico. Naše nelagodje s kompleksnostjo iz začetnega citata (Noble 2006) mogoče izhaja tudi iz tega, da je pravzaprav težko enoznačno določiti mero za kompleksnost sistema (čeprav obstaja veliko definicij kompleksnosti), ki bi zajela tako funkcionalno kot tudi strukturno organiziranost sistema oziroma njegov vzorec (Ben-Jacob in Levine 2001).

V ravnovesnih sistemih se po navadi oblikujejo homogeni (brez strukturnih podrobnosti) ali kvečjemu periodični vzorci, ki se nam zdijo enostavni in jim ne pripišemo kompleksnosti. Kompleksni vzorci so torej »nekje vmes« med popolnoma neurejenimi in popolnoma urejenimi strukturami in se v naravi pojavijo v odprtih, neravnovesnih sistemih, kot so, denimo, živi organizmi. Temelje za razumevanje nastanka kompleksnih bioloških vzorcev je pred skoraj šestdesetimi leti postavil Alan Turing v članku

z naslovom »The Chemical Basis of Morphogenesis«, v katerem je pokazal, kako lahko sklopitev kemijskih reakcij in difuzije vodi do nastanka vzorcev (Turing 1952). V kemijski reakciji avtokatalitično nastaja produkt – aktivator (vpliva na nastanek pigmenta), ki povzroča tudi nastanek inhibitorja iste reakcije. Oba morfogena, aktivator in inhibitor, se hkrati tudi difuzivno širita po sistemu, vendar različno hitro oziroma z različnima difuzijskima konstantama, tako da ima aktivator kratek in inhibitor dolg doseg. Kadar je razmerje difuzijskih konstant inhibitorja in aktivatorja dovolj veliko, se v sistemu spontano pojavi vzorec z območji z visoko in nizko gostoto aktivatorja. Zanimivo je, da so eksperimentalno potrdili obstoj kratkodosežnega morfogena šele pred kratkim (Werner *et al.* 2010).

Kadar se vzorci v biološkem sistemu oblikujejo izključno zaradi medsebojnega delovanja delov sistema brez zunanega usmerjanja, govorimo o samoorganiziranem nastanku vzorcev (Camazine 2001, Ball 2001). Samoorganizacija je torej proces, pri katerem se vzorec pojavi na ravni sistema kot posledica interakcije sestavnih delov na nižji ravni, pri čemer so interakcije določene le z lokalnimi lastnostmi sistema, tako da nas preučevanje in modeliranje izoliranih sestavnih delov sistema ne pripelje do razumevanja oblikovanja vzorca.

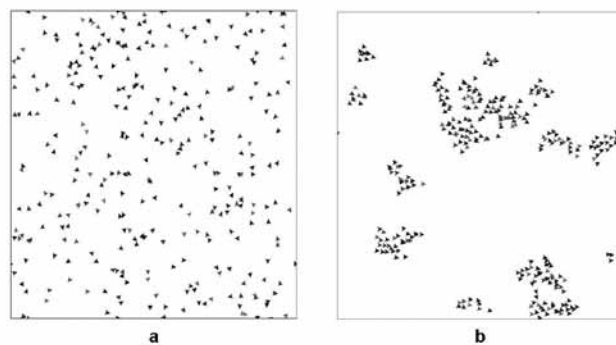
Modeliranje kompleksnega sistema kot zveznega sredstva (denimo z uporabo parcialnih diferencialnih enačb) je težavno, ko želimo ugotoviti, kako je mikroskopska dinamika in interakcija med nekaj diskretnimi celicami povezana z makroskopsko izraženim vzorcem. V ta namen je bolj priročno modeliranje s pomočjo celičnih avtomatov, ki so diskretni dinamični sistemi (Deutsch in Dormann 2005). Po navadi so sestavljeni iz pravilne mreže »celic«, ki se lahko nahajajo v enem od stanj (recimo »nič« in »ena« ali »črna« in »bela« ...). Bližnje celice izbrane celice tvorijo njeno okolico. Spremembo stanja celice določata njeno lastno stanje in stanje celic v njeni okolici v skladu z določenimi pravili. Običajno se pravila uporabijo v vsakem časovnem koraku hkrati na vseh celicah, kar lahko v nekaj korakih vodi do nastanka kompleksnih makroskopskih vzorcev (Resnick in Silverman 1996). Temeljna načela celičnih avtomatov, da celice delujejo samostojno in se odzivajo le na lokalne spremembe v svoji okolici, se uporabljajo tudi za modeliranje združevanja ptic ali rib v jate (Reynolds 1995).

Oglejmo si še nekaj primerov modeliranja samoorganizacije bioloških sistemov. Pri tem si bomo pomagali z računalniškim paketom NetLogo, ki je lahko koristno orodje za uvajanje konceptov biološke kompleksnosti v šoli (Wilensky 1999). Prvi primer (slika 1) je diskretna različica nastanka Turingovega vzorca z delovanjem kratkodosežnega aktivatorja in dolgodosežnega inhibitorja.



Slika 1: Model nastanka vzorca v polju naključno razporejenih melanocitov (Wilensky 2003). Vsaka celica v kvadratnem polju se lahko nahaja v diferenciranem (D, proizvaja pigment) ali nediferenciranem (ND) stanju. D-celice prav tako izločajo dva morfogena: kratkodosežni aktivator (A) in dolgodosežni inhibitor (I). Koncentracija morfogenov A in I različno hitro pojema z večanjem razdalje od celice. Koncentracija A je večja od I v bližini izhodiščne celice, vendar pojema z razdaljo hitreje od I, zato v določeni razdalji od celice pade pod koncentracijo I. Na vsako celico v polju vplivajo morfogeni, ki jih izločajo bližnje celice. Če je pri ND-celici količina A večja od količine I, se ND-celica spremeni v D-celico in začne izločati morfogene. Obratno, če je pri D-celici količina I večja od A, se D-celica spremeni v ND-celico in preneha izločati morfogene. Čeprav se vsaka celica odziva le na spremembe v svoji bližnji okolici (nekaj sosednjih celic), se sčasoma iz naključne razporeditve D- in ND-celic (a) samoorganizirano oblikuje prepoznaven vzorec (b). Struktura vzorca je v tem modelu odvisna od oblike okolice, dosega morfogenov in razmerja med A in I.

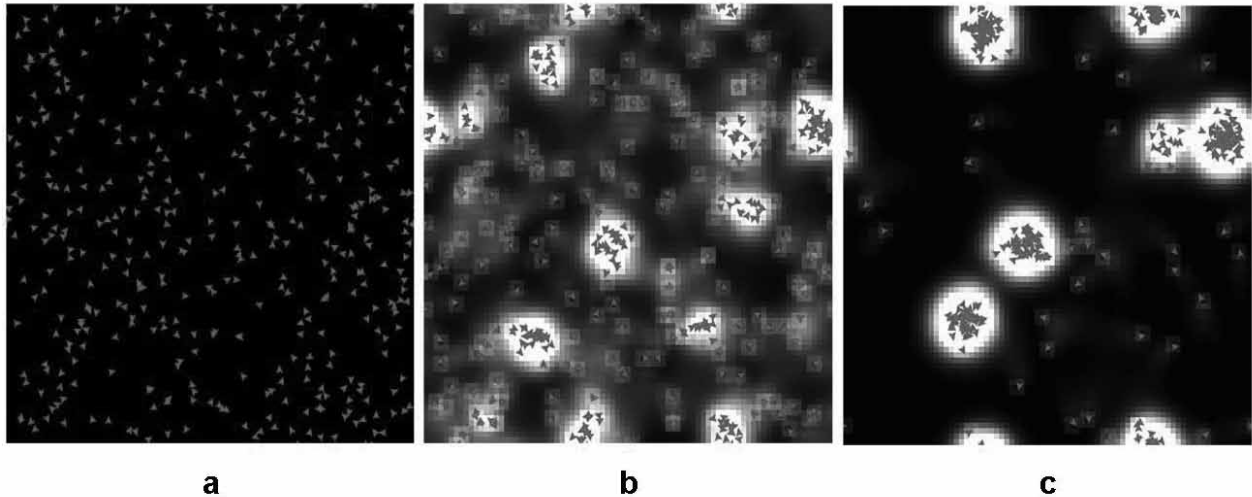
Drugi primer (slika 2) je model nastanka jate ptic, ki pri letu spreminjajo smer v skladu s tremi pravili: združevanje – leti proti svojim sosedom, razdalja – sosedom se ne približaj preveč, poravnanje – leti v isti smeri kot sosedne ptice. Tretji primer (slika 3) je model agregacije socialnih ameb. Primer je, denimo, *Dictyostelium discoideum* (Bonner 2009), ki ima zanimiv razvojni cikel. Ta se začne, ko trosi padejo iz plodišča v ugodno toplo in vlažno okolje in se iz njih razvijejo amebe. V vegetativni fazi živijo amebe v tleh in se prehranjujejo z bakterijami. Ko jim zmanjka hrane, se začnejo združevati v črvu podoben psevdoplazmodij, ki se lahko premika in je po diferenciaciji sestavljen iz celic, ki na koncu življenjskega cikla tvorijo dolg pecelj in trose plodišča. Amebe, ki jim zmanjka hrane, začnejo izločati kemični signal (cAMP), kar povzroča gibanje drugih ameb v smeri največjega naraščanja koncentracije signala in združevanje celic.



Slika 2: Model samoorganiziranega združevanja ptic v jate (Wilensky 1998). Ptice (vsaka je označena z majhnim trikotnikom, ki kaže njen položaj in smer gibanja) se sprva gibljejo v naključno izbranih smereh (a) z enakimi hitrostmi. Pri svojem gibanju se držijo treh pravil: 1) poskušajo se obrniti tako, da se usmerijo skladno s svojimi bližnjimi sosedami, 2) poskušajo se približati bližnjim sosedam oziroma se 3) obrniti tako, da niso preblizu skupaj. Čeprav ni vodje, po kateri bi se ostale ptice ravnale, in se vsaka ptica prilagaja le svoji okolici, se sčasoma samoorganizirajo jate, ki se gibljejo urejeno (b).

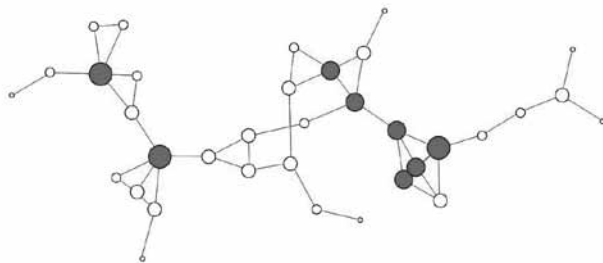
Pri iskanju hrane se nekateri organizmi oblikujejo v mrežno strukturo, kar jim pomaga pri odkrivanju in izkoriščanju virov hrane. Z eksperimentom so, denimo, pokazali, da ameboidni organizem *Physarum polycephalum* pri iskanju in doseganju virov hrane samoorganizirano tvori mrežo povezav, ki je po učinkovitosti primerljiva z dejanskim infrastrukturnim omrežjem (Tero *et al.* 2010). Mrežno modeliranje in odkrivanje značilnosti mrežne organiziranosti bioloških sistemov je v zadnjih desetih letih (Barabasi 2009) pripeljalo do presenetljivega spoznanja, da imajo mreže, ki opisujejo različne biološke sisteme podobno, skalno neodvisno (ang. scale-free), arhitekturo.

Mrežo ali graf tvorijo točke (vozli), ki so medsebojno povezani (z robovi ali povezavami). Primer kompleksne mreže z nekaj točkami je prikazan na sliki 4. Povezave predstavljajo medsebojno delovanje delov sistema, ki jih



Slika 3: Model samoorganizirane agregacije socialnih ameb (Wilensky 1997) (primer je, denimo, *Dictyostelium discoideum* (Bonner 2009)). Amebe (majhne točke), sprva naključno razporejene (a), začnejo izločati signalno spojino (za *Dictyostelium discoideum* je to cAMP), kar je prikazano kot siva področja okoli celic (b), ki privablja celice v bližnji okolici. Celice se obračajo v smeri največjega naraščanja koncentracije signalne spojine, ki pa tudi difundira in izhlapeva. Če je gostota celic dovolj velika, da signalna spojina ne izhlapeva prehitro, se celice sčasoma samoorganizirajo v večje skupke (c).

predstavimo z vozli. V celičnih kompleksnih mrežah so lahko vozli na primer beljakovine, povezave pa interakcije med beljakovinami (ang. PIN protein interaction networks), v metabolnih mrežah so vozli metaboliti in povezave reakcije, ki pretvorijo en metabolit v drugega, v regulatornih genskih mrežah pa so vozli posamezni geni, povezave pa opisujejo koreliranost izraženosti genov (Barabasi in Oltvai 2004) (v mrežo so lahko organizirane tudi bolezni pri človeku, v kateri sta dve bolezni (vozla v mreži) povezani, če imata vsaj en skupni gen (Barabasi 2007, Goh *et al.* 2007). Na višji ravni organiziranosti se skozi opis s kompleksnimi mrežami poskuša razumeti delovanje in strukturo posameznega organa (Bullmore in Sporns 2009) ali tkiva (Korošak in Rupnik 2008).



Slika 4: Mreža (graf) točk (vozlov), povezanih s povezavami (robovi). Za kompleksne mreže, ki opisujejo biološke sisteme, je značilna heterogena struktura, kjer vozli z majhnim številom povezav (majhni prazni krožci na sliki) sobivajo skupaj z vozli z veliko povezavami (polni krožci na sliki). Zgornja mreža je del mreže, nastale s povezovanjem celic v otočku trebušne slinavke, ki izločajo inzulin (Korošak in Rupnik 2008). Povezava med celicama v paru je odvisna od položaja celic v otočku in njunih sposobnosti za komunikacijo.

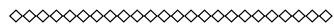
Ena od temeljnih značilnosti organizacije kompleksne mreže je porazdelitev stopenj $P(k)$ povezanosti posameznih vozlov. Stopnja povezanosti vozla k je število povezav, ki jih ima vozle z drugimi vozli v mreži, iz porazdelitve stopenj pa izvemo, kolikšna je verjetnost, da ima naključno izbrani vozle k povezav. Izkaže se, da imajo biološke mreže zelo heterogeno strukturo, kjer ima večina vozlov le nekaj povezav, hkrati pa obstaja nekaj vozlov z zelo velikim številom povezav, ki delujejo kot glavna vozlišča. V takšnih mrežah ni značilnega vozla s povprečnim številom povezav, ki bi predstavljal merilo mreže, zato jih imenujemo skalno neodvisne mreže (ang. scale-free networks) in imajo potenčno porazdelitev stopenj $P(k) \propto k^{-\gamma}$ (vrednost koeficienta γ je po navadi med 2 in 3). Skalno neodvisna mreža nastane s preprostim mehanizmom preferenčnega povezovanja novih vozlov v nastajajočo mrežo, kar pomeni, da se bo nov vozle z večjo verjetnostjo povezal z obstoječim vozlom z velikim številom povezav (Barabasi 2009).

Odkritje značilne mrežne organizacije bioloških sistemov na različnih ravneh nam morda kaže, da je prav »mrežni jezik« ta, ki nam lahko pomaga pri razumevanju prepletenosti njihove strukture in delovanja.

LITERATURA

- Ball P. (2001): *The self-made tapestry: pattern formation in nature*. Oxford University Press.
- Barabasi A.-L. (2007): *N Engl J Med* 357: 404.
- Barabasi A.-L. (2009): Scale-free networks: a decade and beyond. *Science* 325: 412.
- Barabasi A.-L., Oltvai Z. N. (2004): Network biology: understanding the cell's functional organization. *Nature Reviews Genetics* 5: 101.
- Ben-Jacob E., Levine, H. (2001): The artistry of nature. *Nature* 409: 985.

- Bonner J. T. (2009): *The social amoebae: the biology of cellular slime molds*. Princeton University Press, New Jersey.
- Bullmore E., Sporns O. (2009): Complex brain networks: graph theoretical analysis of structural and functional systems. *Nature Reviews Neuroscience* 10: 187.
- Camazine S. (2001): *Self-organization in biological systems*. Princeton University Press, New Jersey.
- Deutsch A., Dormann S. (2005): *Cellular automaton modeling of biological pattern formation: characterization, applications, and analysis*. Birkhauser Boston.
- Goh K.-I. et al. (2007): *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 8685.
- Korošak D., Rupnik M. (2008): Spatial network representation of complex living tissues. *AIP Conf. Proc.* 1076: 122 in Rupnik M., Korošak D. (2010, v pripravi).
- Noble D. (2006). *The music of life*. Oxford University Press, Oxford.
- Resnick M., Silverman B. (1996): *Exploring Emergence*. (<http://llk.media.mit.edu/projects/emergence/contents.html>).
- Reynolds C. (1995). *Boids*. (<http://www.red3d.com/cwr/boids/>).
- Tero A. et al. (2010): Rules for biologically inspired adaptive network design. *Science* 327: 439.
- Turing A. (1952): The chemical basis of morphogenesis. *Philos. Trans. R. Soc.* 237: 37.
- Werner T., Koshikawa S., Williams T. M., Carroll S. B. (2010): Generation of a novel wing colour pattern by the Wingless morphogen. *Nature* 464: 1143.
- Wilensky U. (1997): *NetLogo Slime model*. Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University, (<http://ccl.northwestern.edu/netlogo/models/Slime>).
- Wilensky U. (1998): *NetLogo Flocking model*. Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University, (<http://ccl.northwestern.edu/netlogo/models/Flocking>).
- Wilensky U. (1999): *NetLogo*. Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University. (<http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>).
- Wilensky U. (2003): *NetLogo Fur model*. Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University. (<http://ccl.northwestern.edu/netlogo/models/Fur>).



Dean Korošak je leta 2001 doktoriral iz fizike na Oddelku za fiziko Naravoslovno-matematične fakultete Univerze v Zagrebu in je habilitiran izredni profesor na Univerzi v Mariboru. Raziskovalno področje, na katerem deluje v zadnjem času, je fizika kompleksnih mrež in njihova uporaba v bioloških sistemih, prav tako pa tudi transport v kompleksnih snoveh oziroma širše fizika kondenzirane snovi. Pedagoško delo opravlja na Fakulteti za gradbeništvo Univerze v Mariboru, kot raziskovalec pa je zaposlen tudi na Medicinski fakulteti Univerze v Mariboru, kjer sodeluje pri raziskavah, ki potekajo na Inštitutu za fiziologijo.

Dean Korošak obtained a PhD in Physics from Department of Physics at the Faculty of Science University of Zagreb in 2001. Currently his main research interest includes physics of complex networks and their applications to biological systems, transport in complex matter and condensed matter physics in general. He holds the position of Associate Professor at University of Maribor where he lectures to students of the Faculty of Civil Engineering and he conducts his research work at the Institute of Physiology Faculty of Medicine University of Maribor.

Kako živčna celica obdeluje informacije

How does a nerve cell process information

Gregor Zupančič

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo, Katedra za nevrobiologijo, fiziologijo in etologijo
(University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology, Chair for Neurobiology, Physiology and Ethology),
Večna pot 111, SI-1000 Ljubljana, Slovenija
gregor.zupancic@bf.uni-lj.si



Izvleček: Delovanje živčnih celic ali nevronov je eno najbolj živahnih področij raziskav v nevrobiologiji, nevrofiziologiji in celični biofiziki. Glavni razlog za vse to zanimanje je, dejstvo, da so nevroni celice, na katerih temelji delovanje človeških možganov, in razumevanje njihovega delovanja, naj bi omogočilo ali vsaj olajšalo tudi razumevanje delovanja živčnih sistemov različnih živalskih skupin in človeka. Z razvojem tako eksperimentalne tehnologije kot različnih načinov analize in modeliranja živčnih celic se je naše razumevanje delovanja živčnih celic zelo izboljšalo, pri čemer je bil največji napredek dosežen prav v zadnjih dveh desetletjih. Biofizikalni opisi živčnih celic so napredovali od preprostih modelov, kakršen je matematični model akcijskega potenciala Hodgkina in Huxleya iz petdesetih let 20. stoletja, do današnjih zapletenih simulacij piramidalnih nevronov hipokampus in skorje velikih možganov. Slednji vsebujejo izjemno dolge sezname spremenljivk, opise morfologije živčnih celic, podrobne regionalne specifičnosti različnih delov nevronov in opise različnih procesov, ki v potekajo celicah. Znanje, ki je vključeno v te modele, je bilo pridobljeno v dolgi vrsti imunocitokemičnih, celično-fizioloških in nevrofizioloških poskusov. Rezultati vsega tega dela so močno spremenili pogled na same »procesorske« lastnosti nevronov. Ugotovili smo, da je sama živčna celica sposobna precej večjega deleža obdelave informacije, kot smo mislili nekoč. Izkazalo se je, da obstaja dodaten celični nivo obdelave informacije poleg nivojev različno obsežnih omrežij živčnih celic. Tako se sedaj kaže delovanje celotnega živčnega sistema kot še bolj kompleksno, kot smo menili nekoč. V predavanju bo prikazan majhen del vsega tega napredka, predvsem način, kako danes razumemo medsebojne interakcije aktivnih in pasivnih lastnosti celic pri obdelavi informacije v obliki električnih signalov.

Abstract: The functioning of neurons is one of the liveliest areas of research in neurobiology, neurophysiology and cell biophysics. The main reason for all this interest is the fact that neurons are cells on which the brain function is based and therefore understanding their function is supposed to allow or at least facilitate the understanding of the functioning of nerve systems of various animal groups as well as humans. The advances in experimental technology as well as in various ways of analysing and modelling nerve cells have greatly improved our understanding of their function, whereby the greatest advances were made in the past two decades. The biophysical descriptions of nerve cells have come a long way from a simple model of an action potential by Hodgkin and Huxley from the fifties of the past century. Nowadays such models can be complex simulations of the pyramidal neurons from the hippocampus and the cortex. Such models incorporate long lists of variables, the descriptions of morphologies of nerve cells, detailed regional specificities of various neurons and the descriptions of the processes that take part in these cells. The knowledge incorporated in these models was gained in a long line of immunocytochemical, cell physiological and neurophysiological experiments. The results of this work have greatly changed the view of the “processing properties” of neurons. We found that the nerve cell alone is capable of a far greater share in processing information than was previously believed. It turned out that an additional cellular layer of information processing exists in addition to networks of nerve cells. This makes the functioning of the entire nervous system even more complex than it was previously believed. The lecture will show a small part of this progress, mainly in the ways we now understand mutual interactions of passive and active properties of cells in processing information.

Uvod

Da so nevroni ali živčne celice tisti, ki v centralnem živčevju obdelujejo informacijo in so »delovni konji« med drugim tudi našega razuma, je splošno sprejeto dejstvo. Malo manj splošno pa je znano, na kakšen način nevroni dejansko opravljajo to svojo vlogo. Kaj je tisto, po čemer se živčne celice razlikujejo od drugih celic našega organizma? Zakaj so tako pestrih oblik – kakšno vlogo igra oblika oz. zgradba celic pri njihovi funkciji? Celice so povezane v omrežja – kakšno je torej razmerje med vlogo omrežja pri obdelavi informacije in vlogo posamezne celice? V zadnjih desetletjih so raziskave v nevrobiologiji prinesle precej bolj jasno sliko in odgovore na mnoga od omenjenih vprašanj. Nekaj teh spoznanj bo predstavljenih na tem mestu.

V čem se živčna celica razlikuje od drugih celic

Kljub vsej pestrosti oblik in funkcij živčnih celic v živalskem kraljestvu lahko najdemo nekaj značilnosti, ki so skupne tako rekoč vsem živčnim celicam.

1. Vse živčne celice so »vlaknate« strukture, pri čemer so »vlakna« najpogosteje razporejena v obliki drevesa, ki se mu celo reče »dendritsko drevo«.
2. Imajo mirovne membranske potenciale, ki so močno negativni (večinoma med -100 in -50 mV).
3. Imajo napetostno občutljive ionske kanale, ki se bodisi odprejo bodisi zaprejo ob dovolj veliki spremembi membranskega potenciala.
4. Informacija se z enega dela živčne celice lahko prenesa na drug del s pomočjo spremembe membranskega potenciala oz. vznburjenja, ki ga omogočajo napetostni ionski kanali.
5. Zelo pogosto lahko živčne celice v svojih posameznih delih sprožijo t. i. akcijske potenciale, ki omogočajo hitro širjenje vznburjenja na relativno velike razdalje brez izgube informacije.
6. Komunicirajo z drugimi celicami s pomočjo sinaps – kemičnih in električnih.

Če ta seznam pogledamo kritično, vidimo, da so točke od 2 do 6 skupne tudi drugim t. i. električnovzdražnim celicam, kakršne so med drugim srčne in skeletne mišične celice. Dejansko torej kaže, da je oblika živčnih celic nekaj, kar ima neko posebno vlogo pri njihovem delovanju. Kaj je torej tako posebnega pri tej obliki?

Lastnosti membrane živčnih celic

Vse prej omenjene značilnosti živčnih celic bolj ali manj močno vpletajo plazemsko membrano v temeljno funkcijo

živčne celice. Zato je treba najprej pojasniti, kakšne biofizikalne lastnosti ima sama plazemska membrana živčnih celic.

1. Vse biološke membrane so fosfolipidni dvosloji. Sam fosfolipidni dvosloj je dovolj tanek, da ima kakršen koli presežek naboja (pozitivno ali negativno nabitih delcev) na eni strani za posledico, da se bo na drugi strani nabrala enaka količina nasprotnega naboja. Nabiti delci privlačijo nasprotno nabite delce na drugi strani membrane podobno kot magnet privlači železne opilke skozi list papirja¹. Ves ta naboj bo na obeh straneh zbran »shranjen« tik ob membrani. Na ta način membrana električno ustreza kondenzatorju.
2. V lipidnem dvosloju plazemske membrane se v dveh dimenzijah bolj ali manj prosto gibljejo beljakovine. Te so v lipidni dvosloj usidrane z daljšimi ali krajšimi zaporedji hidrofobnih aminokislin. Nekatere od beljakovin omogočajo prehod vodi ali v vodi topnim delcem prek hidrofobnega okolja plazemske membrane. Če so ti delci nabiti, govorimo o ionskih kanalih, ki, gledano širše, delujejo kot mali električni prevodniki oz. upori.
3. Večino živčne celice predstavljajo vlaknaste strukture, ki jim rečemo tudi živčna vlakna. Pri mnogih živčnih celicah – npr. pri žuželkah – zgleda, kot da bi soma celice z jedrom bila celici skoraj odveč pri njeni osnovni funkciji in zato »visi« ob njej kot kak privešek. Značilno za živčno vlakno je, da ima relativno majhen presek v primerjavi z dolžino. To pa ima v kombinaciji s prej omenjenima lastnostma pomembne posledice za širjenje napetostnih sprememb po membrani oz. povedano bolj biološko za širjenje vznburjenja. Majhen presek vlakna namreč predstavlja večji upor toku ionov in s tem električnemu toku kot medceličnina. Vendar pa je ta tok ionov vzdolž vlakna le dovolj velik, da se naboj lahko razporedi vzdolž določene dolžine tega vlakna.
4. Vse tri lastnosti skupaj imajo naslednje posledice za širjenje napetostnih sprememb:
 - a) Naboj, ki gre z ene strani membrane na drugo skozi ionske kanale, se razporedi vzdolž membrane – kondenzatorja. Dokler traja to »polnjenje kondenzatorja«, predstavlja napetostna razlika čez membrano le delež tiste, ki bi jo opazili, če tega kondenzatorskega učinka ne bi bilo. Omenjeni delež je seveda odvisen od tega, kako »nabit« je kondenzator oz. koliko časa se že polni. Posledica je, da hitre napetostne spremembe napetosti izgledajo, kot bi jih pogladili ali zmanjšali, medtem ko so počasne bolj ali manj nepri zadete. Hitre spremembe napetosti se »upočasni« in čim dlje stran od mesta, kjer je prišlo do napetost-

¹ Druga prispodoba je, da se nasprotno nabiti delci medsebojno privlačijo kot zaporniki iz moškega in ženskega zapora, ki sta ločena le z žično ograjo.

ne spremembe, opazujemo spreminjanje napetosti, tem počasnejše se le-to zdi, saj se naboj porazdeli na večjo površino membrane.

- b) Naboj, ki je na nekem delu vlakna vstopil v celico se ob širjenju po vlaknu »izgublja« iz celice skozi odprte ionske kanale, ki jih srečuje na svoji poti. Čim dlje smo od mesta, kjer je naboj vstopil v celico, tem manjša je sprememba napetosti, ki jo povzroči naboj. »Hitrost« izgubljanja napetosti je odvisna predvsem od razmerja med upornostjo membrane in upornostjo vlakna v vzdolžni smeri. Če je v membrani vlakna zelo veliko odprtih ionskih kanalov, presek vlakna pa je majhen, bo čutiti napetostno spremembo le v bližnji okolici. Obratno pa se bo dalo napetostno spremembo čutiti zelo daleč, če je ionskih kanalov v membrani malo, presek vlakna pa je velik. Seveda pa obstajajo tudi vse ostale možne kombinacije.

Tem lastnostim rečemo tudi pasivne lastnosti membrane, za razliko od aktivnih lastnosti, ki vključujejo odpiranje in zapiranje različnih ionskih kanalov. Vendar pa imajo te lastnosti pomembne posledice za lastnosti živčnih celic in predvsem povezujejo njihovo obliko in funkcijo. Že sama oblika in velikost dendritov tako močno vpliva na širjenje napetostnih sprememb oz. vzbujenj z enega dela živčne celice na druge ter s tem delno določa način, na katerega bo živčna celica obdelovala informacijo.

Aktivne lastnosti membrane živčnih celic

Kljub temu da določa okvir, pa sama oblika ne daje prav veliko možnosti pri obdelavi informacij v električni obliki. Če si pomagamo s »preprostimi« simulacijami, ki upoštevajo le pasivne lastnosti membrane živčnih celic, vidimo, da oblika določa predvsem, kako daleč se bo čutil vpliv napetostne spremembe, kako se bo ta razporedila po dendritskem drevesu in kakšen bo njen časovni potek. Za bolj temeljito obdelavo informacij potrebujemo še »aktivne« komponente. Nosilci aktivnih lastnosti membrane živčnih celic so transmembranske beljakovine – predvsem ionske črpalke in ionski kanali. Prve ohranjajo ionska neravnovesja, ki sploh omogočajo električno aktivnost – so torej nekakšne baterije, medtem ko so glavne aktivne komponente, ki sodelujejo pri obdelavi signalov, ionski kanali. Razlog, zakaj jih imenujemo aktivne, je, da se aktivirajo in inaktivirajo, odpirajo in zapirajo glede na spremembe v svojem okolju. Pri tem gre tako za električne spremembe kot za kemične spremembe na obeh straneh membrane. Za živčne celice je zelo značilno, da je večina ionskih kanalov, ki so občutljivi na kemično sestavo svoje okolice, zbranih v območjih sinaps – na t. i. postsinaptični strani, medtem ko so ionski kanali, občutljivi na električne spremembe, večinoma razporejeni po drugih delih celice. Zanimivo pa

je, da obstajajo tudi ionski kanali, ki so hkrati občutljivi na kemične in na električne spremembe. Tak primer so npr. t. i. NMDA-kanali, ki se odprejo, kadar se nanje veže nevrottransmitter glutamat, a le če je membrana, v kateri se kanal nahaja, hkrati depolarizirana oz. vzdražena. Prav zaradi te svoje lastnosti so predmet intenzivnih raziskav, saj obstaja mnogo znakov, da gre za ene ključnih beljakovin pri vzpostavljanju asociativnih povezav med različnimi vhodi živčne celice. Zaradi te lastnosti obstaja tudi prepričanje, da so ti kanali ključni pri oblikovanju spomina. Obenem pa jih dejstvo, da prepuščajo kalcijeve ione v celico, povezuje tudi z dogodki v celici, ki vključujejo uravnavanje delovanja same celice in sproženje dolgotrajnejših sprememb v notranji organizaciji celice.

Medsebojne interakcije aktivnih in pasivnih lastnosti

Najpreprostejši primer medsebojne interakcije med aktivnimi in pasivnimi lastnostmi vidimo, če si pogledamo, kaj se zgodi, če na živčno celico hkrati pride informacija na več živčnih končičev ali dendritov v obliki sproščanja nevrottransmitterja s tam ležečih sinaptičnih končičev. Izkaže se, da se prispevki bolj oddaljenih vhodov (sinaps) seštevajo veliko bolj linearno kot prispevki bližje ležečih. Razlog je preprosto v dejstvu, da pride v celico manj naboja zaradi manjše napetostne razlike oz. gledano nekoliko drugače, da skozi večje število odprtih ionskih kanalov lahko naboj tudi »uide« iz celice. Posledica je seveda manjša napetostna sprememba.

Seveda so v živčnih sistemih živali stvari še dosti bolj zapletene. Posamezne živčne celice imajo po eni strani različne oblike, po drugi strani pa tudi različne nabore aktivnih elementov, tj. ionskih kanalov. Toda stvar se ne neha tukaj. Izkazalo se je tudi, da so tudi po sami celici ali, recimo, po dendritskem drevesu ionski kanali razporejeni zelo različno. Gostota nekaterih tako narašča, od some proti živčnim končičem, drugih pada, gostota tretjih se spet ne spreminja ali pa gre za kakšne še bolj zapletene vzorce njihove gostote. Vse to zelo močno vpliva na integrativne ali procesorske lastnosti živčnih celic. Te so začeli intenzivno odkrivati šele v zadnjem času. Študij omenjenih integrativnih lastnosti je postal možen zaradi napredka treh ločenih, a kljub vsemu povezanih vej celične nevrofiziologije: naprednih različic metode »patch clamp« v možganskih reznah, optičnih metod za spremljanje aktivnosti živčnih celic – membranskega potenciala, znotrajcelične koncentracije kalcija, natrija ter drugih ionov in napredka pri izdelavi dinamičnih računalniških modelov, temelječih na tipičnih morfoloških in izmerjenih fizioloških značilnostih nekaterih tipov živčnih celic. Zanimivo je, da so vse tri metode zelo močno spremenile naš pogled na živčno celico.

Razlike med klasičnim in sodobnim pogledom na živčno celico

Po klasičnem pogledu, ki ga še srečamo v nekoliko starejših visokošolskih učbenikih fiziologije in nevrofiziologije, so aktivni elementi (kemično ali električno regulirani ionski kanali) prisotni predvsem v območju sinaps. Po dendritskem drevesu in somi se napetostne spremembe širijo elektrotonično – v skladu s pasivnimi lastnostmi plazemske membrane. Vsi vhodi se seštevajo v prostoru in času in tako vsota postsinaptičnih potencialov postane t. i. globalni membranski potencial živčne celice. Ta se v območju aksonskega stožca nato prekodira v akcijske potenciale, katerih frekvenca odraža spreminjanje membranskega potenciala v času. Drugače povedano, v časovnem zaporedju akcijskih potencialov je preprosto zakodiran prostorsko-časovni seštev vseh vhodov živčne celice.

Novejši pogled pa je nekoliko drugačen in se je razvijal postopoma skupaj z dostopno eksperimentalno tehnologijo. Zelo dolgo so bile vse informacije, ki so bile na voljo o električni aktivnosti živčnih celic, pridobljene le z ostrimi steklenimi mikroelektrodami. S to tehniko je zelo težko ciljno hkrati zabosti elektrode v različne dele iste celice, da bi videli, kaj se dejansko dogaja ob širjenju vzburljenja po celici. Šele uporaba t. i. »patch« elektrod in posebnih vrst mikroskopije, ki je omogočala postavitve več elektrod hkrati na različne dele iste celice, je pokazala, da so stvari precej bolj pester. Tako so ugotovili, da se akcijski potenciali lahko prevajajo »vzratno« po dendritskem drevesu, da so za akcijske potenciale v dendritskih drevesih pogosto odgovorni kalcijevi kanali, medtem ko so za akcijske potenciale, ki nastajajo v območju aksonskega stožca, »krivi« predvsem natrijevi kanali. Pojavi, povezani z akcijskimi potenciali, kot je npr. refraktarnost, lahko močno vplivajo na to aktivnost katerih sinaptičnih vhodov bo pripeljala do vzburljenja, obenem pa večje napetostne spremembe, povezane z akcijskimi potenciali, lažje sprožijo aktivacijo ionskih kanalov, ki hkrati reagirajo tako na kemične kot električne spremembe – npr. NMDA-receptorjev. Dogaja se celo, da akcijski potenciali v dendritskem drevesu enostavno preskakujejo z ene lokacije ali celo skupka lokacij na druge – na podoben način kot pri saltatoričnem prevajanju pri mieliniziranih živčnih vlaknih, če le vmesni deli membrane nimajo dovolj velike gostote napetostnih ionskih kanalov, ki bi podpirala proženje akcijskih potencialov.

Pomembne informacije smo pridobili tudi s pomočjo optičnih metod za spremljanje sprememb znotrajceličnih koncentracij različnih ionov. Pri tem je treba predvsem izpostaviti snovi, ki so nam omogočile spremljanje sprememb znotrajceličnih koncentracij kalcijevih ionov. Druga skupina optičnih metod, ki so se predvsem v zadnjem času pridružile naboru metod, uporablja različne kemične snovi

za meritve membranskih potencialov. Že zdaj te metode dajejo rezultate, ki podpirajo naše že pridobljeno znanje o delovanju živčnih celic. Še mnogo večje obete pa ravno te metode dajejo za prihodnost nevrofiziologije. Tako tehnologija izdelave snovi, ki reagirajo na napetostne spremembe, kot tehnologija detekcije optičnih sprememb z dovolj visoko časovno ločljivostjo namreč močno napredujeta in ni daleč čas, ko bomo poljubno natančno lahko spremljali delovanje ne le ene, temveč mnogo medsebojno povezanih celic.

Za naše razumevanje kompleksnih procesov in sistemov pa je vedno bolj nepogrešljiva tudi uporaba matematičnih modelov. Taki modeli so v samem srcu fiziologije skoraj od njenih samih začetkov. Model ima več nalog, od vizualizacije težko predstavljenih odvisnosti prek preigravanja različnih scenarijev do ustvarjanja preverljivih napovedi. In ravno potrditev takih napovedi zelo močno okrepi teorijo, na temelju katere je bila izdelana simulacija.

Obdelava informacij v živčnem sistemu

Razmerje med tem, koliko obdelave informacij v živalskih živčnih sistemih odpade na same živčne celice in koliko na njihova omrežja in medsebojne povezave, je še vedno eno nerazrešenih vprašanj nevrofiziologije. Če je včasih veljalo prepričanje, da sama celica ni dosti več kot prostorsko-časovni seštevnik sinaptičnih vhodov ter da je prava »procesorska moč« skrita v omrežjih živčnih celic, postaja sedaj vedno bolj jasno, da so živčne celice prav zaradi svojih značilnih oblik, specializacije njihovih posameznih delov in različne razporeditve ionskih kanalov dejansko že same lahko kar precej učinkoviti »procesorji«. K temu je seveda treba prišteti še vse pojave, do katerih prihaja na samih sinapsah in ki naj bi bili odgovorni za povečevanje in slabljenje učinkovitosti prenosa ter rast novih povezav med celicami. Hkrati pa novejša raziskave vedno bolj kažejo tudi na pomembno vpletenost neživčnih glia celic v samo operativno delovanje živčnega sistema.

Tako pred nami počasi nastaja jasnejša konceptualna slika delovanja živčnega sistema. Obdelava informacij ni namreč omejena le na en sam nivo v sistemu – npr. omrežje živčnih celic –, pač pa imajo vsi nivoji (od molekul npr. ionskih kanalov in strukturnih beljakovin, ki te ionske kanale omejujejo na določene dele celic, prek delov celic s specifičnimi kombinacijami lastnosti do celotnih celic ter njihovih omrežij) v procesu pomembne vloge.

Kako živčna celica obdeluje informacije

Če se torej vrnemo k vprašanju v naslovu, lahko povzamemo, da je obdelava informacije na nivoju živčne celice zapletena medigra pasivnih lastnosti same plazemske membrane, celične morfologije in razporeditve ter nabora

aktivnih elementov – ionskih kanalov in črpalk v plazemski membrani celotne celice. Vse te komponente delujejo druga na drugo na mnogo bolj kompleksne načine, kot smo si predstavljali do nedavna. Tako tudi postaja jasno, da lahko že ena sama celica precej bolj aktivno sodeluje pri obdelavi informacije, ki do nje prihaja iz drugih delov omrežij, katerih del je, kot je bilo nekdanje splošno sprejeto mnenje.

LITERATURA

- Nicholls J. G., Martin A. R., Wallace B. G. (1992): *From Neuron to Brain; A Cellular and Molecular Approach to the Function of the Nervous System*, Third edition, Sinauer Associates, Inc., Sunderland Massachusetts USA.
- Squire L. R., Bloom F. E., McConnell S. K., Roberts J. L., Spitzer N. C., Zigmond M. J. (ur.) (2003): *Fundamental Neuroscience*, Second Edition, Academic Press, San Diego, California USA.
- Stuart G., Spruston N., Sakmann, B., Häusser M. (1997): Action potential initiation and backpropagation in neurons of the mammalian CNS, *Trends in Neuroscience* 20: 125-131.
- Djurišić M., Antić S., Chen W. R., Zečević D. (2004): *Voltage Imaging from Dendrites of Mitral Cells: EPSP Attenuation and Spike Trigger Zones*.
- London M., Häusser M. (2005): Dendritic Computation, *Annual Review of Neuroscience* 28: 503-532.
- Larkum M. E., Nevian T. (2008): Synaptic clustering by dendritic signaling mechanisms. *Current Opinion in Neurobiology* 18: 321-331.
- Scanziani M., Häusser M. (2009): Electrophysiology in the age of light. *Nature* 461: 930-939.



Doc. dr. Gregor Zupančič je diplomirani biolog. Magistriral in doktoriral iz molekularne fiziologije celice na Inštitutu za Patofiziologijo Medicinske fakultete Univerze v Ljubljani. Kot doktorand se je izpopolnjeval na Inštitutu AFRC v Cambridgeu in na britanskem Nacionalnem inštitutu za medicinske raziskave MRC v Londonu, kjer še vedno občasno sodeluje pri raziskavah delovanja človeških endotelialnih celic. Od 1994 je del osebja, ki poučuje na vsakoletni dvotedenski mednarodni šoli mikroelektrodnih tehnik v Plymouthu. Od 1995 je zaposlen na Oddelku za biologijo UL BF, kjer poučuje fiziologijo živali in nevrobiologijo. Glavno področje njegovih raziskav je celična fiziologija žuželčjih fotoreceptorjev in predvsem odnos med fotoreceptorsko celico in njenimi mitohondriji. Poleg tega v zadnjih letih sodeluje tudi pri raziskavah procesov, povezanih z nastankom sive mrežnice, v sodelovanju z raziskovalno skupino očesne klinike UKC Ljubljana.

Dr. Gregor Zupančič is a biologist. He did his MSc and PhDs in the field of molecular cell physiology at the University of Ljubljana Medical School's Institute of Pathophysiology. During his PhD studies he spent time at the UK AFRC institute in Cambridge and at the UK MRC National Institute for Medical Research in London where he is still partially involved in the research of human endothelial cell function. Since 1994 he has been part of the teaching staff at the annual international school of microelectrode techniques in Plymouth. Since 1995 he works at the University of Ljubljana Biotechnical Faculty's Department of Biology where he is teaching animal physiology and neurobiology. His main area of research is the cell physiology of insect photoreceptors and especially the relationship between the photoreceptor cells and their mitochondria. In addition to this he is in recent years collaborating with the research group of the University Clinical Centre's Eye Clinic in researching mechanisms of cataract formation.

En gram na liter ali po potrebi tudi več *One gram per liter or more when needed*

Marjan Rupnik

Univerza v Mariboru, Inštitut za fiziologijo, Medicinska fakulteta (*University of Maribor, Faculty of Medicine, Institute of Physiology*), Slomškov trg 15, SI-2000 Maribor, Slovenija
marjan.rupnik@uni-mb.si



Izvleček: Sladkorna bolezen je resen problem. Na svetu jo ima več sto milijonov ljudi in veliko število hišnih ljubljencev. Do sladkorne bolezni pride, ko telo nima več inzulina (tip 1) ali pa ga nima dovolj (tip 2). Eden najočitnejših znakov te bolezni je povišana raven sladkorja oziroma glukoze v krvni plazmi. Pomen inzulina pri uravnavanju glukoze v plazmi smo do neke mere spoznali že pred skoraj 100 leti. Vmes se je zgodilo še stoletje intenzivnih znanstvenih in drugih raziskav. Pa vendar zdravila proti sladkorni bolezni še vedno nimamo, povrhu pa imamo vsako leto več bolnikov s to boleznijo. Je torej možno, da je pri sladkornem bolniku narobe še kaj drugega, kot samo to, da mu inzulin ne uspe znižati sladkorja na fiziološki 1 gram na liter?

Abstract: Diabetes mellitus is a serious problem. Worldwide, several hundred million people and many pets have this disease. Diabetes mellitus occurs when there is no insulin in the body (type 1) or there is not enough insulin (type 2). One of the major signs of the disease is increased blood plasma sugar, i.e. glucose levels. To some extent, the importance of insulin for regulation of plasma glucose has been known for almost 100 years. Despite this century of intensive scientific and other research activities, we still do not have the cure for diabetes mellitus and in addition, the number of diabetic patients continues to grow. Is it therefore possible that in patients with diabetes mellitus the problems lays somewhere beyond the inability of insulin to lower glucose back to physiological 1 gram per liter?

Uvod

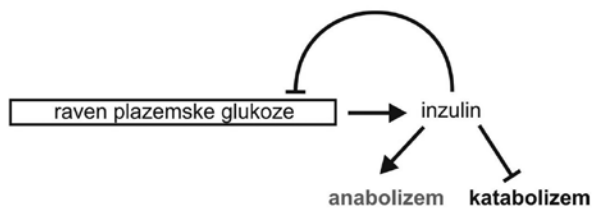
Ime *diabetes mellitus* ali sladkorna bolezen pove samo to, da bolnik izloča veliko sladkega urina (Rollo 1797). Urin zdravega človeka ni slahek in ga ni veliko. Izločanje krvnega sladkorja ali glukoze skupaj z veliko količino vode v urin je v naravnem okolju zelo potratno. Glukoza se začne izločati v urin, kadar je njena koncentracija v krvni plazmi tako visoka, da je transportnih beljakovin, ki prek epitelija ledvičnih tubulov neprestano »rešujejo« filtrirano glukozo, premalo in le-ta uide v urin v končnih delih osnovnih enot ledvic, torej nefronov. S seboj pa glukozo osmotsko potegne še večjo količino vode (Guyton in Hall 2006). Ima taka potrata glukoze kot energije in na kopnem tako omejene vode sploh kak smisel?

Fiziološka vloga inzulina

Farmacevtska industrija prodaja inzulin kot hormon za zniževanje ravni glukoze v plazmi, zato ga v glavnem poznamo samo po tej funkciji. Vendar je funkcija inzulina za zniževanje glukoze v plazmi bolj obrobna. Fiziološko je za preživetje organizma neprimerno bolj pomembna vloga

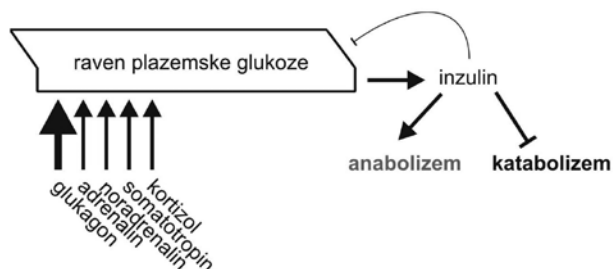
inzulina kot zaviralca razgradne presnove ali katabolizma (Berne in Levy 1993). Zadostna raven inzulina v plazmi bo – ne glede na to, ali smo tik po jedi ali ne – v celicah omogočala skladiščenje pomembnih makromolekul. Energijo organizmi skladiščijo v obliki trigliceridov in glikogena, medtem ko sta struktura in funkcija »shranjeni« v obliki beljakovin. Te makromolekule so v celicah shranjene za »slabše čase«, ki so v naravnem okolju zelo pogost pojav. Slabi časi za organizem nastopijo takrat, ko v plazmi pade raven glukoze. Do tega lahko pride že čez noč, če ponoči nismo obiskali hladilnika. In kadar je v plazmi malo glukoze, pade tudi raven hormona inzulina. Pri takem fiziološkem pomanjkanju inzulina bodo celice v nadzorovanem obsegu razgrajevale pomembne makromolekule in jih sproščale v plazmo v obliki prostih maščobnih kislin, glicerola, glukoze ter aminokislin (Berne in Levy 1993). S temi hranili lahko preživimo noč in normalno začnemo dan tudi brez nočnih obiskov v kuhinji. In na ta način lahko tudi ponoči med spanjem porabimo nekaj maščobe iz celic. Nizka raven glukoze v fiziološkem okviru organizma torej pomeni nizko raven inzulina in razgradno presnovo (Boron in Boulpaep 2009). Samo po negativni povratni

zvezi bo visoka raven inzulina nižala plazemsko raven glukoze (slika 1).



Slika 1: Fiziološko uravnavanje in vloga inzulina pri presnovi. Puščica pomeni aktivacijo, črtica inhibicijo procesa.

Ko je človek še živel v svojem naravnem okolju, za to funkcijo inzulina skoraj nikoli ni bilo potrebe. Običajne fiziološke poti vpliva med glukozo in inzulinom torej ne smemo razumeti drugače kot to, da je raven inzulina v plazmi primarno odvisna od ravni glukoze v plazmi. In raven inzulina v plazmi mora tako rekoč vedno zadostovati, zato da telo lahko gradi in obnavlja celice ter shranjuje energijo. Ne čudi torej, zakaj ima organizem obsežne in redundantne mehanizme za zviševanje glukoze v plazmi. Če en mehanizem zataji, ga v celoti oziroma redundantno nadomesti drugi. Pri povišani telesni aktivnosti, recimo pri daljšem teku, bodo raven glukoze v plazmi zviševali hormoni glukagon, noradrenalin, adrenalin, kortizol in rastni hormon, somatotropin (slika 2).



Slika 2: Obsežni in redundantni mehanizmi zviševanja glukoze v plazmi

Pri tem se bo v glukozo razgrajeval glikogen ali pa bo glukoz nastajala v procesu glukoneogeneze iz glicerola in aminokislin. Delovanje rastnega hormona somatotropina tako vpliva na delovanje inzulina, da somatotropin prepreči negativno povratno zvezo, ki inzulinu omogoča znižati glukozo v plazmi. Na ta način glukoz v plazmi ostane visoka, posledično ostane visok tudi inzulin in procesi vgradnje aminokislin in s tem rasti lahko nemoteno potekajo (Berne in Levy 1993). Inzulin je tako bolj razumeti kot poglobitnega varuha pomembnih zalog energije in beljakovin za strukturo in funkcijo v celici.

Inzulin in sladkorna bolezen

Vsem oblikam sladkorne bolezni je skupno, da so potrebe po inzulinu v organizmu večje, kot je razpoložljivost inzu-

lina (Pickup in Williams 2003). Pri sladkorni bolezni tipa 1 inzulina v organizmu ni, pri tipu 2 pa inzulin ne učinkuje, čeprav ga je v plazmi lahko celo več kot običajno. Glukoza v plazmi se lahko zaradi pomanjkljivega učinkovanja inzulina nekajkrat poveča glede na normalne razmere in jo skozi ledvice izgubljamo z velikim volumnom urina. Kako potratno! Glukoza v plazmi je višja, ker povratna zveza za zniževanje glukoze prek inzulina ne deluje. Povrhu vsega je glukoz višja, ker so povišane plazemske koncentracije prej omenjenih hormonov, ki zvišujejo raven glukoze v plazmi (Berne in Levy 1993). Toda zakaj se organizem trudi še povečati raven in s tem tratiti glukozo in vodo? Potrato glukoze in vode lahko razumemo samo prek razumevanja dejstva, kako ključna je glukoz za izločanje inzulina. Telo se na vse pretege trudi, da bo doseglo tolikšno raven glukoze, da bi ta zadostovala vsaj za osnovno sekrecijo inzulina. Pri tipu 1 sladkorne bolezni, pri katerem ni inzulina, ker ni celic beta, ki izločajo inzulin iz otočkov celic v trebušni slinavki, je to »misija nemogoče«. Pogosto se v teh primerih glukoz poveča prek vseh fizioloških meja in doseže 6 in več gramov na liter, kar pa nikakor ne zadostuje za proženje inzulina, ker celic beta ni. Pri tipu 2 sladkorne bolezni ta mehanizem nekaj časa in do neke mere deluje, a ima svojo ceno. Povišana raven glukoze v plazmi je namreč tudi neposredno škodljiva (Pickup in Williams 2003).

Maščobe in beljakovine za vsako ceno

Pomembno vprašanje je, zakaj poskuša organizem tako silovito sprožiti izločanje inzulina v kri? In to na račun potratne izgube glukoze in vode z urinom in neposrednih škodljivih učinkov glukoze? Kaj se torej zgodi, če telo tega ne stori? Poglavitni razlog je ohranjanje trigliceridov kot edinega resnega vira energije za preživetje daljših obdobj pomanjkanja, npr. zime v naravnem okolju, in seveda strukture in funkcije v obliki beljakovin. V primerjavi s temi makromolekulami je pomen glukoze kot energijske ali funkcionalne molekule tako rekoč zanemarljiv. To pa še ni vse. Še bolj nevarni so negativni vplivi pomanjkanja inzulina ali pomanjkljivega delovanja tega hormona v organizmu na razgradno presnovo. Ko se zaradi razgradne presnove v plazmi pojavi več prostih maščobnih kislin in aminokislin, kot pa jih »peči« v mitohondrijih lahko »skurijo« v oksidativni presnovi (Berne in Levy 1993). Za kurjenje večjih količin maščobnih kislin v povprečno treniranem človeku na žalost resno primanjkuje mitohondrijev (Boron in Boulpaep 2009). Zadostna treniranost bi pomenila doseganje maksimalne aerobne kapacitete, ki jo posameznik lahko doseže v nekaj mesecih s petimi do desetimi urami aerobnega treninga na teden (Willmore *et al.* 2008). Tolikšna stopnja treniranosti pa je v naši družbi redka.

Kisle in mastne pasti pomanjkanja inzulina

Proste maščobne kisline torej ne morejo zgoreti zaradi premajhnega števila mitohondrijev. Kopičiti se začnejo vmesni produkti (acetil CoA), iz njih pa nastajajo molekule, ki so posebej škodljive za človekovo telo. Nevarna so predvsem ketonska telesa in holesterol.

Ketonska telesa so vir vodikovih ionov in zakisajo kri. Že pri nekajurnem stradanju pri zdravemu človeku lahko inzulin dovolj pade, da se tvorijo ketonska telesa in pride do zadaha po acetonu (Boron in Boulpaep 2009). Zaloge maščobnih kislin so po navadi tako velike, da je posledično zakisanje s ketonskimi telesi resen izziv za kislinsko-bazno ravnovesje in pri nezdravljenem bolniku s sladkorno boleznijo tipa 1 lahko vodijo v smrt (Berne in Levy 1993).

Druga nevarnost je tvorba holesterola v telesu. Holesterol je nujno potrebna molekula v človeškem telesu z vrsto ključnih celičnih in sistemskih vlog. Brez njega membrane naših celic ne bi bile tako tekoče, kot so sicer. Težko si predstavljamo delovanje našega telesa brez steroidnih hormonov, npr. glukokortikoidov, ali pa razmnoževanje brez spolnih hormonov. Vsi ti steroidni hormoni nastajajo iz holesterola (Boron in Boulpaep 2009). Holesterol zunaj fiziološko uravnavanih meja in ob čezmerni tvorbi v telesu vodi v dislipidemijo, ki jo običajno izmerimo kot povišano koncentracijo lipoproteinov nizke gostote (LDL, ang. low density lipoprotein). Preveč LDL-a med drugim maši žile, kar nikoli ni zaželeno, četudi se to neprestano in že od rojstva naprej dogaja v sleherniku. Vendar je tvorba aterosklerotičnih sprememb pri sladkornih bolnikih zaradi dislipidemij nekajkrat višja kot pri zdravih ljudeh.

Težave inzulinske odpornosti

Pri neučinkovitosti inzulina pri sladkornih bolnikih tipa 2 zaradi inzulinske odpornosti so težave s presnovo podobne, a ne tako očitne kot pri popolnem pomanjkanju inzulina (Pickup in Williams 2003). Še vedno nekatere celice čezmerno razgrajujejo trigliceride in beljakovine in je hranil v plazmi preveč. Večina celic v telesu vseeno deluje bolj ali manj normalno. Glukoza nikoli ne zraste tako visoko, nevarnost ketonskih teles in holesterola je raztegnjena na dosti daljše časovno obdobje. Inzulinska odpornost lahko nastopi zaradi zelo različnih vzrokov, a vedno je razlog v tem, da je inzulina premalo za potrebe celotnega organizma (Berne in Levy 1993). Lahko je vzrok v premajhni velikosti ali številu otočkov trebušne slinavke glede na velikost telesa. V določenih tkivih je lahko zmanjšano število receptorjev za inzulin ali pa so ti okvarjeni. Lahko so okvarjene tudi signalne poti, ki so vezane na signalizacijo inzulinskega receptorja. Večina celic v takem organizmu je lahko še vedno anabolna, manjšina celic pa sprošča hranila

in neprestano in dolgoročno obremenjuje kislinsko-bazno ravnovesje, prispeva k povišanju LDL-a v plazmi in mnogim bolezenskih spremembam, ki se drugotno pojavijo pri sladkornih bolnikih.

Kako se lahko organizem brani proti inzulinski odpornosti? Najlažje tako, da uspe zagotoviti, da so tkiva res lačna. Skeletna mišica je po zadostni telesni aktivnosti zelo lačna in sama privzema glukozo in druga hranila (Richter *et al.* 2004). Na kavču pred televizorjem pa je za tak privzem hranil potreben inzulin. V tem primeru se organizem lahko brani s tem, da z mnogimi razpoložljivimi mehanizmi dvigne glukozo v plazmi, ta pa posledično zagotovi več inzulina. Povišana glukoza torej ni nujno znak sladkorne bolezni, temveč samo znak, da se naše telo brani pred oziroma kompenzira inzulinsko odpornost. Povišana glukoza v urinu vedno spremlja diabetes mellitus, a v plazmi in urinu so še druge snovi, ki so verjetno s samo fiziologijo bolezni povezane bolj kot glukoza. Glukozo in ketonska telesa v krvi in urinu je relativno enostavno zaznati (voh, okus) in rutinsko meriti s priročnimi merilci, medtem ko je merjenje količine drugih hranil, npr. prostih maščobnih kislin, posredno in dolgotrajno. Bilo bi pa zelo koristno.

Sklep

Pomen inzulina kot hormona, ki znižuje krvni sladkor, je precenjen iz ekonomskih razlogov, saj inzulin izdelujemo, prodajamo in uporabljamo predvsem za ta namen. Zdravimo, ker imamo zdravilo. Gotovo inzulin ni edina rešitev. Kje je torej možnost za rešitev problema sladkorne bolezni?

Največji del rešitve je v zmanjševanju pomena hrane za preživetje. Prepogosto se s hrano v osami ali še pogosteje v družbi znižuje učinke stresa in bolečine. Zasvojenost s hrano je enaka kot vse druge zasvojenosti. Hrana naj zagotavlja samo zadostne količine kalorij in esencialnih elementov v uravnoteženi prehrani. Verjetno se da uživati tudi v majhni količini hrane. Nadaljnji deli rešitve so zmanjševanje neposredno razpoložljivega sladkorja v hrani, v povečani porabi kalorij in razumevanju pomena dolgotrajne aerobne vadbe. To so vse stare resnice, a brez smiselne fiziološkega ozadja nimajo vstopa v navade splošne populacije. Nikakor ne bodo vstopile tako hitro, kot je to uspelo uporabi inzulina, so žal prepoceni. V prvih letih uporabe, v dvajsetih letih prejšnjega stoletja, je bil inzulin medicinski čudež. Do kasnejše ekonomske uspešnice ni bilo daleč. Stranski učinki (slepota, odpoved ledvic, nevropatije, amputacije organov ipd), ki jih je prvi opisal Joslin že pred drugo svetovno vojno, so ostali v ozadju (Pickup in Williams 2003). In se do danes niso spremenili. Kot pri vsaki drugi terapiji s hormoni ali zdravili, in tukaj se dajanje hormona inzulina ne razlikuje od bolj negativne uporabe sintetičnih hormonov, na primer uporabe heroína. Tudi heroín samo nadomešča, a tudi presega učinke telesu lastnih

morfinov. Za določen učinek potrebne koncentracije vnesenega hormona se v obeh primerih postopno povečujejo. Najprej zaradi neoptimalnega mesta dajanja in nefizioloških časovnih okvirov delovanja prihaja v določenih delih telesa do prehodno previsokih odmerkov. Na te previsoke odmerke se tarčne celice odzovejo s tem, da skrijejo receptorje za hormone, podobno kot si človek pokrije ušesa ob preglasni glasbi, in kmalu so potrebne višje doze hormona. Vse dokler celice v celoti ne postanejo odporne na inzulin. In ko celice ne čutijo več inzulina, je celoten organizem v resnih težavah in prevlada razgradna presnova.

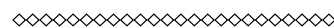
Kakor koli že, doseganje maksimalne aerobne kapacitete pri diabetiku tipa 2 pri veliki večini bolnikov zelo izboljša ali celo odstrani bolezen (Efendic *et al.* 2008). Podobno lahko tovrstna telesna aktivnost značilno pomaga h kakovosti življenja vseh sladkornih bolnikov in seveda tudi vseh drugače zdravih ljudi.

Sladkorna bolezen je bolezen moderne sveta z značilnostmi epidemije. Tako pri ljudeh, hišnih ljubljenskih in drugih živalih v ujetništvu. Težko je vzroke za epidemijo

v tako raznoliki družini pripisati samo slabim genom. V človekovem naravnem okolju je bilo v procesu evolucije za preživetje zime zelo koristno imeti gene, ki so pospeševali debelost, poviševali glukozo v plazmi. Ti geni preživetvene odličnosti so v obdobjih pomanjkanja pomenili razliko med preživetjem in smrtjo. Prehrabne navade in telesna neaktivnost v moderni družbi s temi geni odličnosti žal niso skladni. Dobro je, da to vemo.

VIRI

- Berne R. M., Levy M. N. (1993): *Physiology*. Mosby, St. Louis.
- Boron W. F., Boulpaep E. L. (2009): *Medical physiology: a cellular and molecular approach*. Saunders Elsevier, Philadelphia.
- Efendić S., Alvarsson M., Brismar K., Wagner H. (2008): Pathophysiology and treatment of patients with type 2 diabetes exhibiting failure to oral drugs. *Acta Physiologica* 192: 117–125.
- Guyton A. C., Hall J. E. (2006): *Textbook of medical physiology*. Saunders Elsevier, Philadelphia.
- Pickup J. C., Williams I. G. (2003): *Textbook of diabetes*. Blackwell Science Ltd., Berlin.
- Richter E. A., Nielsen J. N., Joergensen S. B., Froesig C., Birk J. B., Wojtaszewski F. P. (2004): Exercise signalling to glucose transport in skeletal muscle. *Proceedings of the Nutrition Society* 63: 211–216.



Marjan 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 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 insuline 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).

Pomen sistemske obravnave kompleksnih živih sistemov za trajnostni razvoj

The importance of systems approach to complex living systems for sustainable development

Marko Debeljak

Institut Jožef Stefan (*Jozef Stefan Institute*), Jamova 39, SI-1000 Ljubljana, Slovenija
marko.debeljak@ijs.si



Izvleček: Trajnost kot splošno sprejet cilj sodobne družbe je odraz visoke okoljske ozaveščenosti javnosti in pomeni odločitev sodobne družbe za kvalitativni civilizacijski napredek. Osnovni pogoj za uveljavitev koncepta trajnosti je poznavanje zakonitosti struktur in procesov rasti in razvoja naravnih sistemov in uporaba sistemskega načina razmišljanja. Zaradi kompleksnosti, nelinearnosti, nepredvidljivosti in nepovratnosti je organicistični pristop preučevanja značilnosti naravnih sistemov edini objektivni pristop. Ta je osredotočen na povezanost, sorodnost in vsebinskost, kar vodi v razvoj sistemskega načina razmišljanja. Njegove temeljne značilnosti so: osredotočenost na celoto in ne samo na sestavne dele, preučevanje odnosov (procesov) med elementi (podsistemi) in ne samo preučevanje značilnosti posameznih elementov (podsistemov), odkrivanje vzorcev na nivoju sistema in ne le posamičnih interakcij ter uporaba kvalitativnih in kvantitativnih pristopov. Sodobne sistemske in metodološke znanosti, ki temeljijo na

sistemskem razmišljanju, omogočajo hiter razvoj organicističnega pristopa k preučevanju značilnosti naravnih sistemov in omogočajo razvoj koncepta trajnosti.

Abstract: Sustainability as a generally accepted goal of modern society is a reflection of high public environmental awareness and its decision to achieve a qualitative progress of modern civilization. The basic condition for the development of the concept of sustainability is knowledge about the structures and processes of natural systems and the use of systems thinking. Given the complexity, nonlinearity, unpredictability and irreversibility of natural systems, the most objective research approach to these systems is organicistic approach. It is focused on the relationships, similarities and contents which lead to the development of systems thinking. Its main characteristics are: a focus on the whole and not just its parts, examining the relations (processes) between elements (subsystems) rather than examining the characteristics of individual components (subsystems), detecting patterns at a systems level and not only individual interactions, and the use of qualitative and quantitative approaches. Modern systems and methodological sciences which are based on systems thinking, enabling rapid development of organicistic approach to studies the characteristics of natural systems and facilitate the development of the concept of sustainability.

Uvod

Rachel Carson je v knjigi *Nema Pomlad* (1972) zapisala: «Ovladovanje narave je prazna beseda, spočeta v neznanju in porojena v kamenodobni biologiji in filozofiji, ko je človek še mislil, da je narava ustvarjena zato, da mu služi.» *Nema pomlad* in njej podobne knjige kot na primer *Meje rasti* – Dennis Meadows (1974) so pripomogle k ozaveščanju javnosti o neločljivi povezanosti človeka z okoljem in ogrožanju lastnega obstoja zaradi neodgovornega izkoriščanja naravnih virov.

Ogroženost narave je odvisna od razmerja, kaj človek zmore in kaj človek sme. Kaj človek sme, je izrazito etični kriterij, ki pa je močno odvisen od uporabljenega znanstvenega pristopa v preučevanju značilnosti naravnih sistemov. Spreminjanje odnosa človeka do okolja se odraža na stanju okolja oz. na ukrepih, ki jih človeška družba poskuša uporabiti za zmanjšanje ogroženosti narave. Trajnost kot splošno sprejet cilj sodobne družbe je odraz visoke okoljske ozaveščenosti javnosti in pomeni odločitev sodobne družbe za kvalitativni civilizacijski napredek.

Osnovni pogoj za razvoj koncepta trajnosti je poznavanje zakonitosti struktur in procesov rasti in razvoja naravnih sistemov in uporaba sistemskega način razmišljanja. Trajnost je izrazito sistemski pojem, pri čemer predstavlja ekosistem njegovo osnovno prostorsko in funkcionalno enoto. Uveljavljanje koncepta trajnosti temelji na 1) poznavanju sistemskih značilnosti živih sistemov, 2) znanju o njihovih samoorganizacijskih, samoregulacijskih in samoreprodukcijskih procesih in 3) uporabi sistemskega načina razmišljanja.

Sistemske značilnosti živih sistemov

V šestnajstem in sedemnajstem stoletju se je pojmovanje sveta, ki je skoraj dva tisoč let temeljilo na Aristotelovi filozofiji in krščanski teologiji, radikalno korenito spremenilo. Vzrok za spremembe so bila nova odkritja na področju geografije, fizike, astronomije in matematike. Iz razumevanja sveta so izginili teološko-spiritualni svetovi, nadomestil jih je pojem sveta kot stroja. Utemeljena je bila metoda analitičnega mišljenja (kartezijski mehanicizem), s pomočjo katere sklepamo o značilnosti celote iz lastnosti njenih sestavnih delov in kjer so zakoni narave podrejeni zakonom fizike in kemije.

Romantično gibanje osemnajstega in devetnajstega stoletja se je ostro uprlo kartezično-mehanicistični paradigmi. Nemški romantiki so se vrnili k Aristotelovi tradiciji, ki je osredotočena na organicističen pogled na življenje. V tem gibanju je imel Johann Wolfgang von Goethe osrednjo vlogo, saj je na živa bitja gledal iz dinamičnega in razvojnega zornega kota in je v preučevanje bioloških oblik uvedel morfologijo – vedo o oblikah in strukturah organizmov (Haraway 1976).

Oster kritik mehanicistične dogme o življenju je bil tudi nemški filozof Immanuel Kant, ki je postavil jasno mejo med strojem in živimi organizmom. Trdil je, da sestavni deli stroja omogočajo le njegovo delovanje, medtem ko sestavni deli živih organizmov omogočajo njihov obstoj in razvoj (Websteri in Goodwin 1982). Organizem je pojmoval kot samoorganizirajočo in samoohranjevalno celoto.

Morfologija in drugi organicistični pristopi k raziskovanju značilnosti življenja (sistematika – Carl von Linné, evolucija – Charles Darwin, ekologija – Ernest Heinrich Haeckel) so bili vse do konca devetnajstega stoletja prevladujoči. Odkritja na področjih mikrobiologije, embriologije in zakonov dedovanja so življenje ponovno začela razlagati kot produkt izključno fizikalno-kemičnih mehanizmov. Ponovni vzpon mehanicističnega koncepta pojmovanja življenja je bil zelo hitro podvržen ostrim kritikam, ki so spet opozarjale, da sta fizika in kemija pomembni, vendar nezadostni za razlago pojava življenja ter da živega organizma ni mogoče preučevati z redukcionističnim pristopom,

saj predstavlja višjo integrirano celoto, kot samo seštevke njegovih sestavnih delov. Zagovorniki organicizma, ki so pripadali tako imenovanim vitalistom, so funkcijo, ki dele povezuje v celoto, pripisovali morfogenetskim poljem (Sheldrake 1981), medtem ko so jo organicisti pripisovali kompleksnosti povezav in interakcij med elementi živega sistema.

Na nadaljnji razvoj organicističnega pristopa je imel velik vpliv biokemik Lawrence Henderson (1913), ki je vpeljal pojem sistem za pomensko označevanje živega organizma kot integrirane celote odnosov med njegovimi sestavnimi deli.

Biolog Joseph Woodger je s preučevanjem organizacije elementov v živih sistemih odkril njihovo hierarhično večnivojsko strukturo. Vsak živ organizem predstavlja celoto iz sestavnih delov in je hkrati tudi sestavni del neke večje celote. Dokazal je, da na različnih hierarhičnih nivojih obstajajo drugačne stopnje kompleksnosti, za katere veljajo drugačne zakonitosti (Lilienfeld 1978).

V mehanicističnem znanstvenem okviru med elementi živih sistemov obstajajo linearne vzročno-posledične povezave, medtem ko je v organicističnem pogledu vsaka struktura videna kot rezultat nelinearnih procesov, ki potekajo med njenimi elementi.

V dvajsetih letih dvajsetega stoletja je fiziolog Walter Cannon (1967) nadaljeval z razvojem Claude Bernardovega principa o konstantnosti notranjega okolja organizma in ga izpopolnil v koncept homeostaze – samoregulacijskega mehanizma, ki organizmu omogoča vzdrževanje stanja notranjega dinamičnega ravnovesja. Cannonov koncept homeostaze je močno vplival na Bertalanffyev poskus (1968), da bi različne koncepte organicistične biologije združil v formalno teorijo živih sistemov, s katero bi opisal principe njihove organiziranosti. Splošno teorijo sistemov je opredelil kot znanost o celoti, ki je uporabna na področjih, ki se ukvarjajo s preučevanjem organiziranosti sistemov.

Spoznanje, da živi sistemi spontano težijo k večji kompleksnosti in urejenosti, je za razliko od brezčasne Newtonove mehanike zahtevalo novo znanost o kompleksnosti. Bertalanffy je dokazal, da so živi organizmi kompleksni odprti sistemi, ki jih ne moremo opisati s klasično termodinamiko kot tedaj edino vedo o kompleksnih sistemih. Predvidel je, da bi lahko v odprtih sistemih prišlo do spontanega zmanjševanja nereda (entropije), kar je v nasprotju z drugim zakonom klasične termodinamike. Veljavnost drugega zakona termodinamike se mu je zato zdela v odprtih sistemih vprašljiva. Razrešitev tega problema je prinesla teorija samoorganizacije kot osrednji koncept sistemskega razumevanja življenja.

Samoorganizacija

Začetki preučevanja samoorganizacije izvirajo iz zgodnjih dni kibernetike, ko so znanstveniki pričeli sestavljati matematične modele, s katerimi so poskušali razumeti delovanje živčnega sistema (McCulloch in Pitts 1943).

V petdesetih letih dvajsetega stoletja je Hintz von Foerster s pomočjo matematike kompleksnosti razvil prvi kvalitativni model samoorganiziranja v živih sistemih. Z njim je opisal eno temeljnih lastnosti samoorganizacijskega sistema, ki poleg vnašanja urejenosti v sistem, urejenost jemlje tudi iz energijsko bogatih materialov, ki so že vgrajeni v strukturo sistema, s čimer še povečuje notranji red (Foerster in Zopf 1962). Iz te lastnosti je tudi izpeljal izraz »urejenost iz šuma«.

V sedemdesetih in osemdesetih letih prejšnjega stoletja so ideje samoorganizacije vzpodbudile številne znanstvenike, da so se zelo podrobno posvetili preučevanju samoorganizirajočih sistemov. Ilya Prigogine se je posvetil preučevanju disipativnih struktur in termodinamiki nepovratnih procesov (Prigogine 1967, Prigogine in Glansdorff 1971, Prigogine 1980, Prigogine in Stangers 1984), Manfred Eigen (1971) je obravnaval hipercikle, Humberto Maturana in Francisco Varela (1980) sta odkrila autopoiesesijo in James Lovelock (1979) je uvedel koncept Gaia. Rezultati različnih pristopov preučevanja samoorganizirajočih sistemov se medsebojno dopolnjujejo in potrjujejo ter predstavljajo temelj za oblikovanje enotne sistemske teorije o živih sistemih.

Za žive sisteme so značilni stalni pretoki in spremembe v strukturi in metabolizmu in se nahajajo daleč stran od termodinamičnega ravnovesja. V primeru da se ti procesi ustavijo, pride do kemičnega in termičnega ravnovesja, kar za organizem oz. sistem pomeni smrt. Sistemi, ki se vzdržujejo stran od termodinamičnega ravnovesja, se imenujejo »disipativne strukture«, s čimer je poudarjena tesna povezanost med strukturo in redom na eni strani in disipacijo energije na drugi. V klasični termodinamiki je disipacija energije vedno povezana z izgubami, vendar koncept disipativnih struktur uvaja radikalne, drugačne poglede na disipacijo energije, saj pokaže, da v odprtih sistemih disipacija postane vir za doseganje urejenosti strukture oz. reda (Prigogine in Stangers 1984).

Lastnosti disipativnih struktur ne izvirajo iz lastnosti njenih sestavnih delov, ampak so posledica supermolekularne organiziranosti. V sistemih, ki se nahajajo daleč stran od termodinamičnega ravnotežja, so procesi med seboj povezani s številnimi povratnimi zankami. S spontanem razvojem sistema, to je z oddaljevanjem od termodinamičnega ravnotežja, se večja njegova kompleksnost in za njegov opis se mora uporabiti višja stopnja nelinearnosti matematičnih enačb. Nelinearne enačbe imajo po navadi več kot

eno samo rešitev in čim večja je stopnja nelinearnost, tem večje je število možnih rešitev. To pomeni, da lahko sistem zavzame številna stanja, ki so časovno in prostorsko značilna samo za določen sistem. Bolj kot je sistem razvit, večja je njegova nelinearnosti in večje je število oblik, ki jih lahko zavzame.

Zaradi naraščanja nelinearnosti lahko postane sistem v določenih trenutkih zelo občutljiv na majhne spremembe v svojem okolju. Te majhne naključne fluktuacije, pogosto imenovane šumi, lahko v primeru, da se sistem nahaja blizu bifurkantne točke, povzročijo spremembo smeri razvoja sistema (primer zamaha metuljih kril v Avstraliji, ki lahko povzroči orkan v ZDA). Ker so vsi živi sistemi obdani s fluktuirajočimi okolji in ker nikoli ne vemo, katera fluktuacija se bo pojavila v posamezni bifurkantni točki, ne moremo nikoli predvideti njihovega nadaljnega razvoja. Zato je smer razvoja živih sistemov nedoločljiva. Za opis teh značilnosti je uveden pojem »urejenost skozi fluktuacije« (Prigogine in Stangers 1984).

Raziskave disipativnih struktur so pokazale, da igrajo v živih organizmih, ki se nahajajo daleč stran od ravnovesja, nepovratni procesi konstruktivno in nenadomestljivo vlogo. Puščica časa, ki jo je uvedla klasična termodinamika, je v skladu z drugim zakonom termodinamike vedno usmerjena k povečevanju neurejenosti. V teoriji disipativnih struktur je drugi zakon termodinamike še vedno veljaven, vendar so odnosi med entropijo in redom videni v drugačni luči.

Disipativne strukture predstavljajo otoke reda v morju nereda, ki vzdržujejo in celo povečujejo svojo urejenost na stroške večjega nereda v njihovem okolju. Na primer, živi organizmi jemljejo iz svojega okolja urejene strukture (hrano) in jih v procesih metabolizma pretvarjajo v nizko urejene disipativne strukture (odpadki), ki jih vračajo v okolje. Tako red plava v neredu, medtem ko entropija celotnega sistema (živ sistem in njegovo okolje) narašča skladno z drugim zakonom termodinamike.

Opis disipativnih struktur, ki se nahajajo daleč stran od termodinamičnega ravnotežja, zahteva nelinearno matematiko, sposobno opisa številnih, med seboj prepletenih, povratnih zank. V živih sistemih so to katalitične povratne zanke (to so nelinearni, ireverzibilni kemični procesi), ki vodijo k nestabilnosti prek pozitivnih povratnih zank. Ko disipativna struktura doseže točko nestabilnosti (bifurkantna točka), v teorijo vstopi element nedoločljivosti. V bifurkantni točki je obnašanje sistema popolnoma nedoločljivo. V njej se lahko spontano pojavijo nove strukture višje urejenosti in kompleksnosti. Samoorganizacija in spontan pojav urejenosti sta rezultat kombiniranih učinkov neravnovesja, povratnih zank nestabilnosti in ireverzibilnosti.

V odprtem sistemu, ki je daleč stran od termodinamičnega ravnovesja in ki vsebuje notranje povratne zanke, nastopa samoorganizacija kot spontan pojav nastajanja novih struktur in oblik.

Splošne značilnosti sistemskega razmišljanja

Preučevanje živih sistemov s sistemskimi pristopi vodi v razvoj sistemskega načina razmišljanja, ta pa v spremembo paradigme pogleda na življenje in okolje, s katerim je neločljivo povezano.

Organicistični pristop preučevanja živih sistemov je osredotočen na povezanost, sorodnost in vsebinskost. Z vidika sistemskega razmišljanja je značilnost živega sistema lastna samo celoti in ni enaka nobeni lastnosti njenega podsistema. Njegove lastnosti izvirajo iz interakcij med značilnostmi njegovih podsistemov, ki pa so določljive le v okviru večje celote. Lastnosti sistema tako ne moremo razbrati iz njegovih sestavnih delov, ampak le iz njihovega vsebinskega pomena za sistem, v katerega je vpet.

Sistemskega razmišljanja se zato ne osredotoča na osnovne gradnike sistema, ampak na osnovne principe njihove organiziranosti in je zato vsebinsko razmišljanje. Analitični pristop celoto najprej razgradi na sestavne dele in iz njihovih značilnosti sklepa o značilnostih osnovnega sistema, medtem ko sistemski pristop odkriva značilnosti sistema iz njegovega pomena za sistem višje stopnje (okolje sistema), v katerem predstavlja preučevani sistem samo enega od podsistemov.

Descartes, utemeljitelj analitičnega determinizma, je za razumevanje življenja vpeljal znanstveni pristop, ki značilnosti celote poskuša razumeti iz značilnosti posameznih sestavnih delov. Takšen pristop ne upošteva nelinearnih povezav med elementi, ne upošteva povratnih vplivov med elementi in ne upošteva časa, ki omogoča sistemu spontan razvoj. Na podlagi rezultatov preučevanj disipativnih struktur živih sistemov lahko sklenemo, da je potrebno za njihov opis uporabiti organicistični pristop, ki je izvedljiv samo z uporabo sistemskega načina razmišljanja.

Sistemskega razmišljanja in sistemski pogled obravnava živ sistem kot povezano celoto. Njegove osnovne lastnosti poskuša razumeti na temelju preučevanja odnosov med njegovimi podsistemi ter med sistemom in njegovim odnosom z okoljem. Sistemsko razmišljanje je osredotočeno na kvalitativne in kvantitativne opise struktur in procesov. Sistem opisuje z vidika njegove vloge v sistemu, v katerega je vpet (npr. vlogo gozdne mlake moramo preučevati z vidika gozda, gozd moramo preučevati z vidika bioma, v katerega sodi itd.).

Osnovne lastnosti sistemskega razmišljanja lahko strnemo v naslednje značilnosti:

- pozornost vedno usmerimo na celoto in ne samo na njene sestavne dele,
- osredotočimo se na preučevanju odnosov (procesov) med elementi (podsistemi) in ne le na preučevanju značilnosti posameznih elementov (podsistemov),
- v sistemu poskušamo odkriti vzorce obnašanja celote in ne le posamične interakcije med nekaterimi elementi,
- za opis značilnosti uporabljamo tudi kvalitativne in ne samo kvantitativne pristope.

Na temelju zgoraj navedenih značilnosti lahko sklenemo, da je sistemsko razmišljanje izrazito celostno, vsebinsko in procesno razmišljanje, s katerim odkrivamo značilnosti organiziranja, delovanja in vloge sistema v kontekstu njegovega okolja.

Koncept trajnosti in sistemsko razmišljanje

Koncept trajnosti ne more temeljiti na naravnih tvorbah, ki so oblikovane po meri ekonomskih interesov (monokulturni nasadi in polja, meliorirane površine, kanalizirane reke, ...), ampak na zakonitostih rasti in razvoja naravnih življenjskih združb, ki živijo v sozvočju z okoljem. Ko iščemo poti do trajnostne družbe, moramo z organicističnim pristopom in sistemskim načinom razmišljanja najprej preučiti delovanje naravnih ekosistemov, ugotoviti, v kakšni meri nam lahko zadovoljijo pričakovano ekonomsko korist, in poiskati način, kako bomo do pričakovanih koristi tudi prišli.

Zaradi kompleksnosti, nedoločljivosti in nepovratnosti naravnih sistemov mora koncept trajnosti ekosistemu zagotavljati avtonomno iskanje optimalnega ravnovesja z neprestanimi spremembami okolja, v katerega je vgrajen. Preučevanje rasti in razvojnih procesov mora temeljiti na uporabi sistemskih znanosti, ki nam zagotavljajo najoptimalnejši kognitivni pristop k sonaravnemu pridobivanju ciljne ekonomske ali kake druge koristi. Sistemske značilnosti naravnih sistemov zahtevajo, da ekonomske želje v popolnosti podredimo naravnim zmožnostim ekosistema, pri čemer morajo ostati njegovi razvojni procesi neokrnjeni. Zato koncept trajnosti zahteva podreitev ekonomskih interesov zmožnostim ekosistema, pri čemer moramo uporabljati sonaraven pristop. Ta mora temeljiti na uporabi kognitivnih pristopov, ki nam omogočajo spremljanje odzivov naravnih procesov na gospodarske ukrepe. Tako bogatimo znanje o obravnavanem sistemu, kar omogoča postopno optimiranje »zahtev« do naravnih zmožnosti ekosistemov.

Pridobivanje in upravljanje znanja za razvoj koncepta trajnosti danes zelo hitro napreduje. Pri tem ločimo sistemske

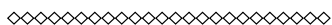
in metodološke znanosti. Sistemske znanosti so osredotočene predvsem na obravnavanje posameznih vsebinskih vidikov naravnih sistemov. Rezultati tovrstnih raziskav so sistematično objavljani v znanstvenih revijah, kot so *Ecological Modelling*, *Ecological Economics*, *Ecological Engineering*, *Ecological Complexity* in *Ecological Informatics*.

Razvoj računalniških znanosti je omogočil pojav tako imenovanih metodoloških znanosti, ki razvijajo orodja za analizo podatkov zelo kompleksnih sistemov (analiza kompleksnosti), orodja, s pomočjo katerih lahko odkrivamo vzorce in povezave med raznovrstnimi podatki o preučevanem sistemu (podatkovno rudarjenje), in orodja za zajemanje in strukturiranje že obstoječega znanja o preučevanem problemu (ontologije znanja).

Obe skupini znanosti temeljita na sistemskem načinu razmišljanja in obe skupni igrata ključno vlogo v razvoju in udejanjanju koncepta trajnosti. Hkrati omogočata tudi hiter razvoj organicističnega pristopa za preučevanje značilnosti naravnih sistemov. Rezultati takšnega znanstvenega pristopa zelo veliko prispevajo k ozaveščanju javnosti o stanju okolja in njegove ogroženosti. Bolje okoljsko ozaveščena javnost izraža močnejše zahteve za uveljavljanje načel trajnosti, kar bi lahko sprožilo spremembo paradigme odnosa do okolja. Cilj trajnostnega razvoja, da bi naša civilizacija izvedla kvalitativni preskok v družbo, v kateri bi bilo merilo blagostanja stopnja dialoga človeka z naravo, bi bil tako uresničen.

LITERATURA

- Bertalanffy L. von (1968): *General System Theory*. George Braziller, New York.
- Cannon W. B. (1967): *The wisdom of the body*. W. W. Norton & Company, New York.
- Carson R. (1972): *Nema pomlad*. Državna založba Slovenije, Ljubljana.
- Eigen M. (1971): Molecular Self-Organization and the Early Stages of Evolution. *Quarterly Reviews of Biophysics* 4: 149.
- Foerster H. von, Zopf G. W. (1962): *Principles of Self-Organization*. Pergamon, New York.
- Haraway D. J. (1976): *Crystals, Fabrics and Fields: Metaphors of Organicism in Twentieth-Century Developmental Biology*. Yale University Press, New Haven.
- Henderson L. (1913): *The Fitness of the Environment*. Macmillan, New York.
- Lilienfeld R. (1978): *The Rise of Systems Theory*. John Wiley, New York.
- Lovelock J. (1979): *Gaia, a new look at life on Earth*. Oxford University Press, Oxford.
- Maturana H., Varela F. (1980): *Autopoiesis and Cognition*. D.Reidel, Dordrecht.
- McCulloch W. S., Pitts W. H. (1943): A Logical Calculus of the Ideas Immanent in Nervous Activity. *Bulletin of Mathematical Biophysics* 5: 1–115.
- Meadows D. H. (1974): *Meje rasti: poročilo za raziskavo Rimskega kluba o težavnem položaju človeštva*. Cankarjeva založba, Ljubljana.
- Prigogine I. (1967): *Uvod u termodinamiku nepovratnih procesa*. Građevinska knjiga, Beograd.
- Prigogine I. (1980): *From Being to Becoming: Time and Complexity in the Physical Sciences*. W.H. Freeman, San Francisco.
- Prigogine I. (1989): The Philosophy of Instability. *Futures* 21: 396–400.
- Prigogine I., Glansdorff P. (1971): *Thermodynamic Theory of Structure, Stability and Fluctuations*. Wiley, New York.
- Prigogine I., Stengers I. (1984): *Order out of Chaos*. Bantam, New York.
- Sheldrake R. (1981): *A New Science of Life*. Tarcher, Los Angeles.
- Webster G., Goodwin B. C. (1982): The Origin of Species: A Structuralist Approach. *Journal of Social and Biological Structures* 5: 15–47.



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.

Kako celice oblikujejo organe *How cells form organs*

Benjamin Podbilewicz

Department of Biology, Technion – Israel Institute of Technology, Haifa, 32000, Izrael
podbilew@tx.technion.ac.il



Uvod

Med temeljna biološka vprašanja spadajo vprašanja, kot so: kako celice delujejo ena na drugo v procesu nastanka organov, kako se zapleteni organizmi razvijajo iz posameznih celic in kako se evolucijsko razvijajo organizmi.

Pri našem delu uporabljamo nematodnega črva

Caenorhabditis elegans za raziskave zlivanja celic, oblikovanja organov in celičnega razvoja. Bogastvo anatomskih, genetskih, razvojnih in molekularskih informacij, ki je na voljo za *C. elegans*, nam omogoča uporabo močnih multidisciplinarnih pristopov k raziskavam različnih bioloških vprašanj. Skupnost znanstvenikov, ki raziskuje *C. elegans*, je dobro organizirana (Riddle et al. 1997, Riddle 1997). V celoti ji je uspelo določiti sekvenco prvega celotnega genoma večceličnega organizma, z odlično visoko ločljivostjo raziskati celotno anatomijo živali in pridobiti funkcionalno-genomske podatke. Pravzaprav so bile v zadnjem času tri Nobelove nagrade podeljene za odkritja, pridobljena z uporabo *C. elegans*, kar dobro prikaže moč tega organizma kot raziskovalnega modela. Temeljno biološko vprašanje, ki ga raziskujemo, je:

Kako se celice zlivajo?

Celice se zlivajo med oploditvijo (zlitje spermija in jajčne celice) in med oblikovanjem organov (Podbilewicz 2006, Podbilewicz in White 1994, Sapir et al. 2008). Tudi pri človeku obstaja mnogo primerov zlivanja celic. Makrofagi z zlivanjem tvorijo osteoklaste v kosteh, epitelne celice z zlivanjem tvorijo očesno lečo, celice trofoblastov z zlivanjem tvorijo trofoblastni sincicij v placenti in mioblasti z zlivanjem tvorijo skeletna mišična vlakna (Podbilewicz in Chernomordik 2005). Poleg tega obstajajo dokazi, da se zarodne celice lahko zlivajo, zlivajo se lahko rakaste celice in pa nekatere celice po okužbi z virusi in bakterijami

(Alper in Podbilewicz 2008, Oren-Suissa in Podbilewicz 2010, Shemer in Podbilewicz 2003).

Raziskujemo tudi, kako celice migrirajo, spreminjajo oblike in oblikujejo organe ter kako se razvija zlivanje celic in oblikovanje organov (Oren-Suissa in Podbilewicz 2007). Zlivanja celic smo se najprej lotili z analizo mutacij, tako da smo pridobili mnogo mutacij v dveh genih, za katera smo ugotovili, da sta kritična za proces zlivanja celic. Identificirali smo dve membranski beljakovini EFF-1 in AFF-1, ki sta potrebni in zadostni za celično zlitje pri *C. elegans* (Mohler et al. 2002, Sapir et al. 2007). Beljakovini EFF-1 in AFF-1 sta začetnici prve družine evkariontskih fuzijskih beljakovin (fuzogenov) (Sapir et al. 2008). EFF-1 in AFF-1 iz celic nematodov lahko medsebojno zlijeta tudi heterologne celice žuželk v tkivni kulturi (Podbilewicz et al. 2006, Sapir et al. 2008). EFF-1 je potreben tako za zlitje celic kot tudi za uravnavanje velikosti in oblike sincicijskih celic, ki tvorijo organe živali. Naš končni cilj je razumevanje molekularskih in fizikalno-kemijskih mehanizmov zlivanja celičnih membran med razvojem.

Oblikovanje vulve pri *C. elegans*: paradigma oblikovanja organov

Interakcija in migracija celic sta potrebni pri ustvarjanju organov v telesu. Kompleksni organizmi imajo zelo velike in zapletene organe, ki jih je pogosto težko raziskovati na nivoju celic in molekul. Tako, recimo, človeško ledvico sestavlja več milijonov celic in strukturna in funkcionalna enota ledvic, imenovana glomerulus, ki filtrira kri ter pri tem proizvaja urin, je sestavljena iz približno 10000 celic z različnimi oblikami in funkcijami. Zato je koristno uporabljati modelne organizme, ki imajo manj celic in jih je mogoče zlahka gojiti v laboratoriju. *C. elegans* je prozoren organizem in ima nespremenljiv razvoj. Organi *C. elegans* so ekvivalentni človeškim toda z desetimi namesto tisočimi ali milijoni celic. Pri *C. elegans* srečamo migracije in zlivanja celic pri razvoju kože, maternice, celic izločalnih žlez, požiralnika in vulve. Opravili smo popoln opis celičnih dogodkov, ki vodijo k oblikovanju nekega organa (Sharma-Kishore et al. 1999). Vulva je organ, namenjen kopulaciji in odlaganju jajc hermafroditske *C. elegans*. Bila

je krasen organ za študij temeljnih bioloških mehanizmov. Kako na primer celice postanejo različne, kako se delijo, kako se »odločijo« ali bodo živele ali umrle. Z uporabo napredne metode zaporednih elektronskomikroskopskih rezin in optičnih rezin s pomočjo konfokalne mikroskopije smo rekonstruirali vulvo na različnih stopnjah razvoja. Na temelju vmesnih stanj vulve pri različnih stopnjah smo odkrili, na kakšen način se celice medsebojno organizirajo v treh prostorskih dimenzijah v času. Ugotovili smo, da manjši del epitelnih celic (le 22) tvori koncentrične obročje. Vsak obroč sestavljajo od dve do štirih celice. Toda večina celic v obroču se zlije in pri tem ustvari toroidne strukture, podobne rešilnim obročem. Ti obroči so zloženi na urejen stereotipen način od sredine proti zunanosti. Skladovnica sedmih obročev tvori cev, ki povezuje maternico z zunanjim svetom. Ta preprost in eleganten način za izdelavo cevi, ki jo sestavlja skladovnica obročev, je edinstven in nov mehanizem, ključen za odlaganje jajc in kopulacijo. Razumevanje migracije in fuzije celic pri *C. elegans* bo verjetno razkrilo univerzalne mehanizme in molekule, ki prispevajo k ustvarjanju drugih organov pri mnogih vrstah. Z uporabo genetske analize identificiramo gene, katerih naloga je nadzorovanje različne dogodke zlivanja pri *C. elegans* in pri drugih organizmih, ter razkrivamo, kako je ta proces uravnavan med razvojem (Shemer *et al.* 2000). Sedaj se osredotočamo na oploditev (zlitje spermijev in jajčnih celic) ter na razvoj vulve, himena, kože mišic in nevronov.

Evolucija oblikovanja organov

Raziskujemo celične dogodke med oblikovanjem vulve pri različnih vrstah. Odkrili smo, da lahko razlike v smeri celičnih delitev povzročijo razlike v velikosti in obliki vulve (Kolotuev in Podbilewicz 2008, Podbilewicz 2000). Odkrili smo, da je evolucija večine značilnosti vulve pristranska, in smo zato predlagali, da evolucijo vulve pri nematodnih črvih urejajo naravni izbor in/ali selekcijsko neodvisne omejitve ne pa naključni procesi (Kiontke *et al.* 2007).

Obrezovanje nevrnskih dreves

Splošno mnenje je, da pri človeku obstaja več kot 100 milijard živčnih celic. Mnoge živčne celice, odgovorne za zaznave in odgovore na okolje, za vedenje, učenje in mišljenje, tvorijo kompleksna drevesa. Ne vemo še, kako živčne celice ustvarijo, izpopolnijo in vzdržujejo kompleksne, drevesom podobne strukture. Morfologije dendritskih dreves se spreminjajo od enega tipa živčnih celic do drugega, oblika teh dreves pa določa, kako živčna celica obdeluje informacije. Vendar pa zelo malo vemo o mehanizmih, ki nadzirajo izražanje in vzdrževanje dendritskih dreves. Obstajajo dokazi, ki kažejo, da so mnoge razvojne in ne-

vrolške bolezni, kot so shizofrenija, lisencefalija, downov sindrom, avtizem, angelmanov sindrom, rettov sindrom in sindrom krhkega X-kromosoma, povezane z napakami pri oblikovanju nevrnskih dreves pri človeku (Jan in Jan 2010).

Študirali smo dinamiko razvoja dveh nevronov (imenovanih PVD), nujnih za zaznavo močnih mehanskih dražljajev pri *C. elegans*. PVD-ja ustvarjata nevrnska drevesa, ki jih sestavljajo strukturne enote, ki jih imenujemo »menore«, ker so podobni sedmeroramnim svečnikom. Raziskovali smo mehanizme, ki nadzirajo število, funkcijo in zgradbo menor. Nedavno smo odkrili, da je beljakovina EFF-1 (fuzogen oz. beljakovina, ki povzroča zlivanje) potrebna tudi za oblikovanje zapletenih nevrnskih dreves, namenjenih zaznavanju močnih mehanskih dražljajev (receptorjev za bolečino). Ugotovili smo, da kot del novega nadzornega mehanizma EFF-1 obrezuje abnormalne oz. odvečne živčne veje. Poleg tega EFF-1 tudi skrajšuje viške nenormalnih vej (Oren-Suissa *et al.* 2010). Tako je EFF-1 obrezovalna beljakovina, ki obrezuje veje zelo razvejenih nevronov in tako vzdržuje normalno zgradbo in funkcijo bolečinskih receptorjev. Identificirali smo druge gene, ki prispevajo k ustvarjanju in vzdrževanju kompleksnih nevrnskih dreves in upamo, da bodo naša odkritja pri *C. elegans* pomagala razumeti popravljanje degenerativnih bolezni živčnega sistema, nevrološke sindrome in naključne prelome živčnih celic.

LITERATURA

- Alper S., Podbilewicz B. (2008): Cell fusion in *Caenorhabditis elegans*. *Methods Mol Biol* 475: 53–74.
- Jan, Y. N., Jan, L. Y. (2010): Branching out: mechanisms of dendritic arborization. *Nat Rev Neurosci* 11: 316–328.
- Kiontke K., Barriere A., Kolotuev I., Podbilewicz B., Sommer R., Fitch D. H., Felix, M. A. (2007): Trends, stasis, and drift in the evolution of nematode vulva development. *Curr Biol* 17: 1925–1937.
- Kolotuev I., Podbilewicz B. (2008): Changing of the cell division axes drives vulva evolution in nematodes. *Dev Biol* 313: 142–154.
- Mohler W. A., Shemer G., del Campo J., Valansi C., Opoku-Serebuoh E., Scranton V., Assaf N., White J. G., Podbilewicz B. (2002): The type I membrane protein EFF-1 is essential for developmental cell fusion in *C. elegans*. *Dev Cell* 2: 355–362.
- Oren-Suissa M., Hall D., Treinin M., Shemer G., Podbilewicz B. (2010): The Fusogen EFF-1 Controls Sculpting of Mechanosensory Dendrites. *Science* 328: 1285–1288.
- Oren-Suissa M., Podbilewicz B. (2007): Cell fusion during development. *Trends Cell Biol* 17: 537–546.
- Oren-Suissa M., Podbilewicz B. (2010): Evolution of programmed cell fusion: Common mechanisms and distinct functions. *Developmental Dynamics* 239, 1515–1528.
- Podbilewicz B. (2000): Membrane fusion as a morphogenetic force in nematode development. *Nematology* 2, 99–111.
- Podbilewicz B. (2006): Cell fusion. *WormBook*: 1–32.
- Podbilewicz B., Chernomordik L. V. (2005): Cell fusion in development and disease, V: Tamm L. K. (ur.): *Protein-lipids interactions*, New York: Wiley-VCH, pp. 221–244.
- Podbilewicz B., Leikina E., Sapir A., Valansi C., Suissa M., Shemer G., Chernomordik L. V. (2006): The *C. elegans* developmental fusogen EFF-1 mediates homotypic fusion in heterologous cells and in vivo. *Dev Cell* 11: 471–481.

We also work on how cells migrate, change shapes, and sculpt organs and how cell fusion and organ formation evolve (Oren-Suissa and Podbilewicz 2007). We initially approached cell fusion by mutational analysis, obtaining many mutations in two genes that we found are critical for the cell-to-cell fusion process. We identified EFF-1 and AFF-1, two membrane proteins essential and sufficient for cell fusion in *C. elegans* (Mohler *et al.* 2002, Sapir *et al.* 2007). EFF-1 and AFF-1 are the founders of the first family of eukaryotic cell fusion proteins (fusogens) (Sapir *et al.* 2008). EFF-1 and AFF-1 from nematodes can fuse heterologous insect cells in a tissue culture dish (Podbilewicz *et al.* 2006, Sapir *et al.*, 2008). EFF-1 is required in both fusing cells and this is important to regulate the size and shape of the syncytial cells that form organs in animals. Our ultimate goal is to understand the molecular and physicochemical mechanisms of cell membrane fusion during development.

We are using the nematode *Caenorhabditis elegans* to investigate cell fusion, organ formation, and nerve cell development. The wealth of anatomical, genetic, developmental, and molecular information available for *C. elegans* provides multidisciplinary and powerful approaches for studies of diverse biological questions. The *C. elegans* community is well organized (Riddle *et al.* 1997, Riddle 1997) and accomplished to completely sequence the first multicellular genome as well as splendid high resolution anatomy and functional genomic data. In fact, three recent Nobel prizes awarded for discoveries made using *C. elegans* demonstrate its power as a model organism. One fundamental biological question that we study is:

Cells fuse during fertilization (sperm-egg fusion) and formation of organs (Podbilewicz 2006, Podbilewicz and White 1994, Sapir *et al.*, 2008). There are many cells that fuse in humans. For example, macrophages fuse to form osteoclasts in the bones, epithelial cells fuse to form the lens of the eye, trophoblast cells fuse to form the syncytial trophoblasts in the placenta, and myoblast cells fuse to form fibers in skeletal muscles (Podbilewicz and Chernomordik 2005). In addition, there is evidence that stem cells can fuse, in cancerous tumors there is evidence for cell-cell fusion and following viral and bacterial infections some

Cell interactions and cell migrations are necessary for the generation of organs in the body. Complex organisms have very large and complicated organs that often are difficult to study at the cellular and molecular level. For example, the kidney in humans is composed of millions of cells and the structural and functional unit of the kidney, the glomerulus that filters blood to make urine, has around 10,000 cells of many different forms and functions. Therefore, it is very useful to use model organs in model organisms that have fewer cells and that can be easily grown in the laboratory. *C. elegans* is transparent and has an invariant development. Organs in *C. elegans* are equivalent to human organs but with tens of cells instead of thousands or millions of cells. In *C. elegans* cell migrations and cell fusions are widely found in the development of the skin, uterus, excretory gland cells, pharynx, and vulva. We have accomplished a complete description of the cellular events leading to the formation of an organ (Sharma-Kishore *et al.* 1999). The vulva is the copulation and egg-laying organ of the hermaphrodite *C. elegans*. It has been a wonderful model organ to study basic mechanisms of biology. For example, how cells become different, how cells divide, how cells decide whether to live or die. Using advanced serial sections electron microscopy and optical sectioning using confocal microscopy we have reconstructed the vulva in different stages of development. Based on intermediates of vulvae of different stages we discovered a way in which cells organize themselves in three spatial dimensions over time. We found that a small number of epithelial cells (only 22) form seven concentric rings. Each ring originally contains

between 2 to 4 cells. But most cells within a ring fuse to form toroidal structures that look like donut shaped rings. These rings stack up in a concerted and stereotypic way from the center towards the outside. The stack of seven rings forms a tube that connects the outside world to the uterus. This simple and elegant way of making a tube composed of a stack of rings is a unique and novel mechanism essential for egg-laying and copulation. The understanding of cell migrations and fusions in *C. elegans* is likely to reveal universal mechanisms and molecules that contribute to the formation of other organs in many species. Using genetic analyses we identify genes that function to control different cell fusion events in *C. elegans* and in other organisms and how this process is regulated in development (Shemer *et al.* 2000). We now focus on fertilization (sperm-egg fusion) and the development of vulva, hymen, skin, muscles, and neurons.

Evolution of organ formation

We study cellular events during vulva formation across species. We found that changes in the direction of cell divisions can result in differences in size and shape of the vulva (Kolotuev and Podbilewicz 2008, Podbilewicz 2000). We found that evolution of most vulval characters are biased and proposed that evolution of the vulva in nematodes is governed by selection and/or selection-independent constraints and not by random processes (Kiontke *et al.* 2007).

Pruning of neuronal trees

It is believed that humans have over 100 billion neurons. Many neurons important for sensing and responding to our surroundings, for behavior, learning and thinking form complicated trees (arbors). It is not known how neurons elaborate and maintain complex tree-like structures. Morphologies of dendritic trees vary from one neuronal type to another, and the shape of these arbors determines how a neuron processes information. However, little is known regarding the mechanisms controlling the outgrowth and maintenance of dendritic trees. There is evidence suggesting that diverse neuro-developmental and neurological diseases such as schizophrenia, lissencephaly, Down's syndrome, autism, Angelman's syndrome, Rett's syndrome and fragile X syndrome have been associated with defects in the formation of neuronal trees in humans (Jan and Jan 2010).

We have studied the dynamic development of two neurons (called PVDs) required for reception of strong mechanical stimuli in *C. elegans*. The PVDs sculpt neuronal trees comprising structural units we call "menorahs" because they look like multi-branched candelabra. We studied the mechanisms that control the number, function and structure of menorahs. We recently discovered that EFF-

1 (fusogen or fusion inducing protein) is also required to sculpt complex neuronal trees required for sensing strong mechanical stimuli (pain receptors). We found that EFF-1 trims abnormal or excessive neuronal branches as a novel quality control mechanism. EFF-1 works in specific neurons by fusing excess and abnormal branches. In addition EFF-1 also retracts excess or abnormal branches (Oren-Suissa *et al.* 2010). Thus, EFF-1 is a pruning protein that trims branches of highly arborized neurons to maintain the normal structure and function of pain receptors. We have identified other genes that participate in the generation and maintenance of complex neuronal trees and we hope that our discoveries in *C. elegans* may help to understand and repair degenerative diseases of the nervous system, neurological syndromes and accidental breaking of neurons.

REFERENCES

- Alper S., Podbilewicz B. (2008): Cell fusion in *Caenorhabditis elegans*. *Methods Mol Biol* 475: 53–74.
- Jan, Y. N., Jan, L. Y. (2010): Branching out: mechanisms of dendritic arborization. *Nat Rev Neurosci* 11: 316–328.
- Kiontke K., Barriere A., Kolotuev I., Podbilewicz B., Sommer R., Fitch D. H., Felix, M. A. (2007): Trends, stasis, and drift in the evolution of nematode vulva development. *Curr Biol* 17: 1925–1937.
- Kolotuev I., Podbilewicz B. (2008): Changing of the cell division axes drives vulva evolution in nematodes. *Dev Biol* 313: 142–154.
- Mohler W. A., Shemer G., del Campo J., Valansi C., Opoku-Serebuoh E., Scranton V., Assaf N., White J. G., Podbilewicz B. (2002): The type I membrane protein EFF-1 is essential for developmental cell fusion in *C. elegans*. *Dev Cell* 2: 355–362.
- Oren-Suissa M., Hall D., Treinin M., Shemer G., Podbilewicz B. (2010): The Fusogen EFF-1 Controls Sculpting of Mechanosensory Dendrites. *Science* 328: 1285–1288.
- Oren-Suissa M., Podbilewicz B. (2007): Cell fusion during development. *Trends Cell Biol* 17: 537–546.
- Oren-Suissa M., Podbilewicz B. (2010): Evolution of programmed cell fusion: Common mechanisms and distinct functions. *Developmental Dynamics* 239, 1515–1528.
- Podbilewicz B. (2000): Membrane fusion as a morphogenetic force in nematode development. *Nematology* 2, 99–111.
- Podbilewicz B. (2006): Cell fusion. *WormBook*: 1–32.
- Podbilewicz B., Chernomordik L. V. (2005): Cell fusion in development and disease, In: Tamm L. K. (ed.): *Protein-lipids interactions*, New York: Wiley-VCH, pp. 221–244.
- Podbilewicz B., Leikina E., Sapir A., Valansi C., Suissa M., Shemer G., Chernomordik L. V. (2006): The *C. elegans* developmental fusogen EFF-1 mediates homotypic fusion in heterologous cells and in vivo. *Dev Cell* 11: 471–481.
- Podbilewicz B., White J. G. (1994): Cell fusions in the developing epithelial of *C. elegans*. *Dev Biol* 161: 408–424.
- Riddle D., Blumenthal T., Meyer B., Priess, J. (1997): *C. elegans II*, Vol 33. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Riddle D. L. (1997): *C. elegans II*. Plainview, N.Y.: Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Sapir A., Avinoam O., Podbilewicz B., Chernomordik L. V. (2008): Viral and developmental cell fusion mechanisms: conservation and divergence. *Dev Cell* 14: 11–21.
- Sapir A., Choi J., Leikina E., Avinoam O., Valansi C., Chernomordik L. V., Newman A. P., Podbilewicz B. (2007): AFF-1, a FOS-1-Regulated Fusogen, Mediates Fusion of the Anchor Cell in *C. elegans*. *Dev Cell* 12: 683–698.
- Sharma-Kishore R., White J. G., Southgate E., Podbilewicz B. (1999): Formation of the vulva in *C. elegans*: a paradigm for organogenesis. *Development* 126: 691–699.

Shemer G., Kishore R., Podbilewicz B. (2000): Ring formation drives invagination of the vulva in *C. elegans*: Ras, cell fusion and cell migration determine structural fates. *Dev Biol* 221: 233–248.

Shemer G. Podbilewicz B. (2003): The story of cell fusion: big lessons from little worms. *BioEssays* 25: 672–682.



Benjamin Podbilewicz je profesor biologije na Technionu – Izraelskem tehnološkem inštitutu v Haifi. Odrasel je v Ciudad de México in je najprej študiral kemijo, bakteriologijo in parazitologijo na Nacionalnem politehničnem inštitutu. Doktoriral je iz celične biologije na Univerzi Yale v ZDA, kjer je bil njegov mentor Ira Mellman. Delal je kot podoktorand v MRC-laboratoriju za molekulsko biologijo v Cambridgeu v Veliki Britaniji z Johnom Whitom. Leta 1990 je bil začetnik raziskav mehanizmov celičnega zlivanja v nematodnem črvu *Caenorhabditis elegans*. Celično zlivanje je proces, ki je ključen za spolno razmnoževanje (oploditev) in za razvoj organov. Podbilewiczovi prispevki so bili ključni za razumevanje procesa celične delitve, migracije in zlivanja v procesu oblikovanja organov. Podbilewicz je s svojo skupino identificiral prvo družino genov, katerih funkcija je zlivanje živih celic. Ta biološki proces je nujen za oblikovanje kosti, mišic, očesne leče in maternice. Leta 2010 je njegova skupina objavila prve dokaze za medsebojno zlivanje dendritov v procesu oblikovanja razvejenih živčnih celic.

*Benjamin Podbilewicz is a Professor of Biology at the Technion – Israel Institute of Technology in Haifa. He grew up in Mexico City and did his first degree in Chemistry Bacteriology and Parasitology at the National Polytechnic Institute. His Ph.D. studies were at Yale University, USA in Cell Biology with Ira Mellman as his advisor. He worked as a postdoctoral fellow at the MRC – Laboratory of Molecular Biology in Cambridge, UK with John White. In 1990 he pioneered studies on the mechanisms of cell-cell fusion in the nematode worm *Caenorhabditis elegans*. Cell fusion is a process essential for sexual reproduction (fertilization) and development of organs. Podbilewicz has made seminal contributions to the understanding of how cells divide, migrate and fuse to form organs. Podbilewicz and his group have identified the first family of genes whose function is to fuse living cells. This biological process is essential for the formation of bones, muscles, the lens of the eye and the placenta. In 2010 his group published the first evidence for the auto-fusion of dendrites during the formation of arborized neurons.*

Biologija staranja *Biology of ageing*

Robert Zorec

Univerza v Ljubljani, Medicinska fakulteta, LN-MCP, Inštitut za patofiziologijo (*University of Ljubljana, Medical Faculty, Lab Neuroendocrinology Mol Cell Physiology (LN-MCP) Institute of Pathophysiology*), Zaloška 4, Ljubljana, Slovenija

Celica, biomedicinski center, d.o.o. (*Celica, Biomedical Center*), Tehnološki park 24, SI-1000 Ljubljana, Slovenija
robert.zorec@mf.uni-lj.si



Izvleček: Statistični izračuni kažejo, da znaša potencial maksimalne življenjske dobe pri človeku 116 let ali približno 40.000 dni. V Sloveniji je povprečna življenjska doba za umrle moške v letu 2007 znašala 69,1 leta (približno 24.500 dni), za umrle ženske pa 78,2 leta (približno 27.700 dni). V obeh primerih gre za življenjsko obdobje, ki bi se lahko še bistveno podaljšalo. Cilj današnjih raziskav je razumeti, kako to mejo tudi doseči in pri tem omogočiti prebivalstvu dejavno in zdravo starost. Staranje je fiziološki proces, kljub temu da obolevnost za različne bolezni s starostjo močno narašča. Več paradig in teorij razlaga vzroke staranja. Evolucijsko gledano so starostniki deprivilegirani, saj starost ni obdobje, ko se v vrsti ustvarjajo plodni potomci, ki zagotavljajo obstoj vrste. Med teorijami je znana t. i. sistemska teorija, ki utemeljuje, da se zaradi sprememb v nevroendokrinem nadzoru telesnih funkcij pospeši staranje. Poskusi tudi na človeku kažejo, da se s starostjo zmanjša izločanje rastnega hormona, zaradi česar naj bi

se spremenila tudi telesna zgradba. Mršavo maso nadomesti maščevje. Starostno zmanjšano izločanje rastnega hormona lahko nadomestimo z zmerno fizično vadbo. Celične in molekulske teorije skušajo pojasniti pospešeno staranje s spremembami na ravni celic, ki se tudi starajo (relativno hitro staranje matičnih celic, ki obnavljajo tkiva), in na ravni sprememb v molekulskih procesih signaliziranja v citoplazmi in v jedru med staranjem. Edini danes znani način podaljševanja življenja, vsaj pri živalih, predstavlja primer t. i. kalorične restrikcije, ki predstavlja spremenjen režim prehranjevanja (v hrani se zmanjša kalorična vrednost za približno 20 do 30 %, še zmeraj pa uživamo vse esencialne elemente: vitamini, esencialne aminokisline, minerali itd). Zato se raziskave usmerjajo predvsem v razumevanje slednjega procesa. Ker je režim prehranjevanja s kalorično omejitvijo sila težko usvojiti v praksi, je cilj odkriti celične mehanizme, ki jih spodbudi kalorično stradanje, in potem na neki način (farmakološko) te spremembe v telesu povzročiti mimo spremembe prehranskih navad. V predavanju bodo predstavljeni nekateri primeri molekulskih mehanizmov, ki so značilni za upočasnjevanje staranja.

Abstract: Statistical calculations show that the potential of the maximal life span in human is 116 years (i.e. about 40.000 days). In Slovenia, average life span for men who died in 2007 was 69,1 years (approx. 24.500 days) and for women who died in the same year, life span was 78,2 years (approx. 27.700 days). Hence, the life span could be prolonged in both, Slovenian men and women. The goal of the research nowadays is (1) to understand how to reach the potential of the maximum life span, and (2) how to ensure that the last period of our life would be active and healthy. Ageing is a physiological process. During this process, the chance of getting sick is increasing. There are many paradigms and theories trying to explain the causes of ageing. From the evolutionary point of view, elderly people are deprivileged as they do not produce fertile descendants who ensure the existence of the species. Among numerous theories, the so called systemic theory is well known. This theory establishes that changes in the neuroendocrine control of the body functions accelerate the ageing. The experiments (including experiments conducted on human) show that the excretion of growth hormone is decreasing with ageing, which results in changes of the body structure. Scanty mass is replaced by the adipose tissue. Moderate physical exercises can partly replace the decrease in excretion of the growth hormone in elderly people. Cell and molecular theories try to explain the accelerated ageing (1) with changes of the cells, which by themselves are also a part of the ageing process (i.e. relatively quick ageing of the stem cells, which regenerate the tissues), and (2) with changes in the molecular signalling processes in the cytoplasm and nucleus when ageing. The only known way of the life span prolongation – at least in animals – known so far, is the example of so called caloric restriction, which includes a modified diet (i.e. the caloric value of the food is decreased for 20–30 %, however the food still contains all essential elements: vitamins, essential amino acids, minerals,

etc.). This is also the reason why the research interest is especially oriented in the understanding of the second process. The diet with the caloric restriction is hard to master. Hence, it is important to find the cell mechanisms stimulated by the caloric starvation and to invoke those changes within the body apart from changes in the nutrition habits. The lecture shows some examples of the molecular mechanisms typical for the delayed ageing.

Kdo so stari ljudje in definicija staranja

Kljub temu da se proces staranja začne z oploditvijo jajčeca, starost opredelimo kot obdobje posameznika, ki traja od petinšestdesetega leta starosti do smrti. Ta opredelitev ni povezana z biološkimi temelji staranja, temveč je plod socialnih norm, ki so povezane z upokojevanjem. Staranje organizma se kaže kot postopno spreminjanje njegove zgradbe in funkcije. Razvije se s časom, povzroči zmanjšanje prilagoditvene sposobnosti organizma in poveča verjetnost umrljivosti.

Vedi, ki se ukvarjata s staranjem: geriatrija in gerontologija

Zdravstvene vidike staranja preučuje geriatrija. Vloga zdravnikov geriatrov je, da bolnike starostnike zdravijo prilagojeno, tako da vzdržujejo fizično, psihično in socialno stabilnost tudi v pozni življenjski dobi. Ta cilj se tudi tesno dotika dela medicinskih sester, fizioterapevtov, nutricionistov in drugih poklicev s področja zdravstva in socialnih služb. Gerontologija pa je veda, ki raziskuje biologijo staranja, preučuje mehanizme, ki so povezani s staranjem. Človek je edino živo bitje, ki skuša zavestno upočasniti svoje staranje. Pri tem je pomembno razumeti biološke temelje tega univerzalnega procesa, torej dejavnike, ki zavrejo proces staranja.

Zakaj se staramo

Na vprašanje ne moremo odgovoriti enolično. Veliko je pogledov in razlag o vzrokih staranja. Podedovani dejavniki in tisti iz okolja vplivajo na potek staranja. Razlage staranja so pogosto osredotočene na posamične strukturne in funkcionalne spremembe na molekulski, celični ali sistemski ravni (glej teorije spodaj). V zadnjem času pa se uveljavlja pogled, ki temelji na evolucijski teoriji. Po tej teoriji se organizmi starajo, ker se s starostjo zmanjšujejo selekcijski pritiski. V dodatno pojasnilo velja poudariti, da je za neko biološko vrsto (vključno s človekom) ugodno in hkrati vitalnega pomena ohraniti vrsto. Temelj selekcijskih pritiskov je preživetje vrste. Zato se pri organizmih med evolucijo izberejo tisti mehanizmi (selekcija), ki omogočajo, da imajo odrasli osebkii plodne potomce. Obdobje življenja, ki je povezano s starostjo, torej ni biološko zanimivo (ni selekcijskega pritiska), zato mehanizmi, ki ohranjajo vitalnost starega organizma, niso tako popolni. Zaradi tega se nekateri geni lahko izrazijo do take mere, da je

njihov učinek lahko škodljiv. Zaradi teh mehanizmov naj bi se s starostjo pogostejše pojavljale na primer katarakta, alzheimerjeva bolezen, ateroskleroza, rak in druge bolezni. Starost je, kljub nepriviligiranemu biološkemu položaju, pomembna v človeški družbi zaradi drugih stališč: na primer zaradi tega, ker je starost povezana s pridobljenimi izkušnjami posameznika in vlogo teh pri izoblikovanju strategij za preživetje in lastnosti, ki jih opredeljuje termin modrost. Omeniti velja tudi dejstvo, da se delež populacije ljudi, ki so starejši od 65 let, v razvitih družbah povečuje, s tem pa se povečuje tudi ekonomsko breme za celotno družbo. To je izjemno pomembno za načrtovanje zdravstvene in socialne politike.

Teorije staranja

Molekulske teorije

Temelj teh teorij je, da razlagajo staranje s pojavljanjem sprememb na molekulski ravni, kar pa je tesno povezano tudi s celičnim staranjem (glej spodaj). Molekulske spremembe v organizmu so verjetno posledica zmanjšane intenzivnosti delovanja na celični ravni. Tako se na primer zmanjša intenzivnost sinteze beljakovin (pogosto so to encimi), s tem pa se zmanjša tudi intenzivnost popravilnih mehanizmov na ravni DNA, translacije in postranslacijskih procesov. Pri tem se intenzivnost nekaterih mutagenih dejavnikov ne zmanjša (ionizacijsko sevanje ozadja), zato se število poškodb v celici s staranjem povečuje.

Celične teorije

Temelj teh teorij je, da se organizem stara, ker se starajo celice. Staranje se odraža na primer v omejeni sposobnosti delitev kožnih fibroblastov, s čimer je obnavljanje kože omejeno. Dejavnike, ki igrajo pri celičnem staranju pomembno vlogo, uvrščamo v dve skupini: med **endogene** in **eksogene**.

Med **endogene** dejavnike staranja uvrščamo genski program staranja (predvideva se obstoj genov, ki določajo dolgoživost obstoja celic). Če fibroblaste izoliramo iz dojenčka, se ti lahko podvojujejo 60-krat, pri starem človeku pa le 40-krat. Pri bolnikih z wernerjevim sindromom (progerija ali pospešeno staranje) pa se fibroblasti v *in vitro* razmerah podvojujejo le 30-krat. Vzroki za tako različno sposobnost podvajanja fibroblastov so nepoznani. V nekaterih primerih gre za genetske spremembe genov, ki določajo jedrne nanofilamente in vplivajo na diferenciacijske

sposobnosti matičnih celic, ki izgubijo potencial razvoja normalnih tkiv. Dolgoživost podvajanja je lahko posledica aktivacije specifičnih genov, ki določajo staranje. Lahko je to posledica spremembe ali izgube genov, ki uravnavajo rast, ali pa indukcije genov, ki inhibirajo rast celice. Med razlogi za različno dolgoživost celic (različen delitveni potencial) nekateri omenjajo hipotezo telomernih skrajšav. Telomera sestavlja konec kromosoma evkariontskih celic in sestoji iz DNA in beljakovin. Pri podvajanju DNA kromosomskih koncev ne pomnožuje encim polimeraza. To počne posebni encim telomeraza (reverzna transkriptaza, specifična za telomerno področje). Če se ti encimi okvarijo ali pa jih sploh ni dovolj, se telomere krajšajo, krajšati se začne ves kromosom. S tem pa se iz genoma izgubljajo geni med podvojevanjem DNA. Dolžina telomernih regij je posebej dolga pri spermijih in pri fetalnih celicah, s staranjem pa se telomera kromosomov krajša. Rakave celice se lahko podvojujejo v nedogled. Njih nesmrtnost naj bi bila povezana prav z mehanizmi, ki bi preprečevali izgubo telomernih regij kromosomov s podvajanjem med staranjem celice.

Po drugi strani **eksogeni dejavniki** tudi prispevajo k staranju celice in vplivajo na molekulske spremembe celičnih sestavin (glej molekulske teorije). Staranje pospešujejo poškodbe, ki nastanejo med pretirano rabo celice (povečana obremenitev). Poškodbe nastanejo zaradi reaktivnih kemijskih radikalov, ki nastanejo zaradi ionizirajočega sevanja in presnovne aktivnosti celice (lizosomi, mitohondriji, fagosomi). Obremenitev celice z reaktivnimi radikali blažijo mehanizmi, pri čemer sodelujejo antioksidanti (vitamin C) in encimi, ki razgrajujejo radikale. S staranjem pa se intenzivnost teh varovalnih mehanizmov zmanjšuje. V prid tej teoriji naj navedemo, da se v starih celicah (predvsem v nevronih in v kardiomiocitih) kopiči pigment lipofuscin. To je pigment, ki nastane s peroksidacijo lipidov in odraža spremembe v celičnih strukturah zaradi povečanega delovanja radikalov. Poleg tega se uveljavlja mnenje, da se lahko maksimalna življenjska doba oseba podaljša, če zmanjšamo kalorično vrednost prehrane. Pri presnovi vedno nastajajo radikali, ki povzročajo škodo. Slednja je sorazmerna vnosu hraniv oziroma kaloričnosti vnešene hrane. Kalorična restrikcija je režim prehranjevanja, ko kalorično vrednost hrane zmanjšamo za približno 30 %, s tem da esencialnih hraniv ne zmanjšamo. Režim kalorične restrikcije je edini znani način, kako lahko pri sesalcih in drugih organizmih podaljšamo povprečno in maksimalno življenjsko dobo. Proces upočasnjevanja staranja zaradi kalorične restrikcije je verjetno povezan z zmanjšanim nastajanjem radikalov pri presnovi v mitohondrijih.

Radikali poškodujejo tudi DNA. V enem dnevu naj bi se zaradi tega spremenilo približno 10000 nukleotidnih baz. Reparativni mehanizmi po navadi zmorejo napake popraviti, a intenzivnost teh popravilnih mehanizmov se s sta-

ranjem slabša, zato se v stari celici kopiči okvarjena DNA. Iz poškodovane genske zasnove nastanejo poškodovane beljakovine, ki prispevajo k fenotipu starajočega se organizma.

Med staranjem se pojavljajo spremembe znotrajceličnih in zunajceličnih beljakovin in drugih molekul tudi zaradi drugih procesov. Med te sodi neencimska glikozilacija, ki se odraža v spremenjeni funkciji, v povečani sposobnosti agregacije beljakovin. To pa naj bi bil temelj mikrocirkulacijskih sprememb pri sladkorni bolezni. S tem procesom povezujemo tudi senilno katarakto.

Omeniti moramo tudi, da se med staranjem spremeni izražanje beljakovin, ki sodelujejo pri nespecifičnem odgovoru na poškodbo. Te beljakovine sodijo med skupino beljakovin Hsp (angl.: heat-shock proteins). Če je celica izpostavljena nespecifičnemu stresu (termična, radiacijska in druge poškodbe), se beljakovine Hsp začnejo intenzivno sintetizirati. Njihova vloga je povezana s preprečevanjem denaturacije drugih beljakovin in tako delujejo kot kalupi, ki spremljajo druge beljakovine (angl./fr.: chaperon, sl.: spremljevalec). V stari celici je izražanje teh beljakovin med nespecifičnim stresom zmanjšano.

Sistemske teorije

Tako rekoč vsi organi in organski sistemi se s starostjo spremenijo v svoji strukturi in v delovanju. Temelj sistemskih teorij je, da razlagajo staranje kot posledico predvsem na ravni sprememb uravnavanja fizioloških količin.

Nevroendokrina teorija pojasnjuje staranje s spremembami nevroendokrinega sistema, ki uravnava številne vitalne funkcije. S starostjo intenziteta uravnavanja fizioloških količin peša, kar odseva nižjo nadzorno vlogo živčevja in s tem zmanjšano funkcijo tarčnih organov. Tipičen primer je povezan z izločanjem ravnega hormona, ki je pod nadzorom hipotalamičnega sprostitevnega hormona. Sproščanje ravnega hormona je povečano ob stresu, fizičnem naporu, v stanju hipoglikemije. Dnevno se izločanje tega hormona spreminja, največ se ga sprosti v začetku noči. Na tarčnem tkivu rastni hormon pospeši sintezo beljakovin in poveča vnos aminokislin v celice. Rastni hormon mobilizira razgradnjo maščobnih kislin in stimulira tvorjenje inzulina. S starostjo se povprečna količina sproščenega ravnega hormona zmanjša. S tem pojavom nekateri razlagajo relativno povečanje maščevja v telesu starega človeka. S starostjo se zmanjšuje tudi delež mišičnine. Ker je pomemben dejavnik, ki pospešuje sproščanje ravnega hormona, tudi zmer-na fizična aktivnost, slednja lahko pripomore k upočasnjevanju staranja.

Imunološka teorija pojasnjuje staranje z dejstvom, da se s starostjo obrambna sposobnost imunskega sistema močno zmanjša in s tem se poveča dovzetnost za infekcije.

Slabljenje imunskega odgovora je povezano s starostno involucijo priželjca, ki se začne lahko že na začetku drugega desetletja starosti. Temelj staranja naj bi bil povezan s pešanjem imunskega sistema. Zaradi izgube tolerance imunskega sistema se s starostjo tudi večja število avtoprotiteles in avtoimunih obolenj.

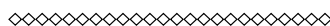
Sklep

Zelo velik del sredstev se v razvitem svetu namenja raziskavam temeljnih mehanizmov staranja. Ena od usmeritev je povezana z razumevanjem sprememb v molekulskih mehanizmih delovanja celic v stanju, ko uvedemo režim kalorične restrikcije. Ker je uvedba diete lahko stresen in nepriljubljen ukrep, se raziskave usmerjajo v odkrivanje mehanizmov in genov, ki se prepisujejo v stanju kalorične restrikcije (edini znani način za podaljševanje življenjske dobe) in v iskanje malih molekul, ki te genetske programe sprožijo v odsotnosti kalorične restrikcije. Znanih je nekaj molekul, ki aktivirajo prepisovanje genov sirtuinov, ki spremljajo kalorično restrikcijo in ki jih najdemo tudi kot sestavine nekaterih pijač in hrane. Kljub velikemu napredku v znanosti je neumrljivost človeka nemogoče doseči.

Zaradi relativnega povečevanja populacije starejših ljudi v zahodnih družbah se povečujejo tudi izdatki iz skladov za zdravstveno in socialno varstvo. Razporejanje denarja v državnih proračunih razvitih držav je zaradi tega vedno večji problem in pojavlja se vprašanje, kako zmanjšati probleme, ki so povezani z boleznimi starostnikov. Po drugi strani ostaja tudi vse večji problem obravnavanje posameznega starostnika, saj moderne družbe obsedata materializem in površnost.

IZBRANA LITERATURA

- Cotran R. S., Kumar V., Robbins S. L. (1994): *Pathologic Basis of Disease*. 5th ed. W.B.Saunders, pp32.
- Finkel T., Chu-Xia D., Mostoslavsky R. (2009): Recent progress in the biology and physiology of sirtuins. *Nature* 460: 587–91.
- Martin G. M., Mian I. S. (1997): New mice for old questions. *Nature* 390:18.
- Scaffidi P., Misteli T. (2008): Lamin A-dependent misregulation of adult stem cells associated with accelerated ageing. *Nat Cell Biol.* 10: 452–9.
- Sharma R. (1988): Theories of Aging. V: Timiras P. S. (ur.): *Physiological basis of aging and geriatrics*. MacMillan, New York, pp. 27.
- Weindruch R. (1996): Caloric restriction and aging. *Sci. American* (Jan. 1996), pp. 32.
- Zakian V. A. (1996): Telomeres: Beginning to Understand the End. *Science* 270: 1601.
- Statistični urad RS: 1. oktober, mednarodni dan starejših: http://www.stat.si/novica_prikazi.aspx?id=1908



Akad. prof. dr. Robert Zorec, redni profesor za patološko fiziologijo, je diplomiral, magistriral na Biotehniški in doktoriral na Medicinski fakulteti v Ljubljani. Podoktorsko je raziskoval na Univerzi Cambridge in na ustanovi AFRC, Velika Britanija. Od 1991 vodi svoj laboratorij, ki izvaja raziskovalni program »Celična fiziologija«. Gorišče raziskav predstavlja študij mehanizmov eksocitoze, procesa, ki so ga evkarionti pridobili šele pred 1000 milijoni let. Fiziološke in patološke vidike tega procesa raziskuje na več celičnih tipih z elektrooptičnimi in molekulskimi metodami. Poleg temeljnih raziskav skupina dela tudi z naprednimi celičnimi zdravili za npr. zdravljenje rakavih obolenj.

Acad. Prof. Dr. Robert Zorec, Professor of Pathophysiology, obtained his B.Sc., M.Sc. degrees at Biotechnical and his PhD at the Medical Faculty in Ljubljana. He continued his postdoctoral work at Cambridge University and at AFRC, UK. Since 1991 he leads his own lab, conducting research Programme »Cell Physiology«. The focus of research is the understanding of mechanisms of exocytosis, a process eukaryotic cells acquired only 1000 million years ago. Physiological and pathophysiological aspects of this process are studied on several cell types with electrooptical and molecular methods. In addition to fundamental research the research group also works with advanced medical therapy products, for example to treat cancer.

Kako nastane seme in zakaj pri tem celice tudi umirajo

How the plant seed develops and why the cells also need to die

Aleš Kladnik

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



Izveček: V razvoju organov večceličnih organizmov je pomembno usklajeno delovanje različnih mehanizmov rasti – delitve celic, povečevanja celic in tudi programirane celične smrti. Na primeru razvoja semena koruze opisujem delitev in rast celic, katere del je tudi povečevanje količine DNA v jedrih. V razvoju semena se morajo nekatere celice umakniti novonastalemu tkivu in nadzorovano odmrjejo, nekatere celice pa opravljajo svojo nalogo še po smrti. Služijo na primer za učinkovito prevajanje snovi ali pa v »mumificiranem« stanju skladiščijo založne snovi do kalitve semena.

Abstract: In the development of organs in multicellular organisms, various mechanisms of growth are well coordinated – cell division, cell growth and also programmed cell death. Using maize seed as an example, I describe the division of cells in the cell cycle and subsequent growth of these cells, where multiple rounds of DNA duplication plays an important role. On the

other hand, some cells must give way to the newly grown tissues and die in a controlled fashion. Some cells have a physiological function even after death, e.g. in effective transport of solutes or in storage of nutrients in their mummified bodies until seed germination.

Uvod

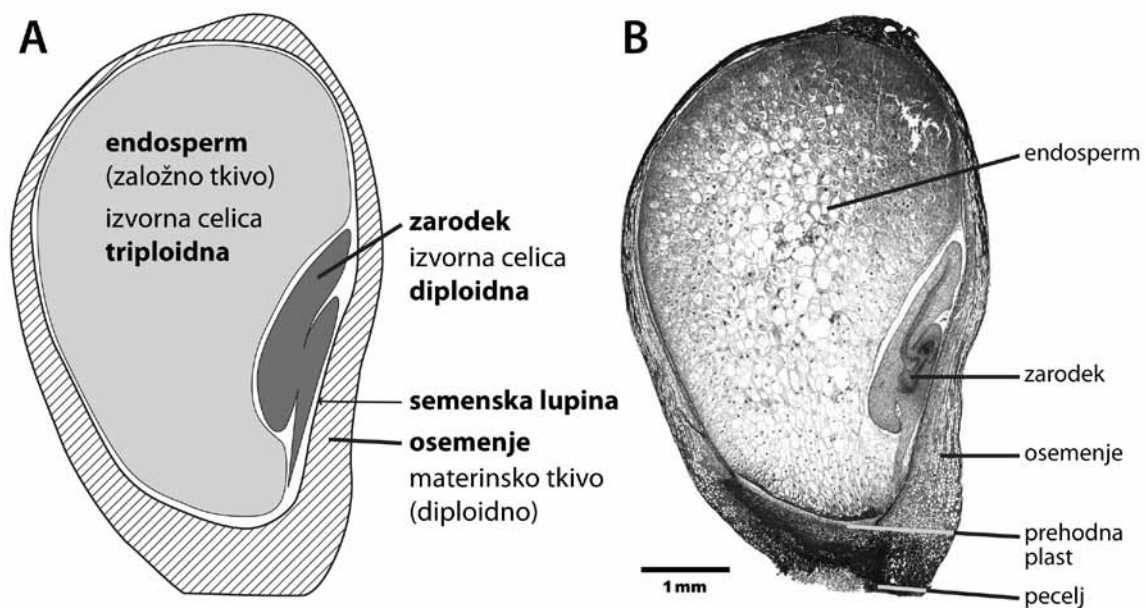
Seme je razmnoževalna struktura semenk. Vsebuje zarodek (mlado rastlinico) in založno tkivo (endosperm), obdaja pa ju zaščitni ovoj – semenska lupina. Pri kritosemenkah se zarodek in endosperm razvijeta po dvojni oploditvi, ki sta jo skoraj hkrati odkrila Nawaschin in Guinard konec devetnajstega stoletja. Ko pelodno zrno prispe na brazdo pestiča (oprašitev), požene iz njega dolg izrastek – pelodni mešiček, po katerem pripotujeta dve moški spolni jedri do semenske zasnove. Eno od njiju se združi z žensko spolno celico – jajčno celico, drugo pa z dvema jedroma v osrednjem delu semenske zasnove (dvojna oploditev). Pri prvi oploditvi nastane diploidna zigota, iz katere se kasneje z mitotskimi delitvami razvije zarodek. Pri drugi oploditvi pa nastane triploidna celica, iz katere se kasneje razvije založno tkivo endosperm. Endosperm služi le kot shramba založnih snovi, ki jih potem ob kalitvi uporabi zarodek za začetno rast. Pri nekaterih vrstah se založne snovi kopičijo kar v celicah zarodka (v kličnih listih) in se endosperm kmalu po oploditvi neha razvijati. Seme je lahko obdano še z o semenjem (perikarpom), ki se razvije iz stene plodnice in ima zaščitno vlogo ali pa vsebuje hranilne snovi, ki privlačijo raznašalce semen. V nadaljevanju opisujem

razvoj in zgradbo zrna koruze (*Zea mays*). Zrno koruze je plod – seme, obdano s trdnim in posušenim o semenjem. Vsebuje zarodek in založno tkivo endosperm, obdaja ju tanek notranji ovoj – semenska lupina in debelejši zunanji ovoj – o semenje (slika 1).

Seme je primer rastlinske strukture, ki zraste v kratkem času, zato morajo biti različni mehanizmi rasti med seboj dobro usklajeni: delitve celic, rast in diferenciacija celic, pa tudi programirana smrt celic.

Razvoj organov

Osnovni mehanizem rasti organov je povečevanje števila celic. Celice nastajajo z delitvijo celic (mitozo) v celičnem ciklu, nastale celice pa se nato povečujejo in organ raste. Potek in regulacija delitve celic sta že dobro znana, vendar pa še ni jasno, od kod točno izvira signal, ki vodi delitev in rast celic, da izpolnijo genetsko določen morfogenetski načrt, tako da organ določene rastlinske vrste zraste v točno določeno obliko, značilno za to vrsto. Razvoj organizmov opisujeta dve glavni teoriji, »celična« (redukcioniistična) in »organizemska« (organiciistična), ki pa naj sploh ne bi bili tako nasprotujoči, kot trdijo njuni zagovorniki (Tsukaya 2002). Po celični teoriji so celice osnovni gradniki



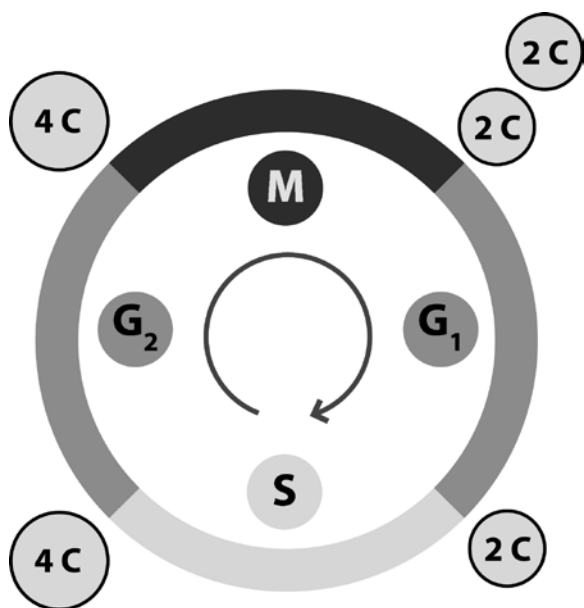
Slika 1: Zgradba zrna koruze. A) Hranilno tkivo endosperm napolnjuje večji del plodu, ob strani je zarodek, obdaja ju materinsko tkivo – semenska lupina je zelo tanka in zrasla z debelim osemenjem. Izvorna celica zarodka je diploidna zigota, izvorna celica endosperma je triploidna. B) Mikroskopska fotografija prereza skozi koruzno zrno 10 dni po oploditvi (za njim je prva tretjina razvoja). Endosperm je že popolnoma izpodrinil nucel, zarodek pa raste ob endospermu in se zajeda vanj. Skozi prehodno plast prihajajo v seme snovi, ki jih prinesejo žile v pecelju – po floemu organske snovi, predvsem sladkorji, po ksilemu voda in mineralne snovi.

večceličnega organizma in je rast organizma le posledica povečevanja števila in velikosti celic. Celice v meristemu naj bi se po svojem genetskem programu avtonomno delile in povečevale v določenem vzorcu, kar vodi do končne oblike organa. Po organizemski teoriji pa so celice le razdeljen prostor v organizmu in so delitve celic bolj posledica rasti organizma, kot pa njen vzrok. Delitve celic so posledica povečevanja tkiva, ki ga z mitozami delijo na dele, ki jih lahko nadzorujejo posamezna jedra (Kaplan 1992). Vendar pa v večceličnih organizmih povezava med delitvijo celic in rastjo organov ne ustreza povsem ne eni ne drugi teoriji; širjenje tkiva je lahko posledica delitve celic, delitve celic pa so lahko posledica širjenja tkiva. Ker sta obe teoriji preveč strogo določeni, so nekateri znanstveniki predlagali, da se ju poveže v skupen model, tako imenovano »neocelično teorijo« (Tsukaya 2002). Celice so z delitvami in rastjo osnovne enote rastlinske morfogeneze (oblikovanja organov), rastni procesi pa so nadzorovani na nivoju organa ali organizma z izmenjavo rastnih regulatorjev. Tako je dosežena povezava med dogajanjem v posameznih celicah in v celotnem organu, kar omogoča, na primer, nadomestitev prizadete celične delitve s povečanim širjenjem celic (Doonan 2000). Nastale celice se nato diferencirajo za opravljanje specifičnih nalog. V založnem tkivu semena se celice povečujejo, pomnožujejo svoj jedrni genom z endoreduplikacijo in kopičijo založne snovi.

Celični cikel

Celice, ki se neprestano delijo, napredujejo po stopnjah celičnega cikla. Celični cikel je razdeljen na štiri faze: G1, S, G2 in M. V fazi G1 celica raste in se pripravlja na podvojevanje DNA, v fazi S se podvoji DNA v jedru, v fazi G2 se celica pripravlja na delitev, v fazi M pa se jedro in celica razdelita. Pri tem iz ene izvorne celice nastaneta dve genetsko enaki hčerinski celici. Med celičnim ciklom se spreminja količina DNA v jedru. Količino jedrne DNA izražamo kot vrednost C, kjer 1 C pomeni količino DNA v nepodvojenem haploidnem genomu, na primer v spolnih celicah. Telesne celice so navadno diploidne, ker imajo po eno kopijo genoma od vsakega starša in je količina DNA v njihovih jedrih 2 C. To seveda drži za celico v fazi G1 celičnega cikla, preden se DNA v jedru podvoji v fazi S. V fazi G2, ki sledi fazi S, je količina DNA v jedru 4 C. V fazi M se nato DNA razdeli med dve hčerinski jedri, ki imata spet le 2 C DNA (slika 2).

Celični cikel usmerjajo nadzorni mehanizmi, ki so evolucijsko že dolgo časa skoraj nespremenjeni. V organizmih od kvasovk, rastlin do sesalcev, celični cikel usmerjata dve skupini beljakovin – regulatorji ciklini in od ciklinov odvisne kinaze, ki natančno uravnavajo potek procesov v delitvi celice. Na te regulatorje pa vpliva vrsta signalov iz celice in njene okolice, kot so rastlinski hormoni in sladkorji.

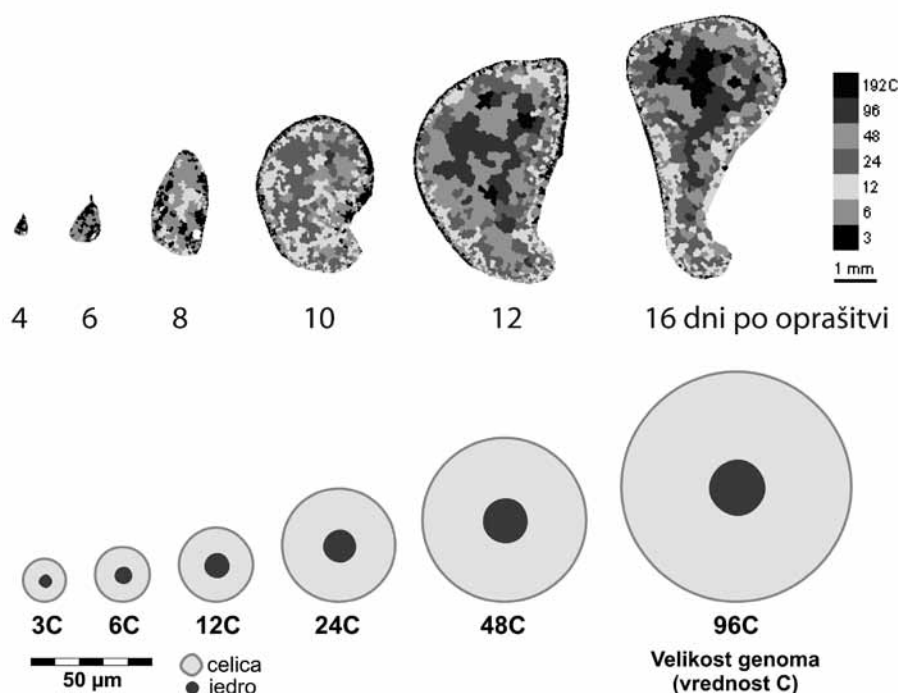


Slika 2: Celični cikel in količina jedrne DNA v posameznih fazah. DNA v jedru se podvoji v fazi S.

Endoreduplikacija

V nekaterih primerih se celični cikel spremeni v posebno obliko, endoreduplikacijo, kjer se DNA podvaja, jedro in celica pa se ne razdelita (v ciklu se izmenjujeta le fazi G in S). Z endoreduplikacijo nastanejo poliploidne celice, ki imajo v jedrih večkrat podvojeno DNA. Takšno stanje celic imenujemo endopoliploidnost, ker so poliploidne

le nekatere celice v tkivu, ne pa vse. Endopoliploidnost se pogosto pojavlja pri rastlinah, razširjena pa je tudi pri praživalih, členonožcih, mehkužcih in sesalcih. Prvotno so znanstveniki menili, da je endopoliploidnost pogostejša pri vrstah, ki imajo majhen genom, ker naj bi s tem zagotovile zadostno količino jedrne DNA, ki naj bi bila potrebna za določene celične funkcije. Vendar takšne povezave niso potem nikoli dokazali, saj se endopoliploidnost na videz naključno pojavlja pri različnih skupinah rastlin in ne le pri tistih z majhnim genomom (Barlow 1978, Barow in Meister 2003), tako da vloga endoreduplikacije še ni nedvoumno pojasnjena, se pa pogosto pojavlja v založnih in presnovno aktivnih tkivih, kot je na primer endosperm semena. Večkrat je bila dokazana tesna povezava med stopnjo ploidnosti in velikostjo celic; celice z več DNA v jedrih lahko zrastejo dosti večje kot navadne diploidne celice (Kondorosi *et al.* 2000, Kladnik *et al.* 2006). Z endoreduplikacijo naj bi se celice pripravile na kasnejše povečanje prostornine, kar naj bi bilo povezano z diferenciacijo celic, povečala naj bi se tudi njihova presnovna aktivnost (Joubès in Chevalier 2000). Endopoliploidne celice lahko močno povečajo svojo prostornino, obenem pa izgubijo sposobnost delitve, kar je ugodno za založna tkiva, saj se na ta način tkivo povečuje, ne da bi mitotična prekinila kopičenje založnih snovi in presnovno aktivnost celic založnega tkiva. Na ta način tkivo sestavlja manj celic, ki pa so velike, kar je s stališča razmerja med prostornino in površino celic ugodnejše, kot pa če tkivo sestavlja veliko majhnih celic,



Slika 3: Rast endosperma koruze in porazdelitev jeder z različno količino DNA (zgoraj) in shematski prikaz naraščanja velikosti jedra in velikosti celice s povečevanjem genoma z endoreduplikacijo (spodaj). Na zgornji sliki so 3 C-celice le v zunanji plasti endosperma, 192 C-celice pa le v osrednjem delu.

ki porabijo več materiala in prostornine za celično steno in membrano, ki jih obdaja (Barlow 1978).

Celične delitve in rast celic v založnem tkivu koruznega zrna

Založno tkivo v zrnu koruze, endosperm, se začne razvijati takoj po oploditvi. Triploidno jedro, ki nastane z združitvijo enega spermalnega jedra in dveh jeter osrednje celice v haploidnem ženskem gametofitu, se začne hitro deliti. Pri tem najprej nastane velika celica z mnogo jedri (sincicij), nato pa se med posameznimi jedri oblikuje celična membrana in naloži celična stena. Celice se še nekaj dni intenzivno delijo, nato se v notranjosti endosperma delitve ustavijo in se celice začnejo povečevati in kopičiti škrob v amiloplastih. V zunanji plasti endosperma se celice delijo še naprej. Endosperm tako raste zaradi povečevanja celic v notranjosti in delitev celic v zunanji plasti. Celice v notranjosti preklopijo na endoreduplikacijski celični cikel in količina DNA v njihovih jedrih doseže tudi 192 C, kar je šestkratna podvojitev osnovne količine DNA v jedrih endosperma, ki je 3 C. Prostornina celic v endospermu narašča v skladu s količino DNA v njihovih jedrih (slika 3). Podoben razvoj endosperma smo opisali tudi pri bližnjem sorodniku koruze, sirku (*Sorghum bicolor*; Kladnik *et al.* 2006).

Programirana celična smrt

Celice morajo včasih načrtovano umreti, da naredijo prazen prostor za druga tkiva ali pa na primer omogočijo prostor za transport snovi. Programirana smrt celic se sproži po vnaprej določenem načrtu razvoja nekega organa, ki s smrtjo celic pridobi novo funkcijo. Celice v roki med prsti človeškega zarodka morajo na primer načrtno umreti, da se prsti ločijo in lahko opravljajo svojo nalogo. Pri vrsti gliste *Caenorhabditis elegans*, ki je modelni organizem za raziskave razvoja večceličnih organizmov, med razvojem dvospolnega osebka nastane točno 1090 celic, od katerih jih 131 potem programirano umre (Peden *et al.* 2008). Načinov programirane celične smrti je več. Pri živalih je najpogostejša apoptoza, katere ime pa zanimivo izhaja iz rastlinskega sveta. Beseda »apoptosis« izvirja iz grščine in pomeni odpadanje cvetnih listov in listov z dreves (Dangl *et al.* 2000). V procesu apoptoze pri živalih se celica skrči, dedna snov v jedru (kromatin) se tesno spakira, nato pa se jedro in pozneje vsa celica razgradi in razdelita v apoptotska telesca, ki jih privzamejo sosednje celice. Za apoptozo je značilno, da se DNA v jedru encimsko razreže na kratke fragmente točno določene dolžine (večkratnike 180 baznih parov), kar lahko vidimo kot lestvico na gelu, če z elektroforezo analiziramo DNA izolirano iz tkiva, kjer poteka apoptoza. Proces apoptoze je počasen in nadzorovan, za razliko od nekroze, ki je nenačrtovana

smrt celice, kjer se vsebina celice hitro razgradi, proces pa lahko prizadene tudi sosednje celice.

V rastlinah poznamo apoptozo podobno celično smrt, ki je prav tako počasen in nadzorovan proces, le da odmrlih celic sosednje celice ne pogoltnejo, ker za njimi ostanejo še celične stene. Tako ostane na mestu odmrle celice le njena »lupina« – celična stena. Drug tip programirane smrti pa je avtofagija ali vakuolna smrt. Avtofagija je širši pojem in je znana tudi pri živalih; v lizosomu celice se naložijo razgrajevalni encimi, ki zelo hitro razgradijo vsebino celice, ko se membrana lizosoma odpre. Pri rastlinah vlogo lizosoma prevzame vakuola. Celice predhodnic ksilema (prevodnega sistema za vodo) se najprej zelo povečajo (tu je vključena tudi endoreduplikacija), naložijo močno ojačano sekundarno celično steno, potem pa se v vakuoli naložijo hidrolitski encimi, ki zelo hitro razgradijo vsebino celice, ko vakuola počí (Obara *et al.* 2001). Prevodni sistem za vodo v ksilemu sestavljajo prazne »celice«, ki jih obdaja le celična stena.

Programirana celična smrt v razvoju koruznega zrna

Med razvojem zrna koruze prihaja do načrtovanega odmiranja celic na več različnih mestih v različnem času (slika 1B). Zelo zgodaj po oploditvi morajo odmrati celice v osrednjem delu semenske zasnove – nucel, ki jih nadomesti rastoči endosperm. Če pobarvamo preparat razvijajočega se zrna z barvilom, ki obarva jedra s poškodovano DNA, lahko vidimo umirajoče celice v tistem delu nucela, ki je najbližje endospermu. Endosperm in v manjši meri tudi zarodek nato napolnita celoten prostor v plodnici, ki ga je prej zapolnjeval nucel. Endosperm začne rasti takoj po oploditvi in raste zelo hitro, zarodek pa sledi z zamikom. Endosperm kmalu napolni ves razpoložljiv prostor, kasneje pa se mora umakniti rastočemu zarodku. Zarodek izloča posebne signale, ki sprožijo programirano celično smrt v predelu endosperma, ki je najbližje zarodku. Ostanke celic endosperma zarodek stisne, ko raste proti endospermu. V teh dveh primerih pride do programiranega odmiranja celic zaradi nadomeščanja enega tkiva z drugim (Kladnik *et al.* 2004).

Naslednji način programirane celične smrti v koruznem zrnu smo raziskali v naši raziskovalni skupini. V peclju zrna, kjer se končajo žile, ki prinašajo vodo in organske snovi do zrna, je v materinskem tkivu posebna plast, lahko jo imenujemo »prehodna plast« (slika 1B). Tu celice plast za plastjo odmrejo in za njimi ostanejo le njihove celične stene, ostala vsebina celice pa se razgradi. To odmiranje se začne že zelo zgodaj v razvoju zrna, nekaj dni po oploditvi, zato predvidevamo, da celice odmrejo zato, da olajšajo pot vodi z raztopljenimi organskimi snovmi, ki jih v tistem času intenzivno črpa rastoče seme. Področje celic, ki odmrejo, je med zaključkom žil v peclju in posebno plastjo na spodnji strani endosperma, kjer so prenosne celice. Te

imajo močno nagubane celične stene, ki se jim tesno prilaga membrana celic, da je površina membrane za privzem snovi čim večja. Naloga tega programiranega odmiranja celic je podobna kot v ksilemskih celicah – s celično smrtjo se olajša transport snovi (Kladnik *et al.* 2004).

Ko se koruzno zrno približuje zrelosti in koncu razvoja, pa pride do programirane celične smrti tudi v endospermu. Celice v osrednjem delu endosperma so najstarejše, največje in najprej dozori. Ko so te celice popolnoma napolnjene s škrobom, začnejo odmirati. Vendar se za razliko od skoraj vseh drugih evkariotskih celic, v katerih poteče programirana celična smrt, njihova vsebina ne razgradi, temveč le popolnoma izsuši – mrtve celice obdržijo izsušene ostanke jedra in organelov. Celična trupla ostanejo v mumificiranem stanju in se razgradijo šele ob kalitvi. Žive ostanejo le celice v najbolj zunanji plasti endosperma, v alevronski plasti (Dangl 2000). Te med kalitvijo proizvajajo in sproščajo encime, ki razgradijo založne snovi v »mumificiranih« celicah v osrednjem delu endosperma.

V zarodku med razvojem v semenu ne pride do pomembnejšega odmiranja celic, programirano odmre le nekaj celic, ki so se razvile takoj na začetku po oploditvi (suspensor zarodka).

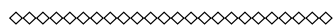
Sklep

V razvoju semena koruze je pomembno usklajeno delovanje različnih mehanizmov, ki sodelujejo pri rasti in razvoju organov. Za povečevanje semena sta pomembni tako delitev celic kot tudi povečevanje nastalih celic. Pri povečevanju celic igra pomembno vlogo povečevanje količine DNA v jedrih z endoreduplikacijo, posebno obliko celičnega cikla, v kateri se količina DNA v jedru v vsakem obratu cikla podvoji. Za normalen razvoj pa je pomembna tudi programirana celična smrt – nadzorovano odmiranje celic. Odmrle celice lahko nadomesti drugo tkivo ali pa mrtve celice opravljajo posebne naloge. Med razvojem semena najprej endosperm (založno tkivo v semenu) izpodrine tkivo nucela (materinsko

tkivo v semenski zasnovi), kasneje pa zarodek izpodrine del endosperma. V prehodni plasti v peclju koruznega zrna pride do obsežnega odmiranja celic, ki ostanejo na svojem mestu, vendar le kot ogrinja iz celičnih sten, njihova vsebina pa se razgradi. Takšne celice omogočajo nemoten pretok snovi iz žil v peclju do endosperma, ki v času rasti potrebuje velike količine organskih snovi. Ob zrelosti semena programirano odmrejo tudi založne celice v endospermu, vendar se njihova vsebina ne razgradi, temveč le izsuši in se nato ob kalitvi semena porabi za rast zarodka.

VIRI

- Barlow P. W. (1978): Endopolyploidy: towards an understanding of its biological significance. *Acta Biotheoretica* 27: 1–18.
- Barow M., Meister A. (2003): Endopolyploidy in seed plants is differently correlated to systematics, organ, life strategy, and genome size. *Plant, Cell and Environment* 26: 571–584.
- Dangl J. L., Dietrich R. A., Thomas H. (2000): Senescence and programmed cell death. V: Buchanan B, Gruissem W, Jones R (ur.): *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*. Rockville, American Society of Plant Physiologists: 1044–1100.
- Doonan J. (2000): Social controls on cell proliferation in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 3: 482–487.
- Joubès J., Chevalier C. (2000): Endoreduplication in higher plants. *Plant Molecular Biology* 43: 735–745.
- Kaplan D. R. (1992): The relationship of cells to organisms in plants: Problems and implications of an organismal perspective. *International Journal of Plant Science* 153: S28–S37.
- Kladnik A., Chamusco K., Dermastia M., Chourey P. (2004): Evidence of programmed cell death in post-phloem transport cells of the maternal pedicel tissue in developing caryopsis of maize. *Plant physiology* 136: 3572–81.
- Kladnik A., Chourey P., Pring D., Dermastia M. (2006): Development of the endosperm of *Sorghum bicolor* during the endoreduplication-associated growth phase. *Journal of Cereal Science* 43: 209–215.
- Kondorosi E., Roudier F., Gendreau E. (2000): Plant cell-size control: growing by ploidy? *Current Opinion in Plant Biology* 3: 488–492.
- Obara K., Kuriyama H., Fukuda H. (2001): Direct evidence of active and rapid nuclear degradation triggered by vacuole rupture during programmed cell death in zinnia. *Plant Physiology* 125: 615–626.
- Peden E., Killian D. J., Xue D. (2008): Cell death specification in *C. elegans*. *Cell cycle* 7: 2479–84.
- Tsukaya H. (2002). Interpretation of mutants in leaf morphology: Genetic evidence for a compensatory system in leaf morphogenesis that provides a new link between cell and organismal theories. *International Review of Cytology – A Survey of Cell Biology* 217: 1–39.



Aleš Kladnik pedagoško in raziskovalno dela na področju biologije rastlin, njegovo zanimanje je namenjeno predvsem razvoju rastlinskih organov in celičnim mehanizmom, ki pri tem delujejo, kot so delitev celic, poliploidizacija celic in programirana celična smrt. Doktorat znanosti s področja biologije je pridobil leta 2003 na Univerzi v Ljubljani. Pri raziskovalnem delu uporablja različne tehnike mikroskopije, kot so analiza slike ter in situ lokalizacija bioloških makromolekul, z mikrofotografijami pa tudi sodeluje v strokovnih monografijah in učbenikih. Je član izvršnega odbora Slovenskega društva za biologijo rastlin in predstavnik za Slovenijo v mednarodnem združenju Federation of European Societies of Plant Biology.

Aleš Kladnik is working as a researcher and lecturer in the field of plant biology. His main interest is development of plant organs and underlying cellular mechanisms, including cell division, polyploidization and programmed cell death. He received his PhD in the field of biology in 2003 at the University of Ljubljana. In his scientific investigations he uses various methods of microscopy, such as image analysis and in situ localization of biological macromolecules, and his microscopic photographs are published in scientific monographs and textbooks. He is a member of the executive committee of the Slovenian Society of Plant Biology and a national representative for Slovenia in the Federation of European Societies of Plant Biology.

Razvoj imunskega sistema pri otroku in upadanje imunosti pri staranju *Development of immune system in child and immunosenescence in aged*

Alojz Ihan

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



Izvleček: Normalni imunski odziv otrok, zlasti novorojencev, je odvisen od več dejavnikov: razvitih pregrad in sluznic, razvitega imunskega odziva, ustrezno aktiviranih populacij limfocitov T, bakterijske flore, ki spodbuja imunski razvoj. Pri novorojencu številne imunske uravnave še niso razvite, zato lahko okužbe s patogeni povzročijo nezaželene motnje v uravnavanju imunskega odzivanja. Z leti imunski sistem dozori in pri večini ljudi preide v normalno obrambo proti okužbam. Pri starostnikih so opisane mnoge značilne spremembe prirojenega in pridobljenega imunskega odzivanja. Te spremembe pretežno pomenijo zmanjšano zmožnost imunskega odzivanja in uravnavanja in obenem povzročijo tudi nastajanje kroničnih vnetij. Staranje imunskega sistema je zato povezano z večjo občutljivostjo starostnikov za okužbe, hkrati pa je staranje imunskega sistema tudi vzrok za povečano nastajanje kroničnih vnetij, ki so v samem središču procesov staranja.

Abstract: A normal immune response relies heavily on a number of factors: strong physical barriers, developed immune mechanisms, T-cell subpopulations that effect suppression, bacterial flora. In the newborn, several of these pathways are not matured, allowing for unwanted infection or sensitization. With age, the lymphoid tissue matures, and in most individuals this allows for generation of the normal tone of lymphoid tissue. In the elderly, many alterations of both innate and acquired immunity have been described. These alterations are generally viewed as a deterioration of immunity. This process is also characterized by chronic inflammatory status. Hence, immunosenescence is responsible for the increased susceptibility of elderly to infectious diseases as well as being at the root of the biological mechanisms responsible for inflammatory age-related diseases

Imunski sistem

Imunski sistem je kompleksen organski sistem, sestavljen iz specifičnih organov imunskega sistema (npr. prižljec, bezgavke), imunskih tkiv (npr. limfatična tkiva sluznic) in posamičnih imunskih celic. Imunski sistem se podobno kot živčevje vključuje v delovanje večine telesnih tkiv in organov, pri čemer je njegova pglavitna naloga v prepoznavanju in odstranjevanju tujkov, zlasti mikrobov, ki vdrejo v organizem. Med evolucijo so se razvile različne vrste imunskih celic, ki se med seboj razlikujejo predvsem glede mehanizmov, s katerimi razlikujejo tujke od lastnih telesnih celic, pa tudi glede mehanizmov, s katerimi povzročijo odstranitev tujkov (Santaella *et al.* 2005, Cesta 2006). Osnovne naloge imunskega pa so:

receptorsko prepoznavanje telesu tujih molekul (tj. kompleksnih molekul, ki niso proizvod lastnega genoma) in s tem tudi prepoznavanje mikroorganizmov;

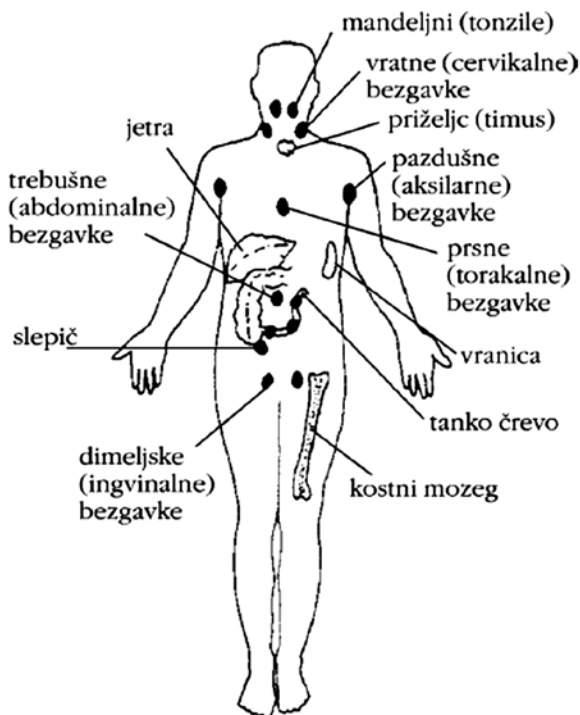
izbira in razvoj imunskega odziva in vnetja, ki ustreza vrsti okužbe (virusi, paraziti, znotraj- in zunajcelične bakterije, glive) in tkivu, kjer poteka okužba (slunica, koža, kri, jetra, možgani, oko ...). Ena od pomembnih vrst imunskega odziva proti tujkom je tudi tolerančni odziv;

napad na tujek in njegovo odstranjevanje – spremljajoče vnetje ob tem okvarja normalno dejavnost tkiv in organov;

imunski spomin kot posledica razmnoženih in diferenciranih imunskih celic, ki ob kasnejšem srečanju z enakim tujkom obnovijo enako vrsto imunskega odziva, kot se je izoblikovala ob prvotni okužbi.

Evolucijsko najpreprostejše obrambne celice so fagocitne celice, ki imajo za prepoznavanje tujkov receptorje za nekatere molekule, ki so skupne večjemu številu mikrobnih vrst. Med njimi je najbolj znana družina receptorjev “toll-like” (TLR). S tem fagocitne celice, zlasti makrofagi, prepoznajo vrsto okužbe (bakterijska, virusna, parazitska, glivična ...) in z izločanjem mediatorjev – citokinov – usmerijo razvoj specifičnega (limfocitnega) imunskega odzi-

va v ustrezno (protibakterijsko, protivirusno, protiparazitsko ...) smer (Grunebaum *et al.* 2006).



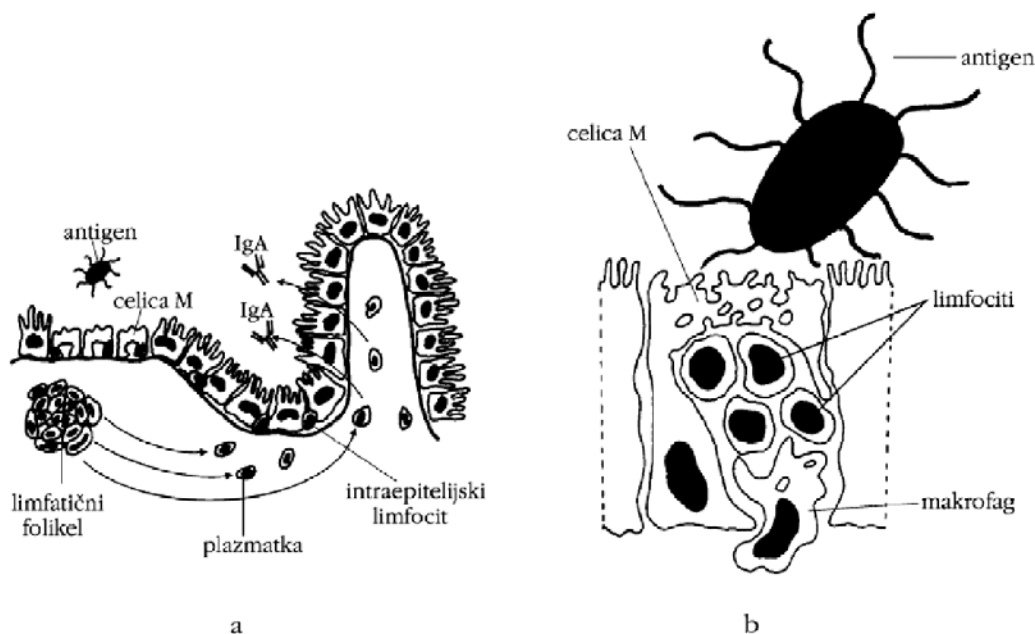
Slika 1: Imunske celice in tkiva (Vir: Gubina in Ihan 2002)

Limfociti so imunske celice, ki so s svojimi receptorji za antigen zmožne specifično prepoznavati tujke in se nato ustrezno odzvati. To se dogodi v kaskadi imunskih odzivov, ki jo uravnavajo citokini, sproščeni pretežno iz aktiviranih celic T-pomagalk in makrofagnih celic. Aktivacijo

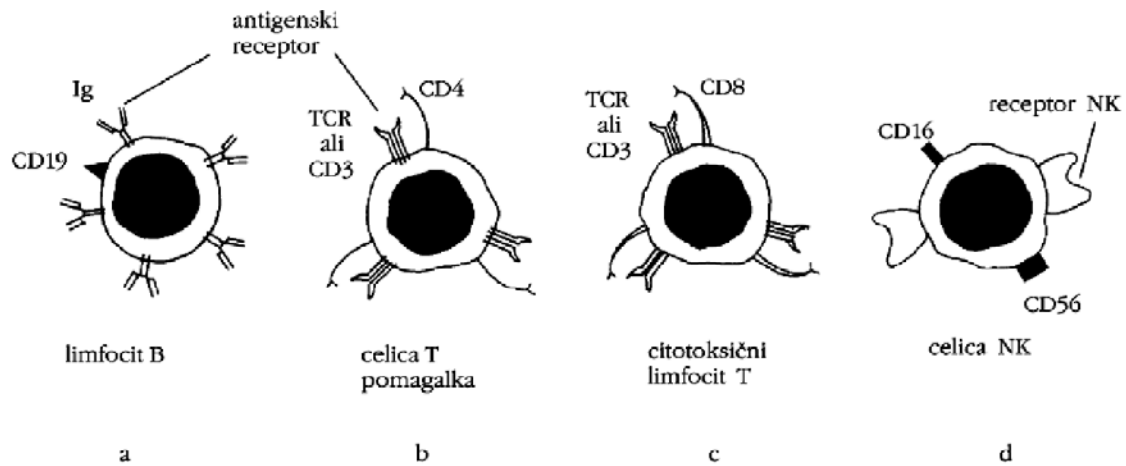
celic T-pomagalk omogočijo antigen predstavitvene celice (makrofagi, limfociti B, dendritične celice), ki fagocitirane in predelane antigene predstavljajo na svoji površini v sklopu molekul MHC II celicam T-pomagalkam, sočasno pa zagotovijo tudi potrebne kostimulacijske signale. Pod vplivom citokinov se nato zažene efektorski poti imunskega odziva – za spodbujevani antigen specifični protitelesni oziroma citotoksični imunski odziv. Obe vrsti odzivov specifično prepoznavata in odstranjujeta antigene, razločujeta med telesu lastnim in tujim ter razvijeta imunski spomin, ki ob ponovnem stiku s povzročiteljem omogoča hitrejši in močnejši sekundarni (anamnestični) imunski odziv (Santaella *et al.* 2005, Grunebaum *et al.* 2006).

Glavni nosilci specifične imunosti so nastajajoči limfociti, ki naseljujejo limfne organe. Limfociti T, nosilci celične imunosti, nastajajo v kostnem mozgu kot nezrele, nefunkcionalne celice T, v zrele imunokompetentne limfocite T (celice T-pomagalk – $CD4^+ CD3^+$ in citotoksične celice T – $CD8^+ CD3^+$) pa dozori v priželjcu. Njihovo dozorevanje spremljata aktivacija in preurejanje genov za T-celični receptor (CD3). Limfociti B, nosilci protitelesne – humoralne – imunosti, dozori v imunokompetentne celice v kostnem mozgu. Njihovo dozorevanje je povezano z aktivacijo in preureditvijo imunoglobulinskih genov. Zrele celice B imajo membransko vezana IgM in IgG (Lewis in Harriman 2001).

Aktivacija mirujočih celic T-pomagalk je ključni dogodek slehernega imunskega odziva. Sproži se ob stiku ustreznega receptorskega kompleksa TCR celice T-pomagalk s

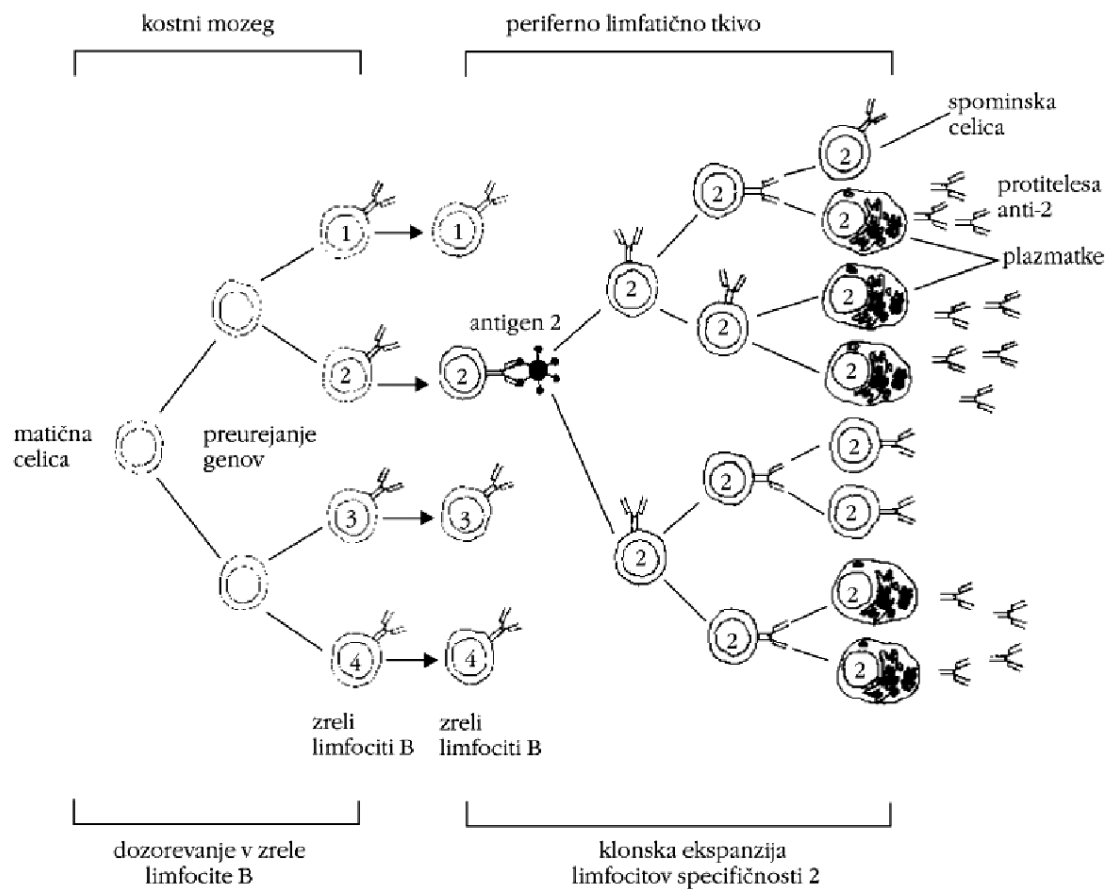


Slika 2: (Vir: Gubina in Ihan 2002)



Osnovne vrste limfocitov: a – limfocit B, katerega antigeni receptor je imunoglobulinska molekula (Ig); b – celica T pomagalka (Th), katere antigeni receptor je T-celični receptor (TCR), izraža pa še antigen CD4; c – citotoksični limfocit T (Tc), katerega antigeni receptor je T-celični receptor (TCR), izraža pa še antigen CD8; d – celica naravna ubijalka (NK), ki ima molekuli CD56 in CD16.

Slika 3: (Vir: Gubina in Ihan 2002)



Slika 4: Dozorevanje limfocitov B v kostnem mozgu in njihovo razmnoževanje (klonska ekspanzija) po stiku s tujkom – antigenom (Vir: Gubina in Ihan 2002)

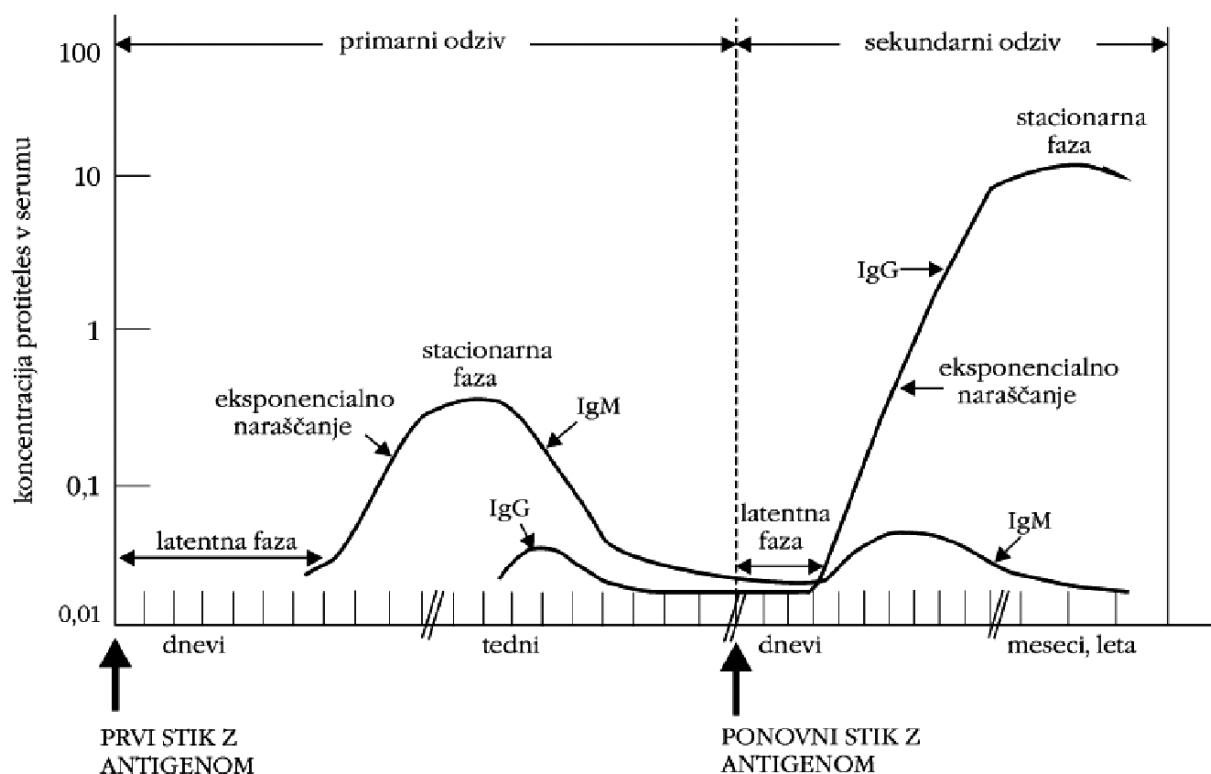
specifičnim peptidom, ki se predstavi v sklopu molekule MHC II na površini antigen predstavljajoče celice. Da aktivacija steče uspešno, so potrebne še dodatne specifične interakcije med antigen predstavljajočo celico in celico T-pomagalko. V aktivirani celici T-pomagalki nastajajo različni citokini, zlasti pa IL-2, ki je limfocitni rastni faktor z avtokrinim delovanjem. Nastanejo spominske (ob ponovnem stiku z antigenom sprožijo hitrejši in učinkovitejši sekundarni imunski odziv) in efektorske celice T-pomagalko. Slednje se glede na citokinski profil diferencirajo kot celice TH 1 (izločajo IL-2, IFN-gama in TNF-alfa, sodelujejo v reakcijah pozne preobčutljivosti in aktivirajo citotoksični T-celični imunski odziv) oziroma TH 2 (sintetizirajo IL-4, IL-5, IL-6 in IL-10 in so učinkovitejše v aktivaciji protitelesnega imunskega odziva limfocitov B) (Grunebaum *et al.* 2006).

Imunski sistem pri otrocih

Imunski sistem tvorijo imunske celice in vnetni mediatorji, katerih sestava in uravnavanje sta zapisana v genski informaciji posameznika. Zasnova za imunski odziv je zato prirojena in napake v sestavi ali uravnavanju sinteze proteinov, pomembnih za imunski ali vnetni odziv, vplivajo na lastnosti imunskega odziva, zlasti kadar gre za napake pomembnih proteinov, ki so ključni za prepoznavanje tujkov ali uravnavanje vnetja. V teh primerih govorimo o **pri-**

rojenih imunskih primanjkljajih, ki se klinično kažejo kot **pomanjkljiv imunski odziv** (neobičajno hude okužbe, zlasti oportunistične), **preobčutljivostno vnetje** (napačno izbran ali uravnavan imunski odziv, npr. atopija), **avtoimunsko vnetje** (okvarjena uravnava tolerance) ali **avtoimunska bolezen** (okvare inhibitornih vnetnih citokinov ali receptorjev, npr. mediteranska vročica (okvara gena MERV – nereguliran odziv Th1); deficit alfa1 antitripsina; ALPS – defekt receptorja Fas ali liganda Fas, defekti komplementnih inhibitorjev). Neredko gre pri bolniku za kombinacijo naštetih kliničnih stanj (npr. oportunistične okužbe, kombinirane s hudimi alergijami; ali kronična vnetja, kombinirana z avtoimunskimi pojavi). Bolnika z motnjo imunskega odzivanja navadno označimo glede na najbolj moteč klinični pojav, čeprav bi podrobnejša analiza odkrila neke vrste imunski primanjkljaj (npr. atopiki imajo manjšo tvorbo IFN- γ in počasneje povečujejo delež spominskih limfocitov T, a ne do stopnje, ko bi zboleli zaradi oportunističnih okužb, npr. oportunističnih mikobakterij).

Značilnost imunskega sistema je, da se izoblikuje v stiku s tujki (podobno kot se živčevje izoblikuje v interakciji z dražljaji iz okolja). Med ontogenezo se imunske celice in anatomske strukture, ki niso odvisne od stika z mikrobi, razvijejo do konca prve polovice nosečnosti; limfne žile so oblikovane od 6. fetalnega tedna, limfociti T so v krvi od 13. tedna, na antigene se odzivajo od 18. do 22. tedna,



Slika 5: Primarni in sekundarni protitelesni odziv (Vir: Gubina in Ihan 2002)

IFN- γ , LPS). Zaradi zmanjšane ekspresije CD40L na limfocitih T, ki omogoča diferenciacijo Th1, je diferenciacija v odziv Th1 še otežena. Limfociti B imajo slabo zmožnost izotipskega preklopa (iz IgM v druge razrede protiteles), slabo zmožnost afinitetnega dozorevanja v bezgavkah in šibko zmožnost tvorbe protiteles.

Poleg primanjkljaja IgA ob rojstvu normalnemu otroku primanjkujejo tudi pomembni proteini naravne odpornosti (amilaza, lizocim, laktoferin), ki so do rojstva sicer prisotni v slini, potem pa za nekaj tednov povsem izginejo (verjetno zaradi učinka sesanja) in se po enem mesecu ponovno začnejo pojavljati v slini. Zaradi kombinacije neugodnih dejavnikov – neizoblikovana zaščitna flora, nezmožnost sinteze IgA, odsotnost proteinov naravne odpornosti v slini, nedozorel sluznični epitelij – je v prvem mesecu življenja otrok izjemno občutljiv na prodor patogenov skozi sluznico prebavil in dihal.

Prebavna sluznica je takoj po rojstvu zelo prepustna za makromolekule, zaradi hitrega dozorevanja pa se praviloma v nekaj dneh zapre, pri tem imajo veliko vlogo citokini in hormoni v kolostrumu. Brez kolostruma (vsebuje tudi supresivne faktorje za sintezo IgE) imajo novorojenci praviloma več kasnejših infektov in več atopij.

Prvih 12 mesecev je najpomembnejših za razvoj imunskega sistema. Za ustrezen razvoj je zelo pomembna integriteta sluzničnega epitelija. Dobro merilo za integriteto epitelija je izginotje IgG v slini takoj po rojstvu. Uspešen razvoj sluznične imunske kompetence pa se kaže s porastom sIgA v slini in izginotjem IgD v slini v prvih šestih mesecih življenja (Smith *et al.* 1988).

Novorojenčeva prebavna flora omogoči ustrezen razvoj imunskega sistema

Imunski sistem se po rojstvu razvija ob stimulaciji z mikrobi, zlasti s po Gramu negativno bakterijsko floro, ki vpliva stimulatивно na dozorevanje imunskega sistema in manjša možnost nepravilnega razvoja imunskega sistema (npr. alergij). Bogatenje bakterijske flore (večje skupine otrok) vpliva stimulatивно na razvoj imunskega sistema. Okužbe s patogenimi mikrobi (zlasti respiratornimi) v prvem letu življenja lahko okvarjajo normalen razvoj imunskega sistema, povzročajo motnje uravnavanja imunskega odziva in pomanjkanje nastajanja IgA. Okužbe dihal med obdobji večjega padca ravni IgA v prvem letu življenja lahko sprožijo nepravilno uravnavanje vnetnega odziva in povzročijo povečano bronhialno hiperreaktivnost zaradi pretiranega razraščanja subepitelijških nemieliniziranih živčnih vlaken ter razmnoževanja mastocitov, po drugi strani pa indukcije receptorjev za substanco P na živčnih vlaknih in limfocitih (NK1-receptorji). Zato vsako – tudi fizikalno ali kemično – draženje sluznice (povzroči sproščanje substan-

ce P) spodbuja razvoj imunskega vnetja (aktivacija limfocitov T v sluznici).

Oralno prehranjevanje stimulira mukozni imunski sistem, intravensko hranjeni novorojenci pa imajo upočasnen razvoj imunskih tkiv v sluznicah. Razlike v prehrani (dojenje ali formula) povzročijo različne vrste bakterijskih kolonizacij prebavil. Ustvarjena bakterijska flora prebavil odločilno vpliva na razvoj imunskega sistema. Materina protitelesa (prek placente, v kolostrumu) ščitijo novorojenca pred okužbami, hkrati pa tudi upočasnjujejo razvoj protiteles IgA. V zgodnjem materinem mleku je tudi precej imunosupresivnih snovi, ki zmanjšujejo tveganje za nastanek nekaterih kasnejših avtoimunskih (diabetes 1, atopije) in limfoproliferativnih bolezni. Dojenje večinoma tudi pospešuje imunsko odzivnost otrok proti patogenom (Grunebaum *et al.* 2006).

Slaba prehranjenost (manj kot 80 % normalne teže za starost) je povezana s počasnejšim razvojem imunskega sistema po rojstvu in pogostimi okužbami, zlasti s pojavi driske. Pogosta posledica drisk je pomanjkanje vitamina A, kar dodatno oteži tvorbo protiteles, zlasti IgA. Zato je pri podhranjenosti treba dodajati vitamin A. Proteinska podhranjenost razmeroma najbolj negativno vpliva na tvorbo IgA v solzah in slini skupaj s proteini nespecifične zaščite (lizocim), zato so bolj pogoste očesne okužbe.

Stresni hormoni nosečnic vplivajo zaviralno na dozorevanje imunskega sistema pri otroku. Limfociti se zato v prvih tednih po rojstvu težje aktivirajo, zato ostane nezrel imunski odziv (usmerjen v Th2 in tolerančno reakcijo) še dalj časa po rojstvu in spodbuja nastanek atopij. Materin stres med dojenjem prek kortizola v mleku zavira dozorevanje sluznične imunosti v tvorbo odziva IgA. Velik porodni stres (travma ali okužba) zavre razvoj imunskega sistema. Izpostavljenost toksičnim snovem med nosečnostjo in po njej (alkohol) zavre zmožnost imunskih celic za diferenciacijo in dozorevanje. Kajenje nosečnic povzroča zapoznelo dozorevanje sIgA pri novorojencih. Kafilke imajo tudi manj protiteles IgA v mleku (Kawiak *et al.* 1995).

Staranje in imunski sistem

Staranje je programiran proces, v katerem se pri ljudeh telesne zmožnosti nekako od 35 leta dalje zmanjšujejo. Dolžina življenja je namreč programirana lastnost posamezne biološke vrste, ki podobno kot druge lastnosti bioloških vrst (velikost, teža, način gibanja, način hranjenja ...) služi optimalnemu preživetju vrste. Krajše življenje omogoča vrsti večjo prilagodljivost glede na konkurenčne vrste in na spremembe naravnega okolja, daljše življenje pa bolj racionalno izrabo hranil v ekološki niši. Skupen rezultat prilagoditev na našete in še nekatere druge dejavnike okolja določa optimum življenjske dobe posameznika. Proce-

si staranja programirano zajemajo vsa tkiva, fiziološke in telesne funkcije in postopoma manjšajo njihovo kapaciteto (rezervo) za prilagajanje večjim obremenitvam. Živali v naravnem okolju navadno že pri relativno majhnem zmanjšanju svojih fizičnih ali presnovnih zmožnosti niso več uspešne v boju za preživetje. Pri ljudeh zaradi kulturnih in družbenih sprememb preživetje ni več zelo odvisno od fizičnih zmožnosti, zato se življenjska doba daljša, staranje pa poteka bolj v odvisnosti od kritičnega zmanjševanja fizioloških (celičnih, presnovnih, imunskih, žilnih) zmožnosti, ki jih s higiensko in/ali medicinsko podporo ni mogoče ustrezno vzdrževati in podpirati. Starostna izčrpanost trebušne slinavke (diabetes 2) je bila npr. nekoč smrtna bolezen, ki danes z ustrezno podporo ne pomeni več usodnega krajšanja življenjske dobe (Larbi *et al.* 2008).

Osnovni programirani mehanizmi staranja (oksidativne poškodbe, hormonske spremembe, imunska neodzivnost, deregulacija vnetja, kancerogeneza) so podobni tako pri kratkoživečih vrstah (npr. miši) kot pri dolgoživečih vrstah (človek). Tudi relativna dinamika starostnih sprememb (pojavljanje posameznih sprememb in bolezni) je podobna pri vseh živalskih vrstah, zato je mogoče iz študij kratkoživečih vrst (vinske mušice, miši) pridobiti veliko podatkov o procesih staranja pri ljudeh. Imunski sistem je primer tkiva, ki kaže izrazite od starosti odvisne spremembe. Ker je delovanje imunskega sistema zelo pomembno za delovanje celotnega organizma (obramba pred mikrobi in uravnavanje vnetja), je „staranje“ imunskega sistema pomemben dejavnik staranja organizma kot celote. Zmanjšana imunska odzivnost in posledične okužbe lahko močno preobremenijo in okvarijo posamezna tkiva in organe starajočega se človeka, kar močno zmanjša njegovo življenjsko dobo (npr. pljučnica); podobne posledice ima tudi slabše uravnavanje imunskega odzivanja in vnetja, ki pospešuje kronične vnetne spremembe (npr. ateroskleroza) (Bruunsgaard 2006).

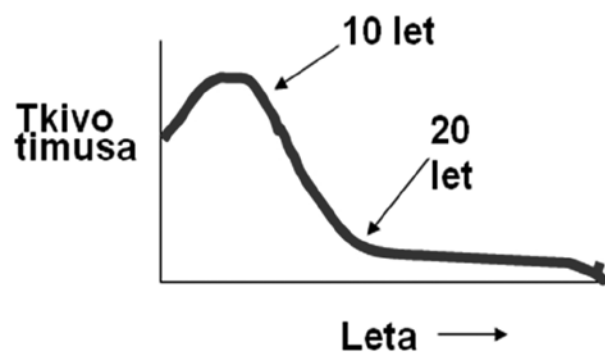
Pri starostniku se imunske celice počasneje in manj silovito odzivajo na vdor mikrobov v telo, zlasti pa je prizadeta njihova natančnost pri razlikovanju med tujki (mikrobi) in lastnimi telesnimi celicami. Zmanjšana natančnost imunskih celic je verjetno povezana tudi s slabšo zmožnostjo prepoznavanja in kontrole rakastih celic, po drugi strani pa s povečano občutljivostjo za nastanek bolezni, ki so povezane s slabo kontrolo vnetja (npr. bolezni srca in žilja, alzheimerjeva bolezen) ali avtoimunosti (npr. revmatoidni artritis). Posameznih dejavnikov, ki prispevajo k starostnemu upadu imunskih funkcij, je veliko in pogosto je težko ugotoviti, ali so primarno spremenjene imunske funkcije ali pa slabše funkcioniranje drugih tkiv (sluznic, krvnega obtoka) povzroča večjo verjetnost okužb, ki privedejo k spremembam imunskega odzivanja (Licastro *et al.* 2005).

S starostjo povezana zmanjšana imunska odzivnost je opažena pri vseh bioloških vrstah v njihovem obdobju staranja ne glede na njihovo absolutno dolžino življenja; pri ljudeh pa je prav zmanjšana imunska odzivnost med glavnimi dejavniki obolevnosti in smrtnosti starejših. S starostjo se predvsem zmanjša odzivanje na nove okužbe, zmanjšano je tudi odzivanje na cepiva (Weinberger *et al.*, 2008).

Biološke spremembe, ki v starosti povzročajo upad imunskih funkcij, so najprej povezane z zmanjšanim nastajanjem novih imunskih celic. Imunske celice nastajajo v kostnem mozgu, tam pa se s staranjem zmanjšuje razmnoževanje hematopoetskih izvornih celic zaradi oksidativnih poškodb in krajšanja telomer. Starostno zmanjšana aktivnost kostnega mozga privede tudi do zmanjšane proizvodnje imunskih celic – fagocitnih celic, celic naravnih ubijalk (NK) in limfocitov B. Zlasti krvna koncentracija limfocitov B, ki je najbolj neposredno povezana s hitrostjo limfopoeze v kostnem mozgu, je dober odraz »biološke starosti« imunskega sistema (Colonna-Romano *et al.* 2006).

Ob zmanjšani koncentraciji v krvi se pri starostniku zmanjša tudi dejavnost fagocitnih celic (protibakterijsko delovanje) in celic NK (protivirusno in protitumorsko delovanje) (Illes *et al.* 2005).

Verjetno najbolj temeljito pa staranje vpliva na delovanje limfocitov T. Proizvodnja limfocitov T je odvisna od kostnega mozga, kjer nastajajo predhodniki limfocitov T, ki se prek krvi selijo v timus. Še večja omejitev nastajanja limfocitov T je timus, ki se že po drugem desetletju življenja močno zmanjša, hkrati pa se zmanjša količina v timusu nastalih zrelih »naivnih« limfocitov. Že v tretjem desetletju starosti ima človek le še desetino ali dve naivnih limfocitov T, njihov delež pa v nadaljnjih desetletjih strmo pada. Količina limfocitov T pa se pretežno vzdržuje z delitvijo zrelih limfocitov T na periferiji (pod vplivom citokinov IL-7, IL-15, IL-2). Po drugi strani pa se količina limfocitov B vzdržuje zaradi stalne produkcije novih v kostnem mozgu (pod vplivom citokina IL-7) – zato je količina limfocitov B dober odraz dejavnosti kostnega mozga.



Slika 7: (Vir: Gubina in Ihan 2002)

Zato se med staranjem močno zmanjša zmožnost odzivanja na nove vrste okužb, obenem se zaradi pomanjkanja naivnih limfocitov T (limfocitov CD45RA in med njimi zlasti limfocitov CD31 – celic RTE – Recent Thymic Emigrants) med imunskim odzivanjem proti tujku ne ustvari kakovostno uravnavanje imunskega odziva, kajti uravnalne celice (Treg – angl. »regulatory T cells«) se pretežno diferencirajo neposredno iz sveže nastalih naivnih limfocitov T. Zato pri starostnikih številni avtorji opisujejo spremenjene citokinske odzive med imunskim odzivanjem, kajti ravno »sveži« naivni limfociti T so najboljši vir regulatornih limfocitov T, ki lahko ustrezno razvijejo citokinsko sintezo glede na razmere in potrebe v zvezi z aktualno okužbo. Zaradi manjše zmožnosti oblikovanja novih imunskih odzivov na okužbe se pri starejših ob okužbah v večji meri aktivirajo že ustvarjeni spominski imunski odzivi. Pri tem gre za dodatno razmnoževanje predvsem citotoksičnih limfocitov T (CD8), katerih raznolikost T-celičnih receptorjev je revnejša kot pri mlajših ljudeh, posledično je tudi izbira antigena pri mikrobih praviloma manj ustrezna. Zaradi manj ustreznih in slabše uravnavanih imunskih odzivov se povzročitelji okužb počasneje odstranijo, posledično pa se podaljša trajanje vnetja. Zaradi pomanjkanja regulatornih limfocitov T (Treg) je manjše tudi izločanje citokinov, ki zaustavijo vnetje po okužbi, zato imajo starejši ljudje tendenco podaljševanja vnetnega odzivanja (Pawelec *et al.* 2009).

V starosti se znatno poveča delež γ/δ -dvojno negativnih limfocitov T (CD4- CD8-) (γ/δ DNT). γ/δ DNT so limfociti T, ki imajo namesto običajnega tipa T celičnega receptorja (TCR α/β^+) drug tip receptorja (TCR γ/δ). Ta receptor ima manjšo raznolikost za prepoznavanje tujkov (antigenov), vendar pa lahko antigene prepozna neposredno (podobno kot protitelesa) in ne potrebuje predstavljanja prek antigen predstavitevnihih celic. γ/δ DNT pri starostniku verjetno pomenijo nadomeščanje upadlega delovanja običajnih limfocitov T in s tem posredno kažejo na »staranje« imunskega sistema (Smith *et al.* 1988). Poleg tega lahko pri starostniku zasledimo še povečano količino α/β DNT – to so zaradi številnih delitev izčrpani običajni α/β limfociti T, ki se niso zmožni več odzivati na tujke, pač pa delajo veliko količino citokinov za zaviranje imunskega odziva (IL-10). α/β DNT nastajajo v večjih količinah v primeru kroničnih aktivacij imunskega sistema – npr. pri avtoimunskih boleznih ali avtovnetnih boleznih (tipično pri ALPS-u, avtoimunskem limfoproliferativnem sindromu). Povečana količina α/β DNT je torej znak kroničnega imunskega pogojenega vnetja, ki tudi močno pospešuje procese staranja (Larbi *et al.* 2008).

Poleg celic DNT je pri starostnikih pogosto povečano tudi število krvnih CD4/CD8 dvojno pozitivnih limfocitov T (CD4/CD8 limfociti T). Ti limfociti proizvajajo predvsem citokin interferon γ in se občasno pojavijo tudi pri zdravih

ljudeh, bolj pogosto pa pri kroničnih vnetnih boleznih, kroničnih virusnih okužbah in tumorjih (Chidrawar *et al.* 2009).

Čeprav so starostne spremembe imunskih funkcij najbolj opazne pri delovanju limfocitov T, pa je prizadeto tudi protitelesno odzivanje. S starostjo značilno upadajo koncentracije limfocitov B, kar odraža predvsem upad delovanja kostnega mozga. Med limfociti B je zlasti zmanjšan delež naivnih limfocitov B (CD27-), temu ustrezno pri starostniku upadajo plazemske koncentracije IgM in IgD. V starosti se znatno poveča delež dvojno negativnih limfocitov B (DNB) (IgD-CD27-), ki so pretežno IgG+ spominski limfociti B. DNB so izčrpane spominske celice, ki ne morejo več sodelovati z limfociti T (Caruso *et al.* 2005).

Zaradi pomanjkanja ustreznih limfocitov T se limfociti B aktivirajo na način, ki je neodvisen od limfocitov T. Zato nastajajo protitelesa, ki so večinoma usmerjena proti sladkornim antigenom črevesnih bakterij (IgG2) in imajo manjšo raznolikost vezišč za antigene. Ustrezno temu so taka protitelesa manj učinkovita v obrambi proti novim okužbam, obenem pa s svojim vezanjem na sicer neškodljive molekule črevesnih bakterij povzročajo kronično aktivacijo vnetja v črevesni sluznici. Zato pri starostniku ni nujno, da se mu zmanjšuje koncentracija protiteles v plazmi (to je bolj znak stradanja in/ali katabolnega tipa presnove), pač pa so protitelesa manj funkcionalna ali celo patološka (avtoimunost, preobčutljivost). Kot že omenjeno, s starostjo upade tudi proizvodnja limfocitov B v kostnem mozgu, kar še dodatno osiromaši kakovost protitelesnega odzivanja (Colonna-Romano *et al.* 2003).

Odziv na cepljenje je v starosti značilno spremenjen, titer in afiniteta protiteles po cepljenju sta manjša. V bezgavkah s starostjo zaradi motenega predstavljanja antigenov slabše poteka afinitetno dozorevanje limfocitov B, zato se afiniteta protiteles pri kroničnih okužbah počasneje povečuje. Zaradi zmanjšane nastajanja naivnih limfocitov B v kostnem mozgu in kompenzatornega razmnoževanja pretežno spominskih limfocitov B se zmanjšuje raznolikost protitelesnih vezišč, ki so na voljo za obrambo pred mikrobi (Weinberger *et al.* 2008).

Ali obstajajo markerji staranja imunskega sistema?

Nedvomno drži, da staranje prinese številne in značilne spremembe imunoloških parametrov, manj pa je opredeljeno, katere od teh sprememb pomenijo pomembno motnjo v delovanju imunskega sistema in uravnavanja vnetja, ki nato neposredno vpliva na funkcionalnost organizma in dolžino njegovega preživetja. Iz imunskega statusa starejših ljudi je težko sklepati, kaj se je s preiskovanci dogajalo v času njihovega življenja in kakšen je bil vpliv genetike,

okolja, prehrane, obremenitev. Vseeno se je na podlagi takih raziskav oblikoval koncept »imunskega profila tveganja« (IRP), ki z merjenjem nekaterih parametrov imunskega statusa opredeli tveganje 55-letnika za umrljivost v naslednjih 10, 20 in 30 letih (Colonna-Romano *et al.* 2003).

Raziskave ljudi, ki so dočakali visoko starost, kažejo, da imajo v krvi značilno večjo koncentracijo limfocitov B in med njimi zlasti večji delež naivnih limfocitov B (Ig-D+CD27-). Večja koncentracija teh »mladih« celic odraža boljše hematopoetsko zmožnost kostnega mozga in hkrati boljše zmožnost imunskega odzivanja z natančnim, dobro uravnanim protitelesnim odzivom. Ljudje, ki doživijo veliko starost, imajo med 50. in 60. letom tudi manj avtoimunskih protiteles in manjši delež limfocitnih populacij, ki kažejo izčrpanost imunskega sistema (celic DNB, DNT, α/β DNT (Colonna-Romano *et al.* 2003).

Nekatere epidemiološke raziskave ugotavljajo tudi večjo smrtnost pri CMV-pozitivnih starostnikih, povezave so še bolj značilne pri hkratni koinfekciji z virusi hepatitisa A ali B. Pri CMV-pozitivnih starostnikih je tveganje za umrljivost še nadalje povečano pri večjih titrih antiCMV-proteiteles. Taki ljudje imajo značilno povečan nivo C-reaktivnega proteina, več diabetesa in drugih kroničnih vnetnih bolezni. Okužbe z drugimi herpesvirusi (EBV, HSV, VZV) nimajo takega prognostičnega pomena za preživetje petdeset- do šestdesetletnikov kot infekcija s CMV. Tak izjemen položaj CMV-imunskega statusa navaja na domnevo, da je okužba s CMV v naravnem okolju morda nekoč pomenila prednost za gostitelja, ki se je zaradi vnetno bolj aktivnega imunskega odzivanja lažje ščitil pred drugimi okužbami. Obratno pa pri današnjih starostnikih taka okužba pomeni zgodnejše izčrpanje imunskega sistema in aktivacijo nepotrebnih vnetij, ki pospešujejo procese staranja (Pawelec *et al.* 2009).

LITERATURA

- Bruunsgaard H. (2006): The clinical impact of systemic low-level inflammation in elderly populations. With special reference to cardiovascular disease, dementia and mortality. *Dan. Med. Bull.* 53: 285–309.
- Caruso C., Candore G., Colonna-Romano G., Lio D., Franceschi C. (2005): Inflammation and life-span. *Science* 14: 208–209.

- Cesta M. F. (2006): Normal structure, function, and histology of mucosa-associated lymphoid tissue. *Toxicol Pathol.* 34: 599–608.
- Chidrawar S., Khan N., Wei W., McLarnon A., Smith N., Nayak L., Moss P. (2009): Cytomegalovirus-seropositivity has a profound influence on the magnitude of major lymphoid subsets within healthy individuals. *Clin. Exp. Immunol.* 155: 423–32.
- Colonna-Romano G., Aquino A., Bulati M., Di Lorenzo G., Listi F., Vitello S. (2006): Memory B cell subpopulations in the aged. *Rejuvenation Res.* 9: 149–152.
- Colonna-Romano G., Bulati M., Aquino A., Scialabba G., Candore G., Lio D. (2003): B cells in the aged: CD27, CD5, and CD40 expression. *Mech. Ageing Dev.* 124: 389–393.
- Grunebaum E., Sharfe N., Roifman C. M. (2006): Human T cell immunodeficiency: when signal transduction goes wrong. *Immunol Res.* 35: 117–126.
- Gubina M., Ihan A. (2002): Medicinska bakteriologija z imunologijo in mikologijo. Medicinski razgledi, Ljubljana.
- Illes Z., Waldner H., Reddy J., Bettelli E., Nicholson L. B., Kuchroo V. K. (2005): T Cell Tolerance Induced by Cross-Reactive TCR Ligands Can Be Broken by Superagonist Resulting in Anti-Inflammatory T Cell Cytokine Production. *J. Immunol.* 175: 1491–1497.
- Kawiak J., Rokicka-Milewska R., Zeman K., Hoser G., Derulska G., Fornalczyk-Wachowska E., Gosk B., Kantorski J., Pacholska J., Tchorzewski H. (1995): Peripheral blood leukocytes and lymphocyte subpopulations as determined by flow cytometric measurements in healthy children. *Folia Histochem. Cytobiol.* 33: 33–3810.
- Larbi A., Franceschi C., Mazzatti D., Solana R., Wikby A., Pawelec G. (2008): Aging of the immune system as a prognostic factor for human longevity. *Physiology* 23: 64–74.
- Lewis D. E., Harriman G. R. (2001): Cells and tissues of the immune system. V: Rich R. R., Fleisher T. A., Kotzin B. L., Shearer W. T., Schroeder W. H. Jr. (ur.): *Clinical immunology: principles and practice*. 2nd ed. Mosby, London, p. 2.1–2.21.
- Licastro F., Candore G., Lio D., Porcellini E., Colonna-Romano G., Franceschi C. (2005): Innate immunity and inflammation in ageing: a key for understanding age-related diseases. *Immun. Ageing* 2: 8.
- McCloskey T. W., Cavaliere T., Bakshi S. et al. (1997): Immunophenotyping of T lymphocytes by three-color flow cytometry in healthy newborns, children, and adults. *Clin. Immunol. Immunopathol.* 84: 46–55.
- Pawelec G., Derhovanessian E., Larbi A., Strindhall J., Wikby A. (2009): Cytomegalovirus and human immunosenescence. *Rev. Med. Virol.* 19: 47–56.
- Santaella M. L., Cox P. R., Colon M., Ramos C., Disdier O. M. (2005): Rheumatologic manifestations in patients with selected primary immunodeficiencies evaluated at the University Hospital. *Health Sci. J.* 24: 191–195.
- Smith M. D., Ahern M. J., Brooks P. M., Roberts-Thomson P. J. (1988): The clinical and immunological effects of pulse methylpred-nisolone therapy in rheumatoid arthritis. II. Effects on immune and inflammatory indices in peripheral blood. *J. Rheumatol.* 15: 233–237.
- Weinberger B., Herndler-Brandstetter D., Schwanninger A., Weiskopf D., Grubeck-Loebenstein B. (2008): Biology of Immune Responses to Vaccines in the Elderly. *Clin. Infect. Dis.* 46(7): 1078–1084.



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

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

Živalski običaji *Animal traditions*

Eva Jablonka

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



Povzetek

Kaj so živalske kulture? Ni "kultura" nekaj, kar je značilno le za ljudi? In če obstaja nekaj, kar bi lahko imenovali "živalske kulture" ali "živalski običaji", kaj je to in kako se razlikuje od človeške kulture? Če želimo odgovoriti na ta vprašanja, je treba najprej opredeliti izraz kultura. In

ker je ena od značilnosti kulture, da se sčasoma spreminja, je treba razjasniti, kaj pomeni kulturna evolucija.

Kulturo lahko na splošno opredelimo kot *sistem družbeno prenosljivih vedenjskih vzorcev, nagnjenj (preferenc) in proizvodov živalske dejavnosti, ki so značilni za skupino družbenih (socialnih) živali*. Vedenja, ki se prenašajo, so lahko veščine, običaji, navade, prepričanja, predispozicije in podobno. Če kulturo opredelimo na ta način, je »kulturna evolucija« lahko *sprememba v teku časa v naravi in pogostosti družbeno prenosljivih nagnjenj, vzorcev, ali proizvod vedenja v populaciji*. Učenje od drugih osebkov ali prek njih, ki je poznano kot »družbeno učenje«, je eden od procesov, ki so osnova takemu prenosu, a ni edini način, pri katerem družbene interakcije vplivajo na vedenje živali in vodijo k običajem. Zgodnje družbene interakcije, npr. zelo zgodnji stiki z materjo, ki zelo globoko spremenijo vedenje naraščaja in so obnovljeni tudi v naslednjih generacijah, prej vodijo k vedenjskem vtisnjenju (sprememba praga za odziv na dražljaje v prihodnosti) kot k družbenemu učenju.

Danes mnogi biologi sprejemajo idejo, da imajo živali kulturo (običaje) in kulturno evolucijo v smislu zgornje definicije. Avital in Jablonka (2000) dokazujeta, da so živalski običaji zelo pogosti in povezani s skoraj vsemi vidiki življenja živali, vključno z izbiro habitata, izbiro hrane, obdelavo hrane, plenilstvom in obrambo, parjenjem, starševstvom in družbenimi interakcijami z drugimi člani skupine. Zgodnje družbene interakcije imajo lahko še posebno močan, dolgotrajen vpliv in nekateri običaji so zelo stabilni.

Kako se oblikujejo živalski običaji? Učenje je vir inovacij in ohranitve starega. Velika vedenjska in fiziološka raznolikost (plastičnost) znotraj živalskih vrst omogoča, da se na nove izzive živali odzovejo na več kot en ustrezen način. Nekateri od teh rešitev imajo lahko več kot le kratkoročen pomen, zato ker se ohranijo. Starševska skrb in zapuščina starševstva lahko povzročita, da so potomci podobni staršem v vedenju, kako se odzivajo na novo okolje, tako da se zmanjša cena učenja z napakami. Poskusi z evropskimi kunci kažejo na raznolikost poti, po katerih mladiči pridobijo informacijo o prehranjevalnih nagnjenjih svoje matere, ki vplivajo na njihova prehranska vedenja. Ti poskusi kažejo, da se informacija prenaša že med brejostjo (predvidoma prek posteljice oz. okolja v maternici), med dojenjem (ali z mlekom ali prek materinega vonja) in pri hranjenju z materinimi iztrebki. Prenesene informacije omogočajo mladičem, da spoznajo materina prehranjevalna nagnjenja. Ko mladiči zapustijo gnezdo, je ključnega pomena, da vedo, kaj je dobra in varna hrana. Avital in Jablonka (2000) sta podala še mnoge druge primere, ki kažejo na to, da se na mladiče prenašajo informacije prek snovi, ki jih izloča mati v času brejosti in ki vplivajo na embrionalni razvoj, prek mleka, iztrebkov in slin ter različnih oblik materinskega in očetovskega vedenja do mladičev.

Pred kratkim je Meany skupaj s kolegi opisal osupljiv primer vedenjsko posredovanega dedovanja pri podgani. Odkrili so, da različni načini skrbi za mladiče različno vplivajo na to, kako se mladiči odzivajo na stres, in da se te informacije celo prenesejo na mladiče. Matere se razlikujejo v količini "lizanja in negovanja" (LG) in zaščitniškega objemanja (*arch-back nursing*, ABN), ki ga nudijo svojim mladičem v prvem tednu po skotitvi. Mladiči, ki so deležni veliko lizanja in negovanja, bolje prenašajo stres in so bolj radovedni. Mlade samičke, ki so bile deležne take nege, prav tako postanejo LG- in ABN-matere. Nasprotno, mladiči, ki so deležni manj lizanja in negovanja, postanejo bolj plašni in so bolj podvrženi stresu ter, ko postanejo starši, nudijo mladičem enako nego, kot so je bili deležni kot mladiči. Ker se vedenje prenaša na potomce, so lahko genetsko identične podgane v enakem okolju vedenjsko različne, odvisno od njihove preteklosti v zvezi z ravnanjem njihovih ženskih prednikov. Variacije prenesenega vedenja

spremljajo spremembe v izražanju genov v sistemu hipotalamus-hipofiza-nadledvična žleza, ki sodeluje pri reakcijah na stres. Mladiči LG-ABN-matere imajo v primerjavi s tistimi podganami, ki so bile v mladosti deležne slabše nege, povišano ekspresijo gena GR za glukokortikoidni receptor v hipokampusu. To je v korelaciji s spremembami v metilaciji DNA in acetilaciji histonov v promotorju tega gena. Ko je tako stanje vzpostavljeno, ostane stanje gena GR nespremenjeno vse življenje in se ponovno vzpostavi v naslednji generaciji prek vedenja matere. Vzročno povezano med kromatinskimi oznakami in prenesenim vedenjem so dokazali s farmakološko spremembo epigenetskega stanja gena pri odraslih živalih, z uporabo donorja metilnih skupin in inhibitorja histonske deacetilacije. Ti postopki so izničili učinke materinske nege (Weaver *et al.* 2005).

Pozornost eksperimentalnih psihologov in molekularnih biologov je pritegnil še drug, bolj splošen transgeneracijski vpliv na vedenje. Dolgotrajna in nepričakovana ločitev matere od mladih miši je povzročila depresivno vedenje pri miših, ko so že odrasle. Večina vedenjskih sprememb se je izrazila pri mladičih samčkov, ki so jih v mladosti ločili od mater, tudi če so bili njihovi mladiči normalno negovani. Tudi v tem primeru je bila spremenjena slika metilacije DNA v promotorskih regijah mnogih pomembnih genov v zarodnih linijah ločenih samčkov (Franklin *et al.* 2010). Čeprav v tem primeru ni šlo za vedenjski vzorec, ki bi bil ponovno vzpostavljen, sta nižji prag za odziv na stres in nagnjenje k depresivnosti lahko osnovi podedovanih razlik med linijami. K sreči obstajajo tudi dokazi, da lahko starši tudi pozitivno vplivajo na naraščaj. Novejši poskusi so pokazali, da so 15 dni stare miši, ki so jih za 2 tedna izpostavili izboljšanemu (pestrejšemu) okolju (ki vključuje izpostavitve novim predmetom), povišale količino družbenih stikov in prostovoljnih vaj. Napredek se ni poznal le pri teh miših, ampak tudi pri njihovem naraščaju, tudi če ta ni nikoli prišel v stik z izboljšanim okoljem (Arai *et al.* 2009).

Celo živali, ki niso deležne neposrednega vpliva staršev, lahko podedujejo informacije od prejšnjih generacij. To se zgodi, če zasedejo ekološke niše, ki so jih oblikovali njihovi starši in prejšnje generacije. Z vplivom na razvoj in vedenje živali, ko te odraščajo, lahko potomci oblikujejo enak tip niše, kot so jo izoblikovale prejšnje generacije. Odling-Smee in sodelavci (2003) so opisali več primerov aktivnosti oblikovanja niš pri različnih skupinah organizmov, od bakterij do sesalcev. Zelo dobro poznan je primer graditve jezov pri bobrih ter dedovanje in vzdrževanje jezov, ki oblikujejo okolje več zaporednih generacij. Ekološko dedovanje v tem primeru je rezultat razvojnih procesov, ki se vzpostavijo v vsaki naslednji generaciji. S stališča organizma, ki gradi nišo, je okolje, ki ga zgradijo predniki, razvojni vir, ki ga organizem prek svojih aktivnosti predaja naprej svojim potomcem.

Tip družbenega učenja, ki je bolj odvisen od opazovanja kot od prenosa materialne ali ekološke niše, lahko temelji na oponašanju (Jablonka in Lamb 2005). Primer neoponaševalnega družbenega vedenja, ki vodi k živalskim običajem, je prenos vedenja odpiranja steklenic za mleko, ki omogoča sinicam, da pojedjo smetano z vrha mleka. V predelih Anglije in tudi drugod se je to vedenje hitro širilo, ko so se nevedne sinice od izkušenih sinic naučile, da so steklenice z mlekom vir hrane. Manj znan je primer običaja luščenja borovih storžev in prehranjevanje z borovimi semeni, ki se je razvila pri črnih podganah, ki živijo v Jeruzalemskih borovih gozdovih v Izraelu. V tem primeru vedenje matere zagotavlja pogoje, ki mladičem omogočajo, da usvojijo to novo in precej kompleksno veščino. Naslednji dobro znan primer so makaki Koshima, ki so se naučili umivati sladki krompir od inovativne mlade samice. V vseh treh primerih verjetno ni šlo za oponašanje – neizkušene živali so se naučile od izkušenih vedenja in rezultata tega vedenja, ne pa same metode, kako priti do rezultata. Zgleda, da so se učile s pomočjo poskusov in napak, družbeno okolje pa je zagotovilo izbor namigov in priložnosti za učenje.

S oponaševalnim učenjem se živali naučijo, kaj narediti in tudi kako, z opazovanjem vedenja izkušenih posameznikov. Ljudje smo seveda odlični oponaševalci glasov in gibov, a oponašanje glasov je dobro razvito tudi pri pticah pevkah in kitih in ti glasovni običaji so pritegnili veliko pozornosti. Zgleda da je gibalno oponašanje mnogo manj pogosto in čeprav ni nedvoumno prepoznano, ali gre za oponašanje med družbenimi sesalci, je to vedenje verjetno manj pogosto. V mnogo primerih je prisotna kombinacija različnih poti prenosa in zmes različnih tipov družbenega učenja. Novejša raziskava, ki je pokazala, kako se oblikujejo običaji ravnanja s hrano pri divjih povezanih mungih (*Mungos mungo*), ko dobijo nov predmet, ki vsebuje hrano, opozarja na vpletenost kompleksnega družbenega okolja in mehanizmov učenja. Pri družbenih mungih se nedorasli mladiči povežejo navadno z mladimi odraslimi samci, ki še niso starši (imenovani spremljevalci), v povezave enega mladiča z enim spremljevalcem, s katerim preživijo večino časa, ko iščejo hrano. V tem času se od spremljevalca naučijo, kako ravnati s hrano, in to znanje je pomembnejše od alternativnega načina ravnanja s hrano, ki je značilno za druge munge. Rezultat tega je, da soobstajata dva običaja v eni populaciji (Müller in Cant 2010). Učni proces verjetno zajema tako oponaševalno kot neoponaševalno učenje. Enako verjetno velja tudi za mnoge običaje med šimpanzi in kiti.

Čeprav živalski običaji vsebujejo kompleksne mehanizme vtisnjenja in učenja, lahko njihovo dinamiko osvetlimo s pomočjo preprostih eksperimentov. Na primer, poskuse s kunci, ki so opisani zgoraj, lahko ponovimo z mišmi, tako da raziščemo vpliv prehrane matere na prehranjevalna

liva, and various forms of maternal and paternal behavior on the newborn.

More recently, a fascinating case of behaviorally mediated-inheritance in the rat has been described in molecular detail by Meany and his colleagues (Weaver *et al.* 2004). They found that some naturally occurring variations in a mother's style of caring not only influence the offspring's responses to stress, they are also transmitted to them. Mothers vary in the amount of "licking and grooming" (LG) and "arch-back nursing" (ABN) that they give their pups during the first week after birth. Pups that receive a lot of licking and grooming are stress-resistant and exploratory, and the daughters that receive this type of care themselves become high LG and ABN mothers. Conversely, the pups of mothers who give their offspring less LG and ABN are more fearful and readily stressed, and, when adult, the females treat their offspring in the same way they were treated. Because the behavior is passed on, genetically identical rat lineages in the same environment can display different behaviors, depending on the history of their female ancestors. The variations in transmitted behavior are accompanied by changes in gene expression in the hypothalamic-pituitary-adrenal system, which is known to underlie reactions to stress. When compared with animals reared by less-caring mothers, offspring of high LG-ABN females have increased expression of the glucocorticoid receptor (GR) gene in the hippocampus. This is correlated with changes in DNA methylation and histone acetylation in the gene's promoter. Once established, the state of the GR gene persists throughout life, and is reconstructed in the next generation through maternal behavior. The causal connection between the chromatin marks and the transmitted behavior was established by pharmacologically altering the epigenetic state of the gene in adults, using the methyl donor methionine and inhibitors of histone deacetylation. These treatments reversed the effects of previous maternal care (Weaver *et al.* 2005).

A more general transgenerational effect on behavior has also been receiving attention from experimental psychologists and molecular biologists. Chronic and unpredictable maternal separation in young mice has been found to induce depressive-like behaviors in the separated animals when adult, and most of the behavioral alterations are also expressed by the offspring of the males that were separated from their mothers, even though these males were reared normally. In this case too the profile of DNA methylation in the promoters of several relevant genes was altered in the germline of the separated males (Franklin *et al.* 2010). Although in this case it was not a specific behavior pattern that was re-constructed, a lower threshold to stress and a tendency for depression could be the basis of inherited differences between lineages. Fortunately, there is also some evidence that providing parents with *favorable* conditions

can affect their offspring. Recent experiments have shown that exposing 15-day old mice to an enriched environment (one that includes exposure to novel objects) for 2 weeks, increased social interactions and voluntary exercise, and enhanced neural correlates of learning not only in these enriched mice but also in their offspring, even if the offspring never experienced an enriched environment (Arai *et al.* 2009).

Even animals that are independent of the direct influences of their parents, can inherit information from past generations. They do so if they occupy the ecological niche that their parents and earlier generations created. By affecting the development and behavior of animals as they mature, the nature of the niche created in one generation may lead to the reconstruction of the same type of niche in the next. Odling-Smee *et al.* (2003) have described many examples of niche-construction activities in groups ranging from bacteria to mammals. A well-known example is the dam built by beavers, and the inheritance and maintenance of the dam and the environment it creates by subsequent generations. Ecological inheritance of this type is the result of developmental processes that are reconstructed in every generation. From the niche-constructing organism's point of view, the ancestrally-constructed environment provides it with a developmental resource, and through its activity, the organism, in turn, bequeaths a similar resource to its offspring.

The type of social learning that is dependent on observation rather than transmission of material or an ecological niche can be either non-imitative or imitation-based (Jablonka and Lamb 2005). An example of non-imitative social learning that leads to an animal tradition is the transmission of the milk-bottle-opening behavior that enables tits to get at the cream at the top of bottles of milk. In parts of England and elsewhere, this behavior spread rapidly because naïve tits learnt, when in the presence of experienced individuals, that milk bottles are a source of food. A less familiar case is the tradition of opening pine cones and eating the inner kernels that developed in black rats living in Jerusalem-pine forests in Israel. In this case, maternal behavior provides conditions that enable the young to acquire this new and rather complex practice. Another well-known example is that of the Koshima macaques, who learnt to wash sweet potatoes from an innovative young female. In all three cases, imitation was probably not involved – naïve animals learnt what to do from experienced individuals by observing their behavior and its effects, but they did not learn how they did it. They seem to have learnt how to do these things through their own trials and errors, with the social environment providing selective cues and opportunities for learning.

With imitative learning, animals learn both what to do and how to do it by observing the way experienced indi-

Materialna kultura savanskih šimpanzov (*P. t. verus*) v Senegalu

Material culture of savanna chimpanzees (P. t. verus) in Senegal

Maja Gašpersič

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo (*University of Ljubljana, Biotechnological Faculty, Department of Biology*), Večna pot 111, SI-1000 Ljubljana, Slovenia
zmajolita@yahoo.com



Izvleček: Vedenjska opazovanja savanskih šimpanzov prinašajo dragocena spoznanja za razumevanje evolucije materialne kulture izumrlih homininov, ki se je najbrž razvila v podobnih ekoloških pogojih. Mnogo suhih območij je zavarovanih, imajo trda semena ali pa rastejo pod zemljo, in vse štejemo za ključne vire prehrane v zgodnji evoluciji človeka. Eden od pomembnih vidikov prehrane v savani je bila morda povečana raba orodij za izbrskanje/obdelavo težko dostopnih virov, kot so žužki, gomolji, stroki, oreščki in sadeži s trdimi lupinami. Ker dokazov o uporabi orodja pred Oldovanom še niso odkrili in je vedenje orodjarjev že davno izginilo, rekonstrukcije tehnologije prvih homininov temeljijo na spoznanjih o sodobnih nabiralcih in šimpanzih. Fongolski šimpanzi v Senegalu (*Pan troglodytes verus*) so spretni uporabniki orodja in tipično posegajo po razgradljivih materialih, kot so les (rastlinska orodja za lov na termite, mravlje in polopice) ali neobdelani kamni (nakovala za trenje baobaba). Skupina kaže nekaj posebnosti, npr. rabo sulic za lov na polopice, zatekanje v jame, namakanje v kotanjah. Del terenske raziskave obravnava uporabo orodij pri hranjenju z žužki, študija pa se osredotoča na tehnologijo tolčenja plodov baobaba. Primerjava »arheoloških« podatkov vključuje sosednje skupnosti šimpanzov in prazgodovinske najdbe iz Vzhodne Afrike. Analizirala sem tudi vedenjske podatke o trenju baobaba (prijem, raba rok, položaj telesa).

sebnosti, npr. rabo sulic za lov na polopice, zatekanje v jame, namakanje v kotanjah. Del terenske raziskave obravnava uporabo orodij pri hranjenju z žužki, študija pa se osredotoča na tehnologijo tolčenja plodov baobaba. Primerjava »arheoloških« podatkov vključuje sosednje skupnosti šimpanzov in prazgodovinske najdbe iz Vzhodne Afrike. Analizirala sem tudi vedenjske podatke o trenju baobaba (prijem, raba rok, položaj telesa).

Abstract: Behavioural observations of savanna chimpanzees have valuable implications for understanding the evolution of early hominin material culture which likely evolved under similar ecological conditions. Many foods in arid habitats are protected, have hard seeds or grow underground, and all have been proposed as key resources in early hominin evolution. A crucial aspect of savanna diet expansion might be an increased reliance on tools for extracting or processing "hard-to-get" foods such as insects, tubers, nuts and embedded fruits. As evidence for tool-use before Oldowan is not found and the behavior of tool-makers is long gone, the reconstructions of early hominin technology are based on findings from modern foragers and chimpanzees. Fongoli chimpanzees in Senegal (*Pan troglodytes verus*) are skilled tool-users and typically rely on perishable material such as wood (plant tools for termite fishing, ant-dipping or hunting prosimians) and unmodified stones (in baobab smashing). The community shows some peculiarities such as tool-assisted hunting, cave-use or soaking in natural stone-pools. A part of my fieldwork concerned tools used to obtain social insects, while the study in four seasons focused on percussive technology in pounding baobab fruits. "Archaeological" details were compared to neighbouring chimpanzee communities and to prehistoric hominin sites in East Africa. Besides analyses of elementary tools, behavioural characteristics (grip, hand-use, posture) are discussed.

Uvod

Šimpanzi se lahko, kot ljudje, učijo z opazovanjem in posnemanjem, in če novi prilagodljivi vzorec »izumi« poseben posameznik, ga lahko prenesejo v naslednjo generacijo. Tako opazimo, da medtem ko imajo razne populacije šimpanzov, ki smo jih preučevali v različnih predelih Afrike, mnogo skupnih vedenjskih potez, imajo prav tako svoje lastne značilne tradicije. Posebno dobro so dokumentirani vedenjski vzorci uporabe in izdelave orodja. Šimpanzi upo-

rabljajo številne predmete kot orodja za bolj raznovrstne namene kot katero koli bitje razen človeka in vsaka populacija ima svojo lastno kulturo uporabe orodja. Šimpanzi iz Gombeja npr. uporabljajo dolge, ravne palice, s katerih olupijo lubje in z njimi izbrskajo »vojaške mravlje« iz njihovih gnezd; 150 km južneje, v gorovju Mahale, je obilica istih mravelj, a jih šimpanzi ne jedo. Mahalski šimpanzi uporabljajo majhne vejice za izbrskanje črnih »tesarskih mravelj« iz gnezd na vejicju; istih mravelj, ki so tam pri-

sotne, šimpanzi iz Gombeja ne jedo. In nobenega vzhodnoafriškega šimpanza še niso opazili pri odpiranju trdih orehov s tehniko kladiva in nakovala, ki je del šimpanzjih kultur v Zahodni Afriki (Goodall 1993).

Obravnavanje kulture je težavno v sami zasnovi, saj je njenih označb skoraj toliko kot kultur samih, hkrati pa ima varljivo vlogo »marmelade v sendviču antropologije« (Foley in Lahr 2003). Kultura ima v socialni in kulturni antropologiji mnogo pomenov, vključno z verskimi sistemi, moralnimi zakoni, umetniškim izražanjem, artikuliranim govorom, arbitrarnimi simboli itn., in mnogi menijo, da kultura obstaja le med ljudmi, ne pa tudi med drugimi živimi bitji (Fragaszy in Perry 2003). Kljub temu da imajo antropologi o pojmu zelo različna mnenja, pa dejansko vse definicije *a priori* izključujejo živali iz plemenitega območja kulture (glej npr. Vogrinc 2009). Razprava o tem, ali živali, posebej človeku podobne opice, posedujejo kulturo, se nadaljuje, predstavniki različnih disciplin pa strastno zagovarjajo svoja stališča (Boesch 2003, McGrew 2003, Sayers in Lovejoy 2008, Laland in Hoppit 2003).

Šimpanzi so najbližji živeči sorodniki človeka, z našo vrsto pa delijo tudi kulturno dediščino ter so pokazali zavidljivo vedenjsko raznolikost in sposobnost za kulturo (McGrew 2004, Whiten *et al.* 2001). A omemba kulture in opic v istem stavku je med antropologi običajno naletela na ogorčen odpor (Stanford 2001). Zaradi neskončnih razprav o terminu »kultura« potrebujemo *operativno, praktično uporabno definicijo kulture*, ki določa »empirično opazljive in izmerljive« lastnosti. Žal v antropoloških vedah še ni bila oblikovana označba, ki bi ustrezala tem pogojem. McGrew (1992) meni, da je prvi korak k sprejemljivi definiciji abstrahiranje kvalitet kulture, ki so zanjo odločilne in jih nato lahko apliciramo na podatke o živalskih vedenjskih vzorcih. To je na srečo storil že Kroeber (1928) z opisom »plesanja«¹ udomačenega šimpanza. Kulturno vedenje sestavlja šest kriterijev: inovacija, širjenje, ustalitev, stanovitnost (trajanje vzorca), razpršitev vzorca (v skupnosti) in tradicija (medgeneracijski prenos). McGrew (1992) je tem pogojem dodal še dva: vzorec ni nujen za preživetje, vedenje pa je spontano. Na teh premisah lahko osnujemo temelje za ovrednotenje in primerjavo naravnih kulturnih vzorcev med primatskimi vrstami (glej tabelo v Vogrinc 2009).

Kulturni primatologi so sčasoma sprejeli definicijo, ki izvira iz japonske tradicije (Imanishi 1952) in pomeni »družbeno preneseno prilagodljivo vedenje znotraj skupin

in med generacijami«. A še zmeraj v zraku visi vprašanje: Ali opažene družbene tradicije med živalmi ustrezajo antropološkemu kriterijem in jih lahko imenujemo kulture? (McGrew in Tutin 1978). Drugače povedano: Ali sprejeti antropološki kriteriji omogočajo smiselne primerjave naučenih in populacijsko različnih vzorcev med živalskimi vrstami? Kateri od teh kriterijev so učinkoviti iz perspektive evolucije in ekologije? Kako jih lahko prikrojmimo, da nam bodo priskrbeli potreben primerjalni kontekst? Ali je nujno, da vztrajamo pri pojmu »kultura«? Opazovanja šimpanzov v njihovem naravnem okolju tako niso le domena primatologije in niso pomembna samo za fizično antropologijo s stališča biološke evolucije vrste *Homo sapiens*, temveč so neposredno zanimiva za kulturno in socialno antropologijo. Prispevek dr. Vogrnica na lanski konferenci Biodiverziteta odlično ponazarja epistemološki kontekst, ki daje okvir za moje bolj »materialno« razmišljanje.

Raziskave, opravljene v zadnjem desetletju, so zagotovile dokaze o raznolikih vzorcih vedenja, ki jih lahko štejeemo za kulturne, med mnogimi živalskimi vrstami (Laland in Hoppitt 2003). Šimpanzi (*Pan troglodytes*) še najbolj izrazito kažejo razne orodne spretnosti, preference pri hrani, družbene vzorce in celo simbolično sporazumevanje (Whiten *et al.* 2001, Boesch 2003). Vedno več je dokazov o kulturnem prenosu vedenj, kot so trenje oreščkov, lov in hranjenje z žužki (Whiten *et al.* 2001, Sanz in Morgan 2007). Šimpanzi skupnosti Fongoli (Senegal) so izjemno spretni uporabniki orodja in običajno posegajo po razgradljivih snoveh, kot so les (rastlinske vejice za lov na termite, mravlje in celo polopice) ali kamni (nakovala za trenje baobaba). Prispevek obravnava primere osnovne materialne kulture fongolskih šimpanzov (tj. termitolov), osredotočen pa je na tehnologijo tolčenja med hranjenjem s plodovi baobaba.

Materialna kultura naših prednikov in opičjih sorodnikov

Paleoantropologi so najstarejše sledi kulture naših prednikov prepoznali v fizičnih ostankih iz arheološkega zapisa v Oldovanu. Ti največkrat vsebujejo površinsko razpršene ostanke preprostih kamnitih orodij, živalske kosti in ostanke homininov (White 1999). Interpretacije arheoloških dokazov in materialnih kultur, ki so jih za sabo pustili izumrli hominini, pa so odvisne predvsem od aplikacij konceptov iz vedenjske ekologije, ki se nanašajo na opazovanja človeku podobnih opic (Sept 2002). Izvor človeške kulture je po navadi povezan s pojavom kamene tehnologije v arheološkem zapisu (Klein 1999, Foley in Lahr 2003). Tolčenje, z mnogimi tehnološkimi različicami, je bilo velik del prazgodovine edini način, s katerim je človek oblikoval (drobil) material, in je še danes najpomembnejši (Toth in Schick 2009). Tolčenje kot element ekstraktivnega hranje-

1 "Če je opica izumila nov plesni korak ali določeno novo držo do predmeta, okoli katerega se je vrtel ples, ali se je tega naučila, in če so ta nova dejanja prevzeli drugi šimpanzi in so postala bolj ali manj ustaljena; posebno če so preživela tudi brez vpliva izumitelja, če so jih prevzele druge skupnosti ali so se prenesla v naslednje generacije – v tem primeru lahko upravičeno čutimo, da smo na trdnih temeljih opičje kulture." (Kroeber, 1928. Sub-human cultural beginnings, *Quarterly Review of Biology*, 3, v McGrew 1992)

nja poznajo tudi druge živalske vrste, še posebej primati, kot so kapucinke (Fragaszy *et al.* 2004) in šimpanzi (Whiten *et al.* 2001).

Čeprav so pogoji za materialne kulture šimpanzov zelo različni (McGrew 1992), pa je največ opazovanih tipov uporabe orodja povezanih z ekstraktivnim hranjenjem (Yamakoshi 2001). Žužkojedost je imela najbrž pomembno vlogo v prehrani zgodnjih homininov in je bila morda povezana z eno od prvih oblik uporabe orodja (Backwell in d'Errico 2001). Termitolov je hkrati najboljše dokumentiran vzorec elementarne tehnologije med šimpanzi in predstavlja odličen primer njihove materialne kulture (Goodall 1993).



Slika 1: Nyegi, mlad samec fongolske skupnosti, pri termitolovu

Tako imenovana »raba nakoval« ali »tolčenje hrane« je običajno in stalno med več kot polovico preučevanih populacij (Whiten *et al.* 2001). Presenetljivo pa najpreprostejše oblike tehnologije tolčenja na nakovalih do danes še nihče ni natančno preučil. Moje raziskave obravnavajo predvsem tehnologijo tolčenja, ki jo šimpanzi skupnosti Fongoli (Senegal, Zahodna Afrika) uporabljajo za odpiranje plodov baobaba. Eden od vidikov raziskave je vprašanje kulturnega in ekološkega konteksta uporabe orodja, medtem ko drugi preverja posledice za evolucijo tehnologije v naši liniji. Oba nivoja pa sta povezana z evolucijsko ekologijo »orodnosti« hominoidne vrste v savanskem okolju. Temeljno vprašanje je: Ali lahko raziskava o tehnologiji tolčenja med fongolskimi šimpanzi prinese kakšno svežo zamisel o izvoru materialne kulture homininov?

Šimpanzi fongolske skupnosti (*P. t. verus*) živijo v zmeraj bolj razdrobljenem savanskem okolju na suhem geografskem robu razširjenosti vrste. Afne (človeku podobne opice sensu Saksida), ki bivajo na odprtih območjih, so bile pogosto obravnavane kot »referenčni modeli« v rekon-

strukcijah prilagoditev zgodnjih prednikov človeka na podobne ekološke izzive (Moore 1996, Sept 2002, McGrew 1992). Podobnosti v morfologiji in prehrani nakazujejo, da so bili zadnji skupni prednik in zgodnji hominini podvrženi podobnim selekcijskim pritiskom, kot so jim današnji šimpanzi (Moore 1996). Mnogi savanski plodovi so fizično ali biološko zavarovani (sadeži s trdimi lupinami, stroki, oreščki, insekti), imajo trda semena ali pa rastejo pod zemljo, in vse so predlagali za ključne vire prehrane v zgodnji evoluciji človeka (Peters 1987). Eden od pomembnih vidikov razširjenega repertoarja prehrane v savani je bila morda vedno večja raba orodij za izbrskanje ali obdelavo težko dostopnih virov, kot so žužki, gomolji, oreščki in sadeži s trdimi lupinami (McGrew 1992). Del moje terenske raziskave o materialni kulturi savanskih šimpanzov obravnava osnovno tehnologijo (tj. rastlinska orodja), s katero fongolski šimpanzi pridobivajo mravlje (*Dorylus* sp.) in termite (*Macrotermes* sp.).

Šimpanzi fongolske skupnosti, Senegal

Območje Fongoli (12° 39' S, 12° 13' Z) leži manj kot 10 km SV od mesta Kedougou in približno 45 km JV od gore Assirik v jugovzhodnem Senegal, Zahodna Afrika. Letno povprečno pade manj kot 800 mm dežja, deževna doba pa traja od maja/junija do septembra (Pruetz in Bertolani 2009). Območje raziskave se nahaja na enem najbolj suhih, vročih in odprtih habitatov, v katerih so šimpanzi preživeli. McGrew in sodelavci (1981) so to regijo opisali kot marginalen ekosistem za šimpanze in najbrž predstavlja severno mejo razširitve vrste. Poudarjeno obdobje suše, ki traja štiri do šest mesecev, in posledično močno deževje ustvarjata podnebno periodičnost, ki ima dramatičen učinek na rastlinstvo. Pokrajino bi lahko označili kot prehodno območje med sudanskim in sudansko-gvinejskim rastlinskim pasom, kjer prevladuje prvi tip (Pruetz 2006).

Habitat fongolske skupnosti je mozaik zaplat galerijskega gozda, goščave/dobrave bambusa, platojev (nizki pašniki), gozdnih dobrav in pašnikov z redkimi drevesi, prevladujoča pa sta zadnja dva tipa (Pruetz 2006). Kmetijska in pastirska dejavnost, ki drobita območje, prispevata k značilni in nevsakdanji naravi tega najdišča. Topografija je sestavljena iz dolinic, platojev in hribov, najvišji vrh v regiji pa je sveta gora Bagnomba (visoka 426 m). Goro naseljuje majhna skupina šimpanzov in tam je potekala primerjalna raziskava o trenju baobaba (glej Gašperšič 2008). Drugo območje leži na doleritnih hribih nad vasjo Bandafassi, obe primerjalni najdišči pa se nahajata na višjih legah, kjer baobab poganja med ogromnimi skalami.

Fongolski šimpanzi živijo simpatrično z etnijami Bassari iz vasi Petit Oubadji, Djahanke iz največje vasi Djendji (okoli 300 prebivalcev) in Malinke iz najmanjše vasi Fongoli, kjer se je nekaj poljedelskih družin ustalilo v nekda-

nji začasni naselbini. Tradicionalni tabuji lokalnih etnij v veliki meri omejujejo lov na šimpanze in ti dve vrsti hominoidov že dolgo relativno mirno soobstajata. Dr. Pruetz šimpanze fongolske skupnosti neprekinjeno preučuje že od aprila 2001 (sodelujem od decembra 2003) in so danes popolnoma habituirani. Na osnovi pregledov gnezdenja je gostota naseljenosti šimpanzov 0,09 posameznika na 1 km² (Pruetz *et al.* 2002). Povprečno skupnost šteje 35 šimpanzov; do junija 2008 smo identificirali 38 posameznikov (15 samcev, 11 samic in njihov podmladek), a nekateri so v času raziskave izginili. Raziskava na gori Assirik iz 1970' je nakazala, da imajo savanski šimpanzi obširna območja gibanja zaradi svojih široko razpršenih virov preživetja (Baldwin 1979). Vzorci gnezdenja in osrednja območja znanih posameznikov fongolske skupnosti dokazujejo, da imajo ti šimpanzi najmanj 70 km² veliko domače območje (Pruetz, neobjavljeni podatki).

Metodologija

Termitolov

Med terenskim delom sem bila posebej pozorna na vedenja, opisana kot *kulturne različice* (Whiten *et al.* 2001), kar je glede na takratno delno habituiranosti fongolskih šimpanzov pomenilo predvsem posredne podatke o artefaktih samih. Za termitolov in zajemanje mravelj podobno kot za lov na polopice šimpanzi uporabljajo rastlinske paličice, ki jih običajno najdemo ob termitnjaku ali mravljišču. Neposredna opazovanja teh tehnologij so bila redka. Ob prepoznavi sledi elementarne tehnologije pri iskanju/predelavi hrane pa sem zbirala naslednje podatke: vsakemu orodju sem določila starost (sveže, nedavno, staro), identificirala rastlinsko vrsto, iz katere je orodje narejeno, in rastlinski material (šiba, palica, travno steblo, lubje ...), izmerila sem dolžino in premer orodja, preoblikovanje materiala, prožnost, obliko in rabo koncev orodja. Razlike v rodnih lastnostih sem primerjala med znanimi študijskimi območji v potencialno kulturnem kontekstu.

Trenje plodov baobaba

Raziskava o materialni kulturi šimpanzov je v začetku poleg analize prehrane (iztrebki in zapisi hranjenja) vsebovala površinsko arheološki pristop in fenologijo dreves. Primerjalni podatki o tehnologiji tolčenja so bili pridobljeni ob pregledih petih najdišč trenja baobaba na hribih Bag-nomba in Bandafassi. Študija ima tri elemente: primerjava talne in drevesne tehnologije, vprašanje uporabe kladiv in prenašanje plodov od drevesa k nakovalom. Pod vsako drevesno krošnjo je bil vzpostavljen sistem koncentričnih krogov (širokih 1 m) in v njih so bila označena vsa možna orodja. Strti plodovi so bili pripisani določenim objektom v razponu < 1 m, če so ti imeli sledove obrabe ali sredice

plodov na površini. Preizkusila sem nekaj dejavnikov, ki lahko vplivajo na rabo orodja (prisotnost, število in užitenost plodov ter dostopnost orodij pod drevesi), in beležila dokaze o aktivnosti šimpanzov. Rekonstrukcija tehnologije je vključevala dokumentiranje razporeditve strtih plodov (tj. lupine, pokrove, stebila, dele in koščke), njihovo razdaljo od debla, povezavo s potencialnimi nakovali ter snov in dimenzije slednjih. Predvideno tehnologijo sem preverila tudi s poizkusi, da bi prepoznala vzorce ostankov, ki jih določena tehnika pušča za sabo.

Opazovanja tehnologije tolčenja so bila možna šele 2007/08 med dnevnim sledenjem fongolskim šimpanzom. Vsi opaženi primeri trenja baobaba so bili tipično opisani med zoro in mrakom, na poti od gnezda do gnezda. Ekološki detajli so bili: datum in čas dneva, temperatura na najdišču, položaj in habitat, fenologija drevesa (višina drevesa in krošnje ter njena dva najširša premera ter premer debla – na višini 1,3 m), število plodov na drevesu in njihova zrelost. Da bi ocenila vpliv »družbenih« dejavnikov na tolkalno vedenje, sem beležila identiteto šimpanza (ime, starostni razred in spol), status samcev in ovulacijo samic, navzočnost drugih šimpanzov in njihovo aktivnost ter velikost skupine ob epizodi hranjenja.



Slika 2: Odpiranje kruhovca na veji, tolčenje z desno roko

Elementi tehnike so: položaj osebkov na drevesu ali na tleh, raba nakovala na drevesu (veja ali deblo) ali na tleh (kamni/skale, korenine ali hlodi). Drža je bistveni del dejanja, zato sem označila, ali šimpanz med tolčenjem sedi, čepi ali pa stoji in ali je stoja dvonožna ali trinožna. Za določitev »tehnološke lateralnosti« v fongolski skupnosti šimpanzov sem beležila, katero roko uporabljajo pri tolčenju (desno, levo ali obe) in podatke o prijemih (ali osebek drži plod ali steblo). Zabeležila sem število udarcev, s katerimi so posamezniki zlomili baobab, in če je posameznik uspel, koliko časa je jedel en plod. Pomembno je bilo tudi, ali je za odpiranje baobaba uporabil kladivo ali ga je pregriznil. Posebej me je zanimalo prenašanje baobaba, zato sem dokumentirala, koliko plodov so odnesli od dreves, kako daleč, kam in kako so jih nosili. Da bi ocenila razdalje, ki so jih šimpanzi dnevno prehodili v sezoni baobaba, sem

med beleženjem njihovih dnevnih poti na vsakem območju hranjenja odčitala pozicijske točke (GPS).

Pregled raziskovalnih rezultatov

Termitolov

Analizirali smo 24 zbirk orodij, ki so skupno štele 370 prožnih rastlinskih paličic. Artefakte so šimpanzi po obeh pustili na 17 termitnjakih, od katerih so mnoge obiskali večkrat. Orodja so bila narejena iz vejic (57 %) in lijan (43 %); najbolj pogosto uporabljena vrsta (> 40 %) je bila lijana *Saba senegalensis*, katere plod je sicer eden izmed najpomembnejših virov prehrane fongolskih šimpanzov. Zbirke orodij so povprečno vsebovale 30 artefaktov (mediana = 9), možni rastlinski viri orodij pa so večinoma rasli v tesni bližini termitnjaka. Paličice so v dolžino povprečno merile 28,6 cm (razpon 7,5–83,5 cm), povprečni premer pa je bil 2,9 mm. Listje je bilo na vseh orodjih odstranjenost, 28 % je bilo oguljenih, 16 % obdelanih z zobmi, večina konic pa je bila razcefrana. Obe senegalski skupnosti šimpanzov (Assirik in Fongoli) sta uporabljali podobno sor-

to materialov za termitolov, izbrane vrste pa so se močno razlikovale. Šimpanzi iz odprtih območij izdelujejo orodja za termitolov v podobnih dolžinah (povprečje: 32,3 cm) in premerih (povprečje: 3,4 mm), medtem ko skupnosti iz pragozdov osrednje Afrike uporabljajo daljša (povprečno 46,7 cm dolga) in debelejša orodja (povprečni premer: 5 mm). Edina savanska skupnost, ki lovi termite celo leto, pa se nahaja v Fongoliju. Njihove paličice za termitolov so »izboljšane« s krtačkami na konicah, kar je sicer značilnost šimpanzov kongoškega bazena.

Tehnologija tolčenja

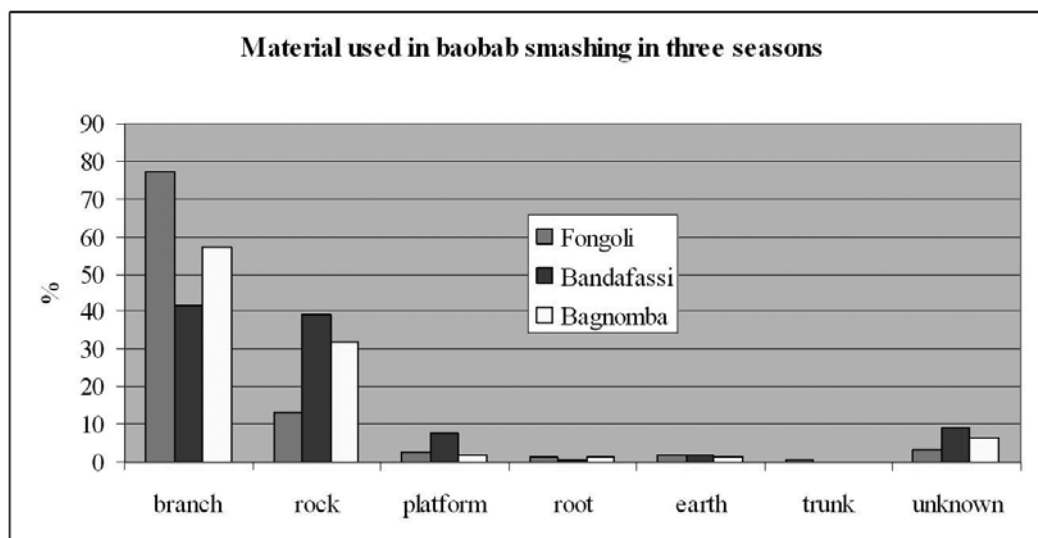
Baobab je eden izmed štirih najpomembnejših virov prehrane za fongolske šimpanze (Pruetz 2006) in z njim se intenzivno hranijo med novembrom in januarjem, nato pa spet od marca do konca maja, čeprav mnogo manj izrazito. Na splošno so se ekološki pogoji, ki lahko vplivajo na hranjenje z baobabom, med sezonami razlikovali; prav tako so se tehnike, s katerimi so se šimpanzi lotevali odpiranja baobabovih plodov, nekoliko razlikovale v smislu uporabljenih materialov in razmerja med talno in drevesno tehnologijo tolčenja. V prvi sezoni raziskave so drevesa baobaba

Tabela 1: Značilnosti orodij za termitolov med znanimi skupnostmi šimpanzov

Site/Ref	Chimp sp.	Country	Termite sp.	nest-type	N tools	Length (cm)	range	Diam (mm)	Stick/probe?	Brush?	Habitat	Seasonality
Mahale ¹	<i>P.t.s</i>	Tanzania	<i>M. herus</i>	E	287	37,7	12–84	4	probe	no	woodland	rainy
Gombe ²	<i>P.t.s</i>	Tanzania	<i>M. bellicosus</i>	E	145	30,7	7–100	4	probe	no?	woodland	rainy
Assirik ²	<i>P.t.v</i>	Senegal	<i>M. subhyalinus</i>	E	174	32,5	13–71	2,5	probe	no?	savanna	rainy season
Fongoli ³	<i>P.t.v</i>	Senegal	<i>M. subhyalinus</i>	E	123	32	10–85		probe	?	savanna	na
Fongoli ⁴	<i>P.t.v</i>	Senegal	<i>M. subhyalinus</i> , <i>M. bellicosus</i>	E	372	28,6	7,5–84	2,9	probe	yes?	savanna	year-round
Ndoki ⁵	<i>P.t.t</i>	Congo	<i>M. muelleri</i>	E	42	50,8	27–71	/	both	yes	rainforest	year-round
Goualougo ⁶	<i>P.t.t</i>	Congo	<i>Macrotermes spp.</i>	S	852	43,1	11–104	4,5	both	yes	rainforest	year-round
Lossi ⁷	<i>P.t.t</i>	Congo	Unknown	E	107	54,3	39–78	3,9	both	yes?	rainforest	year-round
Campo ⁸	<i>P.t.t</i>	Cameroon	<i>M. muelleri</i>	E	4	30,5	17,5–45,5	4	stick	yes	coastal forest	rainy season
Mimpala ⁹	<i>P.t.t</i>	Cameroon	<i>M. muelleri</i> , <i>M. iljeborgi?</i>	S	7	56,9	49–80,3	7-10	both	yes	rainforest	unknown
Okorobiko ¹⁰	<i>P.t.t</i>	Equatorial Guinea	<i>M. muelleri</i> , <i>M. sjostedt</i>	E	46	49,7	27–65	10,1	stick	yes	coastal forest	year-round
Belinga ¹¹	<i>P.t.t</i>	Gabon	<i>M. nobilis?</i>	S	30	37,8	17–59	3,5	probe?	no?	rainforest	unknown
Bai Hokou ¹²	<i>P.t.t</i>	CAR	Unknown	E	62	50,5	/	4,1	both	yes	clearing/forest	unknown

Vrste plena (*Macrotermes* sp.) in značilnosti orodja (Species of prey (*Macrotermes* sp.) and characteristics of tools)

Legenda (Legend): Vrste šimpanzov (Chimpanzee species): *P.t.s.* = *Pan troglodytes schweinfurthii*, *P.t.v.* = *P. t. verus*, *P.t.t.* = *P. t. troglodytes*. Tipi gnezd (Nest-type). E: nadzemni (aboveground), S: podzemni (subterranean). Viri (Reference): 1: McGrew & Collins 1985, 2: McGrew *et al.* 1979, 3: McGrew *et al.* 2005, 4: This study (2004), 5: Suzuki *et al.* 1995, 6: Sanz *et al.* 2004, 7: Bermejo & Illera 1999, 8: Sugiyama 1985, 9: Deblauwe *et al.* 2004, 10: Sabater Pi 1974, 11: McGrew & Rogers 1983, 12: Fay & Carroll 1994.



Slika 3: Material v rabi kot nakovalo na treh območjih jugovzhodnega Senegala

obrodila mnogo manj plodov kot zadnjo sezono in skoraj polovica dreves je bila povezana s talnimi nakovalci, ki so jih šimpanzi uporabljali za trenje plodov. Plodove so prenesli do najdišča v več kot 40 odstotkih, povprečna razdalja od dreves pa je bila 9,5 m. Za razliko od interpretacij Bermejove s sodelavci (1989) pod goro Assirik prenosnim kamnom ali hlodom niti eno sezono nisem pripisala rabe v smislu kladiva. Primerjava z dimenzijami nakoval »arheološke študije« treh najdišč trenja baobaba na istem območju v parku (Marchant in McGrew 2005) je pokazala, da fongolski šimpanzi manjše fiksirane kamne uporabljajo bolj pogosto kot nakovala.

V naslednji sezoni sem stremela k boljšemu razumevanju možnih kulturnih različic v tehnologiji tolčenja med tremi območji s podobnimi ekološkimi pogoji v jugovzhodnem Senegalu. »Arheološka« primerjava Fongoli-Bagnomba-Bandafassi je pokazala, da je na splošno prevladujoča drevesna tehnika, vendar se med sezonami in območji pojavljajo razlike. Fongolski šimpanzi, kot kaže, najbolj pogosto uporabljajo drevesno tehniko (81 %), medtem ko šimpanzi hribovitih območij večkrat uporabijo talno tehniko. Sočasno so ostanki strtih plodov bolj naključno razporejeni v Fongoliju kot na primerjalnih območjih. Enaki surovi materiali so v rabi na vseh treh območjih, a se pojavljajo v različnih razmerjih. Fongolski šimpanzi kot nakovala bolj redno uporabljajo veje kot skupini na višjih območjih, kjer bolj pogosto uporabljajo velike skale. Samo v Fongoliju šimpanzi trejo baobab na termitnjakih, medtem ko gole zemlje niso uporabljali v prvih dveh sezonah (kot ne v Assiriku), na hribovitih območjih pa so jo.

V sezoni 2005/06 smo našli le 9,3 % ostankov strtih plodov zunaj dometa padca z drevesa, a v Bandafassiju 32,4 % in na Bagnombi 35,6 %. Skladno s temi podatki so povprečne razdalje ostankov od dreves najdaljše na Bagnombi. Šimpanzi plodove baobaba večkrat odnesejo z drevesa na območja lomljenja ali prehranjevanja, a le v Bandafassiju sta bila dva kruhovca obkrožena z večjimi skalnimi votlinami. In šimpanzi so plodove vsako leto odnašali v te jame in jih tam trli ali vsaj pojedli.

Zadnje obdobje raziskave je bilo osredotočeno na vedenjske značilnosti med hranjenjem s plodovi opičjega kruhovca. Večina trenja plodov se dogaja na drevesih: 64,8 % na vodoravno rastočih vejah in le 2 % na deblih, medtem ko se je 32,5 % epizod trenja zgodilo na talnih kamenih nakovalih in 1 % na goli zemlji. Najbolj pogosto je tolčenje z desno roko (70 %), čeprav se uporaba leve roke pogosto pojavlja med določenimi posamezniki (Bandit, Tia), nekateri (predvsem mladiči) pa uporabljajo izmenično obe roki. Primerjava lateralnosti pri termitolovu (Bertolani *et al* 2007) in trenju baobaba je nakazala desničarstvo na nivoju populacije. Položaji pri trenju vključujejo sedenje (42,6 %), trinožno stoji (32,5 %), dvonožno stoji (15,7 %), čepenje (1,2 %) in izmenjavo položajev (8 %). Šimpanzi baobab med tolčenjem največkrat držijo za steblo, občasno pa tudi za sam plod. Povprečno število udarcev, potrebnih za zlom plodu, je bilo 13 (razpon: 2–172 udarcev), vendar so se pojavile občutne razlike med starostnimi razredi (mladiči so potrebovali precej več udarcev). Šimpanzi so redno prenašali baobab (tudi 5 plodov s stebli v ustih) do območij prehranjevanja, tudi 1 kilometer daleč. Opazovanja tehnik sem povezala z »arheološkimi« pregledi najdišč trenja.

Tabela 2: Vedenjske poteze med trenjem baobaba za tri starostne razrede

	%	Adults	Adolescents	Immaturess
Average hits		13,3	20,8	23
Hand use	Right	68,8	80,8	69,2
	Left	26,8	15,4	20,5
	Both	4,3	3,8	10,3
Grasp	Fruit	33	12	27
	Stem	67	88	73
Posture	Sit	57,4	25	29,9
	Bipedal	11,3	38	15,9
	Tripedal	26,1	33	39,3
	Squat	0,9	0	1,9
	Switch	4,3	4,2	13,1

Harris in drugi (2007) pa so primerjali tehnološke podrobnosti (metrične podatke) med nakovali v Fongoliju in prazgodovinskimi najdišči v Vzhodni Afriki (Koobi Fora in soteska Olduvai). Šimpanzi uporabljajo precej večja nakovala kot zgodnji hominini, a najmanjše mere šimpanzjih nakoval sovpadajo z največjimi merami nakoval na najdiščih homininov. Odprli so vprašanje, ali razporeditev kamnov po krajini vpliva na gibanje skupnosti, česar ne morem potrditi zaradi oblike dostopnega materiala. Moji podatki pa nakazujejo, da imajo v obdobju intenzivnega hranjenja s kruhovcem šimpanzi precej daljše dnevne poti in se dalj časa zadržujejo na območjih s pogostimi baobabi.

Razprava

Boljše razumevanje evlucijskih korenin kulture zahteva širok primerjalni pristop in prepričana sem, da so (kljub nedavnim ugovorom; Sayers in Lovejoy 2008) naši najbližji biološki sorodniki še zmeraj najboljši živeči »približki« za rekonstrukcijo izvora materialne kulture. Neizogibno dejstvo kulturnega relativizma ne upravičuje sklepanja, da so kulture zmeraj »enocelični organizmi« in kot take enote, ki se jih ne da primerjati. Če bi to držalo, je primerjalno področje kultur (v smislu Saxove Kulturonomije) že hipotetično nemogoče. Pa vendar, antropologi zaenkrat še niso razvozlati težave opisovanja kulture na način, ki bi omogočal objektivne primerjave (McGrew 2004). Mnoge monografije o kulturi urejajo podatke v okviru kategorij, ki so lastne sodobni zahodni kulturi: ekonomija, tehnologija, družbena ureditev ... Kljub temu pa vsaka kultura vsebuje kopico različnih odgovorov na vprašanja človeške biologije in najosnovnejših potreb, ki jih narekujejo pogoji naše vrste. Očitno je, da ne moremo razumeti družbenega razvejanja kompleksnih tehnologij, če ne poznamo delovanja socialnih posledic preprostih tehnologij. Podobno je

težko doumeti procese kulturne evolucije, če ne poznamo njenih neobdelanih oblik med nečloveškimi primati.

Dokazov o uporabi orodja pred Oldovanom še nismo odkrili, zato rekonstrukcije tehnologije avstralopitekov in zgodnjih pripadnikov rodu *Homo* temeljijo na spoznanjih o sodobnih lovcih in nabiralcih ter šimpanzih (glej Toth in Schick 2009). Primatološke terenske raziskave nam še vedno ponujajo podatke o vedenjski raznolikosti med človeku podobnimi opicami, ki obsega izbiro hrane (Boesch *et al.* 2002), družbeno strukturo (Mitani *et al.* 2002) in seksualno sporazumevanje (de Waal in Lanting 1997), medicinsko rabo rastlin (Huffman 2001) ali osnovno tehnologijo (Fowler in Sommer 2007, Sanz in Morgan 2007). Šimpanzi izražajo medskupinske razlike v izbiri in starosti plena ter nagnjenju k mrhovinarstvu, ki jih lahko vsaj delno pojasnimo z lokalnim družbenim kontekstom (Stanford 2001). Te razlike v plenilskem vedenju, podobno kot uporaba tehnologije med določenimi skupinami šimpanzov, morda odsevajo razvoj skupnostno specifičnih vedenjskih tradicij (McGrew 1992, Whiten *et al.* 2001). Prav tako kaže, da so skupinsko posebne vedenjske razlike v rabi favne ali kamnitega orodja najbrž obstajale v Oldovanu, a danes še niso očitne zaradi preprostosti in pomanjkljivosti v arheološkem zapisu (Plummer 2004).

Predelovanje živalskih snovi ostaja najbolj jasen primer funkcije orodij v Oldovanu, nedavno odkritje porezanih kosti pa sovпада s prvo vidno tehnologijo izpred 2,6 milijona let (Semaw *et al.* 2003). Analiza mikroobrade kasnejših orodij kaže, da so hominini rezali meso, obdelovali mehke rastlinske snovi (trave in trstje) in les (Toth in Schick 2009). Fosilni ostanki rastlin na robovih ročnih sekir pričajo tudi o obdelovanju lesa (Dominguez-Rodrigo *et al.* 2005), kar nakazuje, da so hominini izdelovali orodja z drugimi orodji, kar med afnami le redko opazimo (McGrew 1992). Osvetljuje pa tudi dejstvo, da je bil del (morda bistveni) materialne kulture v stari kameni dobi sestavljen iz neobstojnih snovi, podobno kot danes med šimpanzi. Kot je potrdila tudi ta raziskava, so savanski šimpanzi spretni »orodjarji« in tipično uporabljajo neobstoje materialne (tj. rastlinska orodja in neobdelane kamne). Če se te poteze pojavljajo tudi pri drugih živečih afnah in ljudeh, so bile najverjetneje prisotne tudi pri njihovem skupnem predniku. Analiza orodij, ki jih fongolski šimpanzi uporabljajo pri termitolovu, je pokazala nekatere posebnosti v izbiri rastlinskih vrst in materialov, ki morda nosijo znake naučenega vedenja in kulture. Poleg tega pa namiguje na to, da ta populacija najbrž uporablja debelejša šibe s ščetkami za povečanje vhodov v labirinte termitnjaka, kar je trenutno pripisano samo centralnoafriški podvrsti šimpanzov (Sanz in Morgan 2007).

Medtem ko primati, posebej šimpanzi, nedvomno kažejo znotrajvrstne geografske razlike v vedenju in so večkrat

obravnavani kot sposobni družbenega učenja, pa Laland in Hoppitt (2003) trdita, da to samo po sebi ni zadosten dokaz za obstoj kulture. Poudarjata, da se nekateri izmed bistvenih primerov šimpanje kulture morda lahko pojasnijo s preprostejšimi ekološkimi vzroki. Podmeno utemeljujeta s primerom »lova na mravlje«, ki pa so ga v ekološkem kontekstu dejansko obravnavali sami primatologi (Humble in Matsuzawa 2002). Moji priložnostni podatki o zaje-manju mravelj med fongolskimi šimpanzi nakazujejo, da uporabljajo predvsem tehniko »potezni skozi« z ustreznimi daljšimi šibami, čeprav je Tia začela s tehniko »oplazi z ustnicami«, a so jo mravlje očitno opikale in jo je nato spremenila. Agresivnost mravelj (in povezava s tehnikami) pa v tej študiji ni bila preverjena, zato vpliva ekologije ne moremo kar tako izločiti.

Izbira rastlinskih materialov, večkratni obiski termitnjakov in razlike v materialni kulturi med skupnostmi šimpanzov pomagajo razumeti ekološke in kulturne dejavnike, ki so izoblikovali uporabo orodja med hominoidi (Sanz *et al.* 2004). Kakor koli že, prevzeto prepričanje o navzkrižju med *ekološkim* in *kulturnim* v primatologiji se zdi zavarjajoče. Isto vedenje lahko pojasnimo iz obeh perspektiv: ekološke (tj., katere vrste materialov so dostopne) in kulturne (tj., tehnika je tipična za skupino in najbrž naučena). Vse kaže, da šimpanzi »logično« izberejo, katero od naučenih (kulturnih) tehnik bodo uporabili v danem ekološkem kontekstu. Ekologija ni omejitev za enolično vedenje, temveč daje možnost uporabe primernega dejanja. Če določeno vedenje najbolj ustreza določenemu okolju, to dejstvo ne izključuje vpliva kulture. »Ekološki« ali »kulturni« dejavniki niso neodvisni drug od drugega, ampak naj bi bili predmet preučevanja. Ekološko optimalno vedenje je še zmeraj lahko kulturno, čeprav se opazovalcu zdi »vsiljeno«. Vsaka skupnost in vsak od njenih članov uporablja lastno kulturo, ki jo je navdihnili dano okolje.

Danes velja, da sta preprosta izdelava orodij in raba neobdelanih kamnov botrovali Oldovanu v stari kameni dobi. Mnogi znanstveniki štejejo uporabo kamnov za trenje oreščkov med šimpanzi za neposreden dokaz, da je zadnji skupni prednik vrst *Homo* in *Pan* pred več kot 6 milijoni let uporabljal kamne kot tolkalna orodja (Panger *et al.* 2002, Mercader *et al.* 2007). Predelava hrane v stilu, da hranljivi objekt držimo v eni roki in z njim udarimo po trdi površini, je tip tehnologije tolčenja, ki se imenuje »drobljenje hrane« ali *raba nakovala* (McGrew *et al.* 2003). Šimpanzi uporabljajo isto vrsto vedenjskih nizov pri drobljenju lobanj manjših opic gverez v gozdu Tai (Boesch in Boesch 2000). Fongolski šimpanzi se vedejo podobno pri »obdelavi« plena zelene zamorske mačke (Gašperšič in Pruetz 2004). Kakor koli, tehnologija tolčenja je bila v naravnem okolju največkrat zabeležena med trenjem oreščkov.



Slika 4: Karamoko, starejši samec (2005): dvonožna drevesna tehnika tolčenja

Marchant in McGrew (2005) menita, da tehnologija tolčenja prihaja od predniških hominoidov, ki so plodove s trdimi lupinami raztreščili ob drevesnih deblih ali vejah. V njunem »evolucionariju« je bila začetna točka drevesna raba nakoval, medtem ko so nakovala iz kamna ali korenin postala bolj dostopna z razvojem dvonožnosti. Moja študija je med drugim raziskala ta dva vidika in nakazuje, da je talna tehnologija tolčenja morda bila v rabi že med najstarejšimi hominini (avstralopiteki), če lahko sodimo po prisotnosti le-te med sodobnimi hominoidi. Taka preprosta raba orodja je najbrž predhodnik pojava kladi in nakovala že mnogo pred namernim preoblikovanjem objektov v evoluciji človeka. De Baune (2004) trdi, da je najosnovnejša oblika »sunkovitega tolčenja« vzpodbudila tri nize dejavnosti: a) trenje organskih snovi, ki je skupno vsem hominoidom; b) odbijanje kamnov kot značilnost hominoidov, ki so jo morda izumili avstralopiteki; in c) drobljenje (mletje) kot edinstveno človeško značilnost. Slednja trditev je vprašljiva glede na poročila o šimpanzih z griča Bossou, ki s skoraj identičnimi gibi kot lokalne ženske meljejo žita, drobijo sredice palmovih stebel (Yamakoshi in Sugiyama 1995).

Drobljenje hranljivih virov je razširjeno med šimpanzi v vseh podvrstah in je skrajno variabilno. Pred nekaj leti odkrita skupina šimpanzov območja Bili v DR Kongu (*P. t. schweinfurthii*) celo drobi želve, afriške polže in manjše termitnjake na kamnitih nakovalih (Hicks, osebni pogovor). Skupnost nedavno prepoznane četrte podvrste *P. t. vellerosus* iz gozda Ebo v Kamerunu pa lomi oreščke *Coula edulis* s kamenimi kladi (Morgan in Abwe 2006),

1700 km vzhodno od predvidene »rečne pregrade širjenja kulture trenja oreščkov« na Slonokoščeni obali (Boesch *et al.* 1994). Vedenje šimpanzov v naravi je kulturno in tehnološko pestro in zmeraj znova prinaša presenečenja za »kulturno pantropologijo«. Do neverjetnega odkritja »samic, ki s sulicami nabadajo majhne polopice« (Pruetz in Bertolani 2007), smo verjeli, da samo ljudje uporabljajo orožja. Fongolski šimpanzi kažejo nekatere vedenjske poteze, ki so prisotne tudi med drugimi skupnostmi, in nekatere posebnosti: uporaba jam za počitek, hlajenje in prehranjevanje (Pruetz 2002, 2007), trenje baobaba (Gašperšič 2007, 2008), namakanje v naravnih bazenih v začetku deževne dobe (Pruetz 2007) in plenjenje galagov z lesenimi »sulicami« (Pruetz in Bertolani 2007). Nekateri novoodkriti vzorci vedenja imajo najbrž kulturne značaj, kot ga je opredelil Whiten s kolegi (2001). Lov s pomočjo orožja in tehnologija tolčenja še posebej ponujata zamisli za rekonstrukcijo evolucije materialne kulture hominonov. Prva poteza je sprožila vnete razprave o vlogi samic v lovu in evoluciji človeka, slednja pa zahteva razširjeno raziskavo o učinku na rabo prostora, izvor dvonožnosti in ročne lateralizacije. Aktualistični pristop (*sensu* Harris *et al.* 2007) lahko ponudi okvir za premoščanje prepada med disciplinami, ki se primarno ukvarjajo z izvorom človeštva.

LITERATURA

- Backwell L. R., d'Errico F. (2001): Evidence for termite foraging by Swartkrans early hominins. *Proceedings of National Academy of Science* 98(4): 1358–1363.
- Baldwin P. J. (1979): *The Natural History of the Chimpanzee* (*Pan troglodytes verus*) at Mt. Assirik, Senegal. Ph.D. thesis, University of Stirling.
- Bermejo M., Illera G., Sabater Pi J. (1989): New observations on the tool-behavior of the chimpanzees from Mt. Assirik (Senegal, West Africa). *Primates* 30: 65–73.
- Bertolani P., Scholes C., Pruetz J. D., McGrew W. C. (2007): Laterality in Termite-Fishing by Fongoli Chimpanzees: Preliminary report. *Pan Africa News* 14(1)-01.
- Boesch C. (2003): Is Culture a Golden Barrier Between Human and Chimpanzee? *Evolutionary Anthropology* 12: 82–91.
- Boesch C., Marchesi P., Marchesi N., Fruth B., Joulain F. (1994): Is nut-cracking in wild chimpanzees a cultural behavior? *J. Hum. Evol.* 26: 325–338.
- Boesch C., Boesch-Aschermann H. (2000): *The Chimpanzees of the Tai Forest*. Oxford, Oxford University Press.
- Boesch C., Hohmann G., Marchant L. F. (ur.) (2002): *Behavioral Diversity in Chimpanzees and Bonobos*. Cambridge, Cambridge University Press.
- De Baune S. A. (2004): The Invention of Technology. Prehistory and cognition. *Current Anthropology* 45(2): 139–162.
- De Waal F. B. M., Lanting F. (1997): *Bonobo, The Forgotten Ape*. University of California Press.
- Domínguez-Rodrigo M., Pickering T. R., Semaw S., Rogers M. J. (2005): Cutmarked bones from Pliocene archaeological sites at Gona, Afar, Ethiopia: implications for the function of the world's oldest stone tools. *Journal of Human Evolution* 48: 109–121.
- Foley R., Mirazón Lahr M. (2003): On Stony Ground: Lithic Technology, Human Evolution, and the Emergence of Culture. *Evolutionary Anthropology* 12: 109–122.
- Fowler A., Sommer V. (2007): Subsistence technology of Nigerian Chimpanzees. *Int. J. Primatol.* 28(5): 997–1024.
- Fragaszy, D. M., Perry, S. (2003): *The biology of traditions*. Cambridge University Press.
- Fragaszy D., Izar P., Visalberghi E., Ottoni E. B., de Oliveira M. G. (2004): Wild Capuchin Monkeys (*Cebus libidinosus*) Use Anvils and Stone Pounding Tools. *American Journal of Primatology* 64: 359–366.
- Gašperšič M. (2008): Fongoli chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) and baobab (*Adansonia digitata*) fruits: modeling the evolution of Hominin material culture on percussive technology. Cobiss ID: 1406861. UDK: 599.88:316(6).
- Gaspersic M. (2007): Savanna chimpanzees and baobab fruits. *Boletín APE* 143(1,2): 18–21.
- Gaspersic M., Pruetz J. D. (2004): Predation on a Monkey by Savanna Chimpanzees at Fongoli, Senegal. *Pan Africa News* 11(2): 8–10.
- Goodall J. (1986): *The Chimpanzees of Gombe; Patterns of Behavior*, The Belknap Press of Harvard University Press, Massachusetts.
- Harris Jack W. s. sod. (w/Gaspersic in Pruetz) (2007): »New research directions in understanding the technology and diet of Plio-Pleistocene hominids based on observational and experimental research including free-ranging chimpanzee behaviors«, workshop *Primatology meets Paleoanthropology*, Cambridge.
- Huffman M. A. (2001): Self-Medicative Behavior in the African Great Apes: An Evolutionary Perspective into the Origins of Human Traditional Medicine. *Bioscience* 51(8): 651–661.
- Humle T., Matsuzawa T. (2002): Ant-dipping among the chimpanzees of Bossou, Guinea, and comparisons with other sites. *Am. J. Primatol.* 58: 133–48.
- Imanishi K. (1952): Evolution of humanity (in Japanese). V: Imanishi K. (ur.): *Man*. Tokyo, Mainichi-Shinbunsha (JY), str. 36–94.
- Klein R. G. (1999): *The human career*. Chicago, University of Chicago Press.
- Laland K. L., Hoppitt W. (2003): Do Animals Have Culture? *Evolutionary Anthropology* 12: 150–159.
- Marchant L. F., McGrew W. C. (2005): Percussive technology: Chimpanzee baobab smashing and the evolutionary modeling of hominin knapping. V: Roux V., Bril B. (ur.): *Stone knapping. The necessary conditions for a uniquely hominin behavior*. Cambridge, McDonald Institute Monograph Series, ch.23, str. 341–350.
- McGrew W. C. (1992): *Chimpanzee Material Culture; Implications for Human Evolution*. Cambridge, Cambridge University Press.
- McGrew W. C. (2003): Ten Dispatches from the Chimpanzee Culture Wars. V: de Waal F. B. M., Tyack P. L. (ur.): *Animal Social Complexity; Intelligence, Culture, and Individualized Societies*. Cambridge, Harvard University Press.
- McGrew W. C. (2004): *The Cultured Chimpanzee. Reflections on Cultural Primatology*. Cambridge University Press.
- McGrew W. C., Tutin C. E. G. (1978): Evidence for a Social Custom in Wild Chimpanzees? *Man* (N.S.) 13, 234–51.
- McGrew W. C., Baldwin P. J., Tutin C. E. G. (1981): Chimpanzees in a hot, dry and open habitat: Mt. Assirik, Senegal, West Africa. *Journal of Human Evolution* 10: 227–244.
- McGrew W. C., Baldwin P. J., Marchant L. F., Pruetz J. D., Scott S. E., Tutin C. E. G. (2003): Etnoarchaeology and Elementary Technology of Unhabituated Chimpanzees at Assirik, Senegal, West Africa. *PaleoAnthropology* 1: 1–20.
- Mercader J., Barton H., Gillespie J., Harris J., Kuhn S., Tyler R., Boesch C. (2007): 4.300-year-old chimpanzee sites and the origins of percussive stone technology. *Proceedings of National Academy of Science* 104(9): 3043–3048.
- Mitani J., Watts D., Muller M. (2002): Recent Developments in the Study of Wild Chimpanzee Behavior. *Evolutionary Anthropology* 11: 9–25.
- Moore J. (1996): Savanna chimpanzees, referential models and the last common ancestor. V: McGrew W. C., Marchant L., Nishida T. (ur.): *Great Ape Societies*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Morgan B. J., Abwe E. E. (2006): Chimpanzees use stone hammers in Cameroon. *Current Biology* 16(16): 632–633.

- Panger M. A., Brooks A. S., Richmond B. G., Wood B. (2002): Older than the Oldowan? Rethinking the emergence of hominin tool use. *Evolutionary Anthropology* 11: 235–245.
- Peters C. R. (1987): Nut-like oil seeds: food for monkeys, chimpanzees, humans and probably ape-man. *American Journal of Physical Anthropology* 73: 333–363.
- Plummer T. (2004): Flaked Stones and Old Bones: Biological and Cultural Evolution at the Dawn of Technology. *Yearbook of Physical Anthropology* 47: 118–164.
- Pruetz J. D. (2007): Evidence of cave use by savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Senegal: implications for thermoregulatory behavior. *Primates* 48: 316–19.
- Pruetz J. D. (2006): Feeding ecology of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Senegal. V: Hohmann G., Robbins M. M., Boesch C. (ur.): *Feeding Ecology in Apes and Other Primates. Ecological, Physical, and Behavioral Aspects*. Cambridge, Cambridge University Press, str. 159–179.
- Pruetz J. D., Marchant L. F., Arno J., McGrew W. C. (2002): Survey of savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in southeastern Senegal. *Am. J. Primatol.* 58: 35–43.
- Pruetz J. D. (2001): Use of Caves by Savanna Chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) in the Tomboronkoto Region of Southeastern Senegal. *Pan Africa News* 8(2): 26–28.
- Pruetz J. D., Bertolani P. (2007): Savanna chimpanzees, *Pan troglodytes verus*, hunt with tools. *Curr. biol.* 17: 1–6.
- Pruetz J. D. in Bertolani P. (2009): Chimpanzee (*Pan troglodytes verus*) behavioral responses to stresses associated with living in a savanna-mosaic environment: implications for hominin adaptations to open habitats. *PaleoAnthropology* 2009: 252–262.
- Sanz C. M., Morgan D. B. (2007): Chimpanzee tool technology in the Goualougo Triangle, Republic of Congo. *Journal of Human Evolution* 52(4): 420–433.
- Sayers K., Lovejoy C. O. (2008): The Chimpanzee Has No Clothes. *Current Anthropology* 49(1): 87–114.
- Semaw S., Rogers M. J., Quade J., Renne P., Butler R. F., Dominguez-Rodrigo M., Stout D., Hart W. S., Pickering T., Simpson S. W. (2003): 2.6-Million-year-old stone tools and associated bones from OGS-6 and OGS-7, Gona, Afar, Ethiopia. *Journal of Human Evolution* 45: 169–177.
- Sept J. M. (2002): Chimpanzees on the edge: the implications of chimpanzee ecology in “savanna” landscapes for hominin evolution. V: Contreras J. M., Veá J. J. (ur.): *Primates: evolución, cultura y diversidad*. CEFPSVLT, México.
- Stanford C. B. (2001): *Significant Others; The Ape-Human Continuum and the Quest for Human Nature*. New York, Basic Books.
- Toth N., Schick K. (2009): The Oldowan: The Tool Making of Early Hominins and Chimpanzees Compared. *Annu. Rev. Anthropol.* 38: 289–305.
- Vogrinc J. (2009): Razvoj kulture v naravoslovju in družboslovju – je to eno in isto in kaj, če ni?/ The evolution of culture in natural and social sciences: Is it the same thing, and what if it isn't? V: Strgulc Krajšek S., Vičar M., Vilhar B. (ur.): *Biodiverzيتa – raznolikost živi-h sistemov*. Mednarodni posvet Biološka znanost in družba, Ljubljana, oktober 2009. Zbornik prispevkov, str. 110–117.
- White R. K. (1999): On the evolution of human socio-cultural patterns. V: Lock A., Peters C. (ur.): *Handbook of Human Symbolic Evolution*. Blackwell publishers, Oxford, str. 239–62.
- Whiten A., Goodall J., McGrew W. C., Nishida T., Reynolds V., Sugiyama T., Tutin C. E. G., Wrangham R. W., Boesch C. (2001): Charting cultural variation in chimpanzees. *Behavior* 138: 1481–1516.
- Yamakoshi G. (2001): Ecology of Tool Use in Wild Chimpanzees: Toward Reconstruction of Early Hominin Evolution. V: Matsuzawa T. (ur.): *Primate Origins of Human Cognition and Behavior*, Tokyo, Springer-Verlag.
- Yamakoshi G., Sugiyama Y. (1995): Pestle-pounding Behavior of Wild Chimpanzees at Bossou, Guinea: A Newly Observed Tool-using Behavior. *Primates* 36(4): 489–500.



Avtorica je zaključila študij sociologije kulture in umetnostne zgodovine, njen enovit doktorski študij iz socialne antropologije na ISH pa je temeljil na individualnem programu iz primatologije. Opravila je pet terenskih raziskav socio-ekologije človeku podobnih opic: Habitucija zahodnih nižinskih goril (Kamerun 2002); Kulturno vedenje šimpanzov (Senegal 2004–08). Raziskava o savanskih šimpanzih in baobabu je obrodila disertacijo »Šimpanzi skupnosti Fongoli in plodovi baobaba: tehnologija tolčenja kot osnova za evolucijo materialne kulture med hominini«. Trenutno pa kot asistentka na Biotehniški fakulteti vodi postdoktorski projekt v Senegalu »Savanski šimpanzi in evolucija človeka«.

The author studied sociology of culture and history of art, while her unified doctoral study from social anthropology was based on individual program in primatology. She conducted five fieldwork studies on socio-ecology of the great apes: Habituation of western lowland gorillas (Cameroon 2002); Chimpanzee cultural behavior (Senegal 2004-08). The research on savanna chimpanzees and baobab is the basis for her Ph.d. thesis »Fongoli chimpanzees and baobab fruits: modelling the evolution of hominin material culture on percussive technology«. Currently she's managing a project »Savanna chimpanzees and human evolution« in Senegal, as a post-doc researcher at Biotechnological Faculty, University of Ljubljana.

Evolucija jezika *Evolution of language*

Eörs Szathmáry

The Parmenides Foundation, München, Nemčija;
Collegium Budapest (*Institute for Advanced Study*), Budimpešta, Madžarska;
Biological Institute, Eötvös University, Budimpešta, Madžarska
szathmary@colbud.hu



Povzetek

Jezika ni preprosto razumeti, saj jezikovnega procesiranja v možganih ne poznamo. V jezikovne dejavnosti, vključno s sintaktičnimi operacijami, je vključenih veliko možganskih področij. Nekateri vidiki jezikovne sposobnosti so dedni. Kaže, da je bila v naši evolu-

cijski preteklosti prisotna pozitivna selekcija za okrepljene jezikovne zmožnosti, čeprav večina s tem povezanih genov verjetno ne vpliva le na razvoj jezika. Kompleksne teorije uma, poučevanja, razumevanja vzrokov in posledic, izdelave orodij, imitacija, kompleksna sodelovanja, natančno motorično delovanje, skupne namere in jezik skupaj sestavljajo sinergijsko prilagodljiva človekova orodja. Verjetno so nekateri ključni vmesni fenotipi (na primer zmožnost analognega sklepanja) igrali pomembno vlogo pri nekaterih od teh zmogljivosti. Pleiotropni učinki so lahko pospešili, ne pa upočasnili evolucijo. Zlasti je verjetno, da so se geni med evolucijo spremenili tako, da so človeški možgani postali bolj sposobni za jezikovno procesiranje.

Naravni jezik je zanimiv pojav in je nedvomno delno biološko pogojen. Človekom podobne opice, delfini in papagaji – za razliko od ljudi – ne morejo pridobiti znanja jezika z učenjem, ne glede na vložen trud. Iz tega izhaja, da mora biti v naših genih zapisana neka podpora, ki človeku omogoča učenje jezika. Nekateri menijo, da je ta pripravljenost za učenje jezika le posledica višje inteligence. Čeprav je to v zelo širokem smislu morda res, pa s tem ne moremo pojasniti, kako se človeška inteligenca loči od drugih, npr. od opičje inteligence. Zdi se, da smo ljudje pridobili sposobnost za razumevanje vzrokov in posledic v fizičnem svetu, sposobni pa smo tudi izdelovati in uporabljati orodja. Zdi se, da imamo razvitih nekaj nevronske procesne sposobnosti, ki so pomembne za več različnih operacij, pri drugih živalih pa so te sposobnosti bolj ali manj nerazvite. Med

take elemente lahko štejemo sposobnost, da znamo učinkovito razbrati hierarhijo: na jezikovnem področju (rekurzivni element sintakse), pri izdelavi orodij in na področju miselnosti (to je namere drugega, tretjega in četrtega reda). Kaže, da je v zadnjih približno 5 milijonih let prihajalo do selekcije različnih sposobnosti pri homininih; te zmogljivosti se delno prekrivajo, intenzivnost selekcije pa se je med temi področji verjetno večkrat preusmerila. V določenem obdobju sta bili najbrž najpomembnejši uporaba in izdelava orodja, nato pa so morda pozitivno izbrane genske variante ugodno vplivale tudi na razvoj nekaterih drugih pomembnih področjih.

Fisher in Marcus (2005, str. 10) sta imela prav, ko sta navedla:

Jezik je bogat računski sistem, ki hkrati koordinira skladišne, semantične, glasoslovne in pragmatične vidike med seboj, te pa z motoričnimi in senzoričnimi sistemi ter znanjem govornika in poslušalca. Zato bo odkrivanje genetskega izvora jezika zahtevalo razumevanje velikega števila senzoričnih, motoričnih in kognitivnih sistemov, med drugim tudi tega, kako so se ti spreminjali posamič in kako so se razvile interakcije med njimi.

Raziskovanje nastanka jezika je oviralo kritično pomanjkanje podrobnega razumevanja na vseh ravneh, tudi na jezikovni v najožjem pomenu. Med jezikoslovci ni splošnega dogovora, kako naj bi jezik opisali: obstajajo zelo različni pristopi, njihovi zagovorniki pa imajo pogosto zelo napete znanstvene in druge medsebojne odnose. Kot biologi trdimo, da simbolno sklicevanje v povezavi z zapleteno sintakso (vključno s kapaciteto rekurzije) predstavlja najmanjši skupni imenoalec v tej razpravi. V okviru te široke opredelitve želimo opozoriti na dva pristopa, ki imata, morda presenetljivo, močan kemijski značaj. Prvi je t. i. minimalistični program (Chomsky 1995), pri katerem je ključnega pomena operator t. i. merge (tj. dejavnost, ki povzroči določene spremembe v strukturi stavka). Med tem predlogom in kemijskimi reakcijami (Maynard Smith in Szathmáry 1999) obstaja splošna podobnost. Še tesneje

pa je zaznati povezavo med kemijo in jezikoslovjem pri drugem pristopu, t. i. fluid construction grammar (Steels 2004, Jeklo in De Beule 2006). Po tej razlagi je treba za pravilno gradnjo stavka in njegovo razčlenitev pravilno izpolniti semantične in sintaktične »valence«. Moramo opozoriti, da ima genetsko dedovanje seveda kemijske osnove, in celo Mendlova genetika je utemeljena na stehiometrični paradigmi, pod vplivom tedanjega razumevanja kemije (kot osnovnih enot, ki se lahko kombinirajo v določenih stalnih razmerjih in povzročijo nastanek novih lastnosti).

Opravljenе so bile številne raziskave, ki preverjajo t. i. tekočo izdelavo slovnice (ang. fluid construction grammar) v smislu dinamike podvajanja v možganih. Morda se sliši presenetljivo, vendar ne smemo pozabiti, da je vprašanje, ali razmišljanje in jezik, ki nastaneta v možganih, procesirajo dogodki, analogni evoluciji z naravnim izborom ali ne, še vedno nerazrešeno. Vse od ideje Williama Jamesa (1890) nekateri menijo, da se bo izkazalo, da možganska dinamika vključuje ključne evlucijske elemente, podobno kot je to znano za imunski sistem. Imunski sistem je še posebej zanimiv, ker je tako evlucijski (D'Eustachio *et al.* 1977) kot generativni sistem (Jerne, 1985). Nekaj selekcionističnih pristopov k možganski epigenezi in funkciji obstaja (Dawkins 1971, Changeux 1983, Finkel in Edelman 1985), a vsem manjka pomemben del: razmnoževanje (podvajanje). Edini do zdaj je to poskusil Calvin (1996), kar je sprožilo nadaljnje raziskave o tem, kako se lahko jezik obdeluje v možganih (Calvin in Bickerton 2000). Glavni problem z predlaganega Calvinovega mehanizma je pomanjkanje povezljivega kopiranja (connectivity copying) z enega na drugo mesto v možganih. Takšen mehanizem je ključnega pomena, če smatramo, da povezljivost kodira informacije o alternativnih hipotezah, med katerimi nagrajevalni mehanizmi izbirajo boljše (Fernando *et al.* 2008). To je prav tako pomembno za zapolnitev vrzeli med nevroznanostjo in evlucijsko epistemologijo, kot jo na primer predstavlja Campbell (1974).

Za razvoj jezika morajo biti izpolnjeni določeni pogoji, a nekateri med njimi niso posebej pomembni za razlago glavnega problema, predstavljenega tukaj. Opice na primer nimajo možganske skorje za nadzor nad svojo vokalizacijo, pa tudi njihovo grlo je drugačno kot pri ljudeh. Te lastnosti so se nedvomno razvile v človeški liniji, vendar ne mislimo, da so za jezik sam nujno potrebne. Funkcionalen je namreč lahko tudi jezik z manjšim številom fonemov, znakovni jezik pa sploh ne potrebuje ne vokalizacije ne zvočne analize (Senghas *et al.* 2004, MacSweeney *et al.* 2008). Sami smo se osredotočili na nevronski nivo, ki je vpleten v jezikovne operacije, ne glede na način izvajanja. Težko si je predstavljati izvor jezika brez zmogljivosti za poučevanje (ki se razlikuje od učenja), zmogljivosti imitacije in zapletene teorije uma (Premack 2004). Opice so omejene v vseh teh zmogljivostih. Torej lahko predpostavljamo,

da so bile te lastnosti podvržene evlucijskemu razvoju, ko so se v človeški liniji razvijale skupaj z jezikom. Temu moramo dodati – ne kot pogoj, ampak kot pomembno človeško prilagoditev – še možnost za sodelovanje v velikih nesorodnih skupinah (Maynard Smith in Szathmáry 1995). Skupaj te lastnosti oblikujejo pomembna prilagoditvena orodja, značilna za ljudi. Predlagamo, da so morale biti – ne glede na selektivni scenarij – zmogljivosti za učenje, imitacijo, teorijo uma in kompleksno sodelovanje nagrajene, saj prirojena sposobnost za te lastnosti pomeni večjo verjetnost evlucije jezika (Szathmáry in Számadó 2008).

Z nevrobiološkega vidika opozarjamo na dejstvo, da nekateri učbeniki (npr. Kandel *et al.* 2000) še vedno prikazujejo izkrivljeno podobo nevrobiološke podlage jezika. Zelo poenostavljeno je semantika dodeljena Wernickovemu in sintaksa Brokovemu področju leve možganske poloble. Lokalizacija jezikovnih komponent v možganih je v resnici zelo plastična tako med posamezniki kot pri posamezniku (Neville in Bavelier 1998, Müller *et al.* 1999). Presenetljivo je, da ob odstranitvi leve poloble v prvih nekaj mesecih po rojstvu človek še vedno ohrani sposobnost za priučitev jezika. To je seveda v ostrem nasprotju z zamislijo o anatomski modularnosti. Prav tako močno omejuje idejo, da so se med evlucijo v človeških možganih spremenili le aferentni kanali: modalna neodvisnost in velika plastičnost možganov glede na lokalizacijo jezika podpira ta zamisel, da mora biti *tisto, kar se je spremenilo v možganih, da so pridobili sposobnost za jezikovno procesiranje, široko razširjena lastnost nevronske mreže* (Szathmáry 2001). Sestavine jezika (kot tudi drugih zmogljivosti) se v razvoju lokalizirajo v najbolj funkcionalno »priročnih« delih možganov nekega osebk, ki so na voljo (prim. Karmiloff-Smith 2006). Jezik je le določen vzorec dejavnosti v možganih, ki najde svoj življenjski prostor, tako kot amebe v mediju. Metafora »jezikovna ameba« izraža plastičnost jezika, obenem pa tudi opozarja na dejstvo, da je velik del človeških možganov očitno potencialno okolje zanj. Kaže, da takega okolja v opičjih možganih ni (Szathmáry 2001).

Dolgo časa je veljala dogma o histološki enotnosti homolognih možganskih področij pri različnih vrstah primatov. Nedavne preiskave pa te trditve ne podpirajo (DeFelipe *et al.* 2002). V resnici primarna vidna skorja kaže precejšnje citoarhitektonske variacije (Preuss 2000) celo pri primerjavi šimpanza in človeka. Zato sploh ni mogoče izključiti možnosti, da so nekatere vrstno specifične razlike v možganskih omrežjih genetsko določene in da so nekatere od teh ključne za človeške zmogljivosti govora. Kot je navedeno zgoraj, mora biti ta za jezik pomembna funkcija precej razširjena lastnost omrežij. Geni na jezik vplivajo prek razvoja možganov. Tako mora biti izvor jezika v veliki meri povezan z razvojno (ontogenetsko) genetiko človeških možganov (Szathmáry 2001).

Razmislimo o obstoječih podatkih o genetskih spremembah, ki so bolj neposredno pomembne za jezik. Odkrili so, da je v neki angleško govoreči družini prišlo do mutacije gena FOXP2 (Gopnik 1990, 1999). Gen ima pleiotropen učinek: povzroča orofacialno dispraksijo, obenem pa vpliva tudi na morfologijo jezika. Prizadeti bolniki se morajo oblike za množino ali pa oblike za preteklik naučiti za vsako posamezno besedo, ne glede na količino vaje (za pregled glej Marcus in Fisher 2003). FOXP2 je bil v preteklosti podvržen pozitivni selekciji (Enard *et al.* 2002), kar kaže na to, da moramo poleg rekurzije upoštevati še druge genetsko pogojene lastnosti (Pinker in Jackendoff 2005), kar je v nasprotju z nekaterimi drugimi mnenji (na primer Hauser *et al.* 2002). Poleg tega poznamo tudi človeški jezik, ki očitno nima rekurzije: to je jezik pirahã, ki ga govorijo nekateri amazonski staroselci (Everett 2005). Dobro bi bilo vedeti, kako se ti ljudje znajdejo z rekurzijo na drugih področjih (prim. Greenfield 1991).

Verjamemo, da je jezik kompleksen komunikacijski sistem, na katerega vplivajo geni in je bil pri človeški liniji pod močno pozitivno selekcijo (Pinker in Jackendoff 2005). Želeli bi ugotoviti vmesne stopnje in odločilne korake v evoluciji, odgovorne za prehod iz protojezika (Bickerton 1990) v jezik. Ni mogoče zanikati, da je jezik tudi sredstvo za predstavljanje. To je verjetno najbolj očitno pri abstraktnih konceptih pri katerih generativne lastnosti jezika lahko vodijo do nastanka jasnega koncepta. To se je dobro izkazalo v aritmetiki. Nekateri amazonski staroselci na primer nimajo besed za števila, večja od 5, zato natančnih izračunov v območju višjih vrednosti ne poznajo; kljub temu pa poznajo približek aritmetiki (Pica *et al.* 2004).

Jezik se spreminja skupaj s spremembami v genetskem ozadju (kar je moralo še posebej veljati za začetne faze v evoluciji jezika), pri tem pa se različni procesi in časovne skale prepletajo. To odpira možnost za genetsko asimilacijo: nekatere spremembe, ki se jih sprva mora vsak posameznik naučiti, lahko kasneje postanejo zapisane v možganskih živčnih povezavah. Nekateri priznavajo pomen tega mehanizma v evoluciji jezika (Pinker in Bloom 1990), medtem ko drugi o tem dvomijo (Deacon 1997). Deaconov argument proti tej razlagi je, da se jezikovne strukture spreminjajo tako hitro, da ni možnosti, da bi genetski sistem uspel asimilirati slovnična pravila. To je res, vendar ni zelo pomembno. Obstajajo jezikovne operacije, ki so se v evoluciji vendarle morale nekoč pojaviti in ne glede nato, kakšna so slovnična pravila, se te operacije morajo izvesti.

Zato je veliko bolj verjeten scenarij pomembnosti genetske asimilacije razlaga, da se je večje število operacij treba najprej naučiti in da so posamezniki s preadaptiranimi možgani za boljše (hitrejše, bolj natančno) izvajanje zahtevanih operacij imeli selektivno prednost (Szathmáry 2001). Učenje je bilo pomembno za lažje prilagajanje (Hinton

in Nowlan 1987). To stališče je skladno z Rapoportovim (1990) pogledom na evolucijo možganov. Tudi to tezo je treba eksperimentalno potrditi.

Izvor jezika je še vedno nerešen problem in nekateri se sklicujejo nanj kot na »najtežji problem znanosti« (Christiansen in Kirby 2003). Težava je predvsem v tem, da so fiziološki in genetski poskusi na ljudeh in opicah zelo omejeni. Edinstvenost jezika – strogo gledano – prepoveduje (onemogoča) uporabo primerjalne metode, ki je na drugih področjih biologije zelo uporabna. Vendar pa nekateri deli jezika sami lahko omogočajo primerjalni pristop (primer ptičje petje). Kljub temu omejitev takih pristopov zahteva druge vrste preiskav.

Verjamemo, da so različne simulacije nepogrešljivi elementi uspešnega raziskovalnega programa. Vendar pa do sedaj širok spekter računskih pristopov ni prinesel vidnejšega uspeha (prim. Elman *et al.* 1996). Menimo, da je to posledica popolnoma umetnega značaja številnih vpletenih sistemov, kot so na primer povezovalna omrežja z uporabo vzratnega razmnoževanja (za podrobno kritiko glej Marcus 1998).

LITERATURA

- Bickerton D. (1990): *Language and Species*. Chicago, Univ. Chicago Press.
- Calvin W. H. (1996): *The Cerebral Code: Thinking a Thought in the Mosaics of the Mind*. Cambridge, MA, MIT Press.
- Calvin W. H., Bickerton D. (2000): *Lingua ex Machina: Reconciling Darwin and Chomsky with the Human Brain*. Cambridge, MA, MIT Press.
- Campbell D. T. (1974): Evolutionary epistemology. V: Schilpp P. A. (ur.): *The Philosophy of Karl R. Popper*. LaSalle, IL, Open Court, pp. 412–463.
- Changeux J.-P. (1983): *L'Homme Neuronal*. Paris, Librairie Arthème Fayard.
- Chomsky N. (1995): *The Minimalist Program*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Christiansen M., Kirby S. (eds.) (2003): *Language Evolution*. Oxford, Oxford Univ. Press.
- Dawkins R. (1971): Selective neurone death as a possible memory mechanism. *Nature* 229: 118–119.
- Deacon T. (1997): *The Symbolic Species: The Co-Evolution of Language and the Brain*. New York, Norton.
- DeFelipe J., Alonso-Nanclares L., Arellano J. I. (2002): Microstructure of the neocortex: Comparative aspects. *J. Neurocytol.* 31: 299–316.
- D'Eustachio P., Rutishauser U. S., Edelman G. M. (1977): Clonal selection and the ontogeny of the immune response. *Intl. Rev. Cytol.* 5: 1–60.
- Elman J. L., Bates E., Johnson M. H. *et al.* (1996): *Rethinking Innateness*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Enard W., Przeworski M., Fisher S. E. *et al.* (2002). Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language. *Nature* 418: 869–872.
- Everett D. (2005): Cultural constraints on Pirahã grammar. *Curr. Anthro.* 46: 621–646.
- Fernando C., Karishma K.K., Szathmáry E. (2008): Copying and Evolution of Neuronal Topology. *PLoS ONE* 3(11): e3775.
- Finkel L. H., Edelman G. M. (1985): Interaction of synaptic modification rules within populations of neurons. *PNAS* 82: 1291–1295.
- Fisher S. E., Marcus G. F. (2005): The eloquent ape: Genes, brains and the evolution of language. *Nature Rev. Genet.* 7: 9–20.

- Gopnik M. (1990): Feature-blind grammar and dysphasia. *Nature* 344: 715.
- Gopnik M. (1999): Familial language impairment: More English evidence. *Folia Phoniatr. Logop.* 51: 5–19.
- Greenfield P. M. (1991): Language, tools and brain: The ontogeny and phylogeny of hierarchically organized sequential behaviour. *Behav. Brain Sci.* 14: 531–595.
- Hauser M. D., Chomsky N., Fitch W. T. (2002): The faculty of language: What is it, who has it, and how did it evolve? *Science* 298: 1569–1579.
- Hinton G. E., Nowlan S. J. (1987): How learning can guide evolution. *Complex Systems* 1: 495–502.
- Kandel E. R., Schwartz J. H., Jessell T. M. (2000): *Principles of Neural Science*, 4th ed. New York: McGraw-Hill.
- James W. (1890): *The Principles of Psychology*. Dover Publications.
- Jerne N. K. (1985): The generative grammar of the immune system. *Science* 229: 1057–1059.
- MacSweeney M., Capek C. M., Campbell R., Wolf B. (2008): The signing brain: the neurobiology of sign language. *Trends Cogn. Sci.* 12: 432–440.
- Marcus G. F. (1998): Rethinking eliminative connectionism. *Cogn. Psychol.* 37: 243–282.
- Marcus G. F., Fisher S. E. (2003): FOXP2 in focus: What can genes tell us about speech and language. *Trends Cogn. Sci.* 7: 257–262.
- Maynard Smith J., Szathmáry E. (1995): *The Major Transitions in Evolution*. Oxford: Freeman.
- Maynard Smith J., Szathmáry E. (1999): *The Origins of Life*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Müller R.-A., Rothmel R. D., Behen M. E. *et al.* (1999): Language organization in patients with early and late left-hemisphere lesion: A PET study. *Neuropsychologia* 37: 545–557.
- Neville H. J., Bavelier D. (1998): Neural organization and plasticity of language. *Curr. Op. Neurobiol.* 8: 254–258.
- Pica P., Lemer C., Izard V., Dehaene S. (2004): Exact and approximate arithmetics in an Amazonian indigene group. *Science* 306: 499–503.
- Pinker S., Jackendoff R. (2005): The faculty of language: What's special about it? *Cognition* 95: 201–236.
- Senghas A., Kita S., Özyürek A. (2004): Children creating properties of language: Evidence from an emerging sign language in Nicaragua. *Science* 305: 1779–1782.
- Steels L. (2004): Constructivist development of grounded construction grammars. V: Scott D., Daelemans W., Walker M. (ur.): *Proceedings of the 42nd Annual Meeting on Association for Computational Linguistics*. Morristown: Association for Computational Linguistics, pp. 9–19.
- Steels, L., Beule J. D. (2006): Unify and merge in fluid construction grammar. V: Vogt P. *et al.* (ur.): *Symbol Grounding and Beyond*. Berlin: Springer, pp. 197–223.
- Szathmáry E. (2001): Origin of the human language faculty: The language amoeba hypothesis. V: Trabant J., Ward S. (ur.): *New Essays on the Origin of Language*. New York: Mouton/de Gruyter, pp. 41–51.
- Szathmáry E., Számadó S. (2008): A social history of worlds. *Nature* 456: 2–3.

Summary

It is difficult to gain an understanding of language since we do not know how it is processed in the brain. Many areas of the human brain are involved in language-related activities, including syntactic operations. Aspects of the language faculty have significant heritability. There seems to have been positive selection for enhanced linguistic ability in our evolutionary past, even if most implied genes are unlikely to affect only the language faculty. Complex theory of mind, teaching, understanding of cause and effect, tool making, imitation, complex cooperation, accu-

rate motor control, shared intentionality, and language together form a synergistic adaptive suite in the human race. Some crucial intermediate phenotypes, such as analogical inference, could have played an important role in several of these capacities. Pleiotropic effects may have accelerated, rather than retarded, evolution. In particular, it is plausible that genes changed during evolution so as to render the human brain more proficient in linguistic processing.

Natural language is a fascinating phenomenon, and it is undoubtedly partly biological. Apes, dolphins, and parrots, unlike humans, are unable to acquire language by learning, no matter how hard they try. There must be something in our genetic endowment that makes humans “ready” for language. Some people think that this readiness is simply due to higher intelligence. Although this may be true in a very broad sense, such claims do not explain how this intelligence differs from that of, say, apes. Humans seem to have gained an insight into the cause and effect in the physical domain, and we are able to produce and use tools by the so-called subassembly strategy. To us it seems that humans possess a few neural procedural capacities that are shared by several important faculties, and that these exist only in very rudimentary forms in other animals. One such procedural element is the ability to handle hierarchical structures efficiently: in the language domain, this is the recursive element of syntax; in the tool-making domain, this is the subassembly strategy; in the theory of mind domain, this is second-, third-, and fourth-order intentionality. We propose that over the past ca. 5 million years, there has been selection on several different capacities in the hominine lineage; these capacities are partly overlapping, and the intensity of selection most likely shifted (perhaps several times) over these domains. There could have been a period during which tool use and tool making were primarily favoured, but then the positively selected genetic variants could well have turned out to be favourable in some of the other critical domains.

Fisher and Marcus (2005, p. 10) were right when they stated:

In short, language is a rich computational system that simultaneously coordinates syntactic, semantic, phonological and pragmatic representations with each other, motor and sensory systems, and both the speaker's and listener's knowledge of the world. As such, tracing the genetic origins of language will require an understanding of a great number of sensory, motor and cognitive systems, of how they have changed individually, and of how the interactions between them have evolved.

The study of language origins has, however, been hampered by the fact that there is a critical lack of detailed understanding at all levels, including the linguistic one.

There is no general agreement among linguists as to how language should be described: widely different approaches do exist, and their proponents often have very tense scientific and other inter-relationships. As biologists, we maintain that symbolic reference combined with complicated syntax (including the capacity of recursion) constitutes the least common denominator in this debate. Within this broad characterization, we would like to draw attention to two approaches which have, perhaps surprisingly, a strongly chemical character. The first is the Minimalist Program of Chomsky (1995), where the crucial operator is Merge, the action of which triggers certain rearrangements of the representation of a sentence. There is a broad similarity between this proposal and chemical reactions (Maynard Smith and Szathmáry 1999). An even closer analogy between chemistry and linguistics can be detected in the second approach: Steel's Fluid Construction Grammar (Steels 2004, Steels and De Beule 2006). Here, semantic and syntactical "valences" have to be filled for correct sentence construction and parsing. We should note that the roots of genetic inheritance are, of course, in chemistry, and that even at the phenomenological level Mendelian genetics was a stoichiometric paradigm, influenced by contemporary chemical understanding (elementary units that can be combined in certain fixed proportions give rise to new qualities). Chemical reactions can be also characterized by rewrite rules. In-depth study is required to consider the depths of this analogy: the deeper it goes, the more benefit one can hope from taking the analogy seriously.

There are now attempts to rethink Fluid Construction Grammar in terms of replicator dynamics *within* the brain. This may sound surprising, but one should not forget that the question of whether thinking or language is performed in the brain by processes analogous to evolution by natural selection is wide open. Ever since the ideas of William James (1890), some suspect that brain dynamics will be proven to include a crucial evolutionary element, just as it is now known to apply for the immune system. The immune system is particularly interesting because it is both an evolutionary (D'Eustachio *et al.* 1977) and generative system (Jerne 1985). A few selectionist approaches to brain epigenesis and function exist (Dawkins 1971, Changeux 1983, Finkel and Edelman 1985), but they lack one crucial component: multiplication. The only existing attempt was carried out by Calvin (1996), and this triggered further research on how language may be processed in the brain (Calvin and Bickerton 2000). The main problem with Calvin's mechanism is the lack of *connectivity copying* from one brain site to another. Such a mechanism is crucial if we think that connectivity encodes information about alternative hypotheses, among which some reward mechanism selects the better ones (Fernando *et al.* 2008) and it

is also needed to close the gap between neuroscience and the evolutionary epistemology of, say, Campbell (1974).

Language needs certain prerequisites. Some, however, are not especially relevant to the main problems addressed here. For example, apes do not possess a descended larynx nor do they have cortical control over their vocalizations. Undoubtedly, these traits must have evolved in the human lineage, but we do not think that they are indispensable for language as such. One could have a functional language with a smaller number of phonemes, and sign language does not need either vocalization or auditory analysis (Senghas *et al.* 2004, MacSweeney *et al.* 2008). Thus, our focus is primarily on the *neuronal implementation* of linguistic operations, irrespective of the modality. It is difficult to imagine the origin of language without capacities for teaching (which differs from learning), imitation, and a complex theory of mind (Premack 2004). Apes are limited in all these capacities. It is fair to assume that these traits have undergone significant evolution because they were evolving together with language in the hominine lineage. To this one should add—not as a prerequisite, but as a significant human adaptation – the ability to cooperate in large non-kin groups (Maynard Smith and Szathmáry 1995). Together, these traits form an *adaptive suite* that is specific to humans. We suggest that in any selective scenario, capacities for teaching, imitation, some theory of mind, and complex cooperation must have been rewarded, because an innate capacity for these traits renders language evolution more likely (Szathmáry and Számadó 2008).

From the neurobiological perspective, we call attention to the fact that some textbooks (e.g., Kandel *et al.* 2000) still give a distorted image of the neurobiological basis of language. It is very simplistic to assign the Wernicke and Broca areas of the left hemisphere to semantics and syntax, respectively. The localization of language components in the brain is extremely plastic, both between and within individuals (Neville and Bavelier 1998, Müller *et al.* 1999). Surprisingly, if removal of the left hemisphere happens in the first few months after birth, the patient can nearly completely retain his/her capacity to acquire language. This stands, of course, in sharp contrast to the idea of anatomical modularity. It also severely limits the idea that only the afferent channels changed during the evolution of the human brain: modality independence and the enormous brain plasticity in the localization of language favor the idea that *whatever has changed in the brain to render it capable of linguistic processing must be a very widespread property of the neuronal networks* (Szathmáry 2001). Components of language (as well as those of other capacities) get localized *during development* somewhere in any particular brain in the most functionally "convenient" parts available (cf. Karmiloff-Smith 2006). Language is just a certain activity pattern of the brain that finds its habitat, like an amoeba

in a medium. The metaphor “language amoeba” expresses the plasticity of language, but it also calls attention to the fact that a large part of the human brain is apparently a potential habitat for it; no such habitat appears to exist in non-human ape brains (Szathmáry 2001).

For a long time, there has been a dogma concerning the histological uniformity of homologous brain areas in different primate species. Recent investigations, however, do not support this claim (DeFelipe *et al.* 2002). In fact, the primary visual cortex shows marked cytoarchitectonic variation (Preuss 2000), even between chimps and man. Therefore, one cannot at all exclude the possibility that some of the species-specific differences in brain networks are genetically determined, and that some of these are crucial for human language capacity. As discussed above, these language-critical features must be a rather widespread network property. Genes affect language through the development of the brain. Thus the origin of language must be to a large extent an exercise in the linguistically relevant developmental genetics of the human brain (Szathmáry 2001).

Consider the existing data on genetic changes that are more directly relevant to language. The FOXP2 gene was discovered to have mutated in an English-speaking family (Gopnik 1990, 1999). It has a pleiotropic effect: it causes orofacial dyspraxia, but it also affects the morphology of language. Affected patients must learn or form the past tense of verbs or the plurals of nouns case by case, and even after practice they do so differently from unaffected humans (for a review, see Marcus and Fisher 2003). FOXP2 underwent positive selection (Enard *et al.* 2002) in the past, which demonstrates that there are genetically influenced important traits of language other than recursion (Pinker and Jackendoff 2005), contrary to other opinions (e.g., Hauser *et al.* 2002). In addition, there is a known human language that apparently has no recursion: the Pirahã language in the Amazon (Everett 2005). It would be good to know how these particular people manage recursion in other domains, such as object manipulation or “action grammar” (cf. Greenfield 1991).

We share the view that language is a complex, genetically influenced system for communication that has been under positive selection in the human lineage (Pinker and Jackendoff 2005). The task of the modeller, then, is to try to model intermediate stages of a hypothetical scenario and, ultimately, to reenact critical steps of the transition from protolanguage (Bickerton 1990) to language. It cannot be denied that language is also a means for representation. This is probably most obvious for abstract concepts, for which the generative properties of language may lead to the emergence of a clear concept itself. This is well demonstrated for arithmetics. For instance, an Amazonian indigenous group lacks words for numbers greater than

5; hence they are unable to perform exact calculations in the range of larger numbers, but they do have approximate arithmetics (Pica *et al.* 2004).

Language changes while the genetic background also changes (this must have been true especially for the initial phases of language evolution), and the processes and timescales involved are interwoven. This opens up the possibility for genetic assimilation: some changes that each individual must learn at first can later become hardwired in the brain. Some have endorsed the importance of this mechanism in language evolution (Pinker and Bloom 1990), whereas others have raised doubt (Deacon 1997). Deacon’s argument against it is that linguistic structures change so fast that there is no chance for the genetic system to assimilate any grammatical rule. This is true, but not very important. There are linguistic operations – performed by neuronal computations and related, among others, to compositionality and recursion—that must have appeared sometime in evolution. Whatever the explicit grammatical rules are, such operations must be executed.

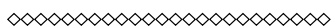
Hence, a much more likely scenario for the importance of genetic assimilation proposes that many operations must have first been learned, and those individuals whose brain was genetically preconditioned to a better (faster, more accurate) performance of these operations had a selective advantage (Szathmáry 2001). Learning was important in rendering the fitness landscape more climbable (Hinton and Nowlan 1987). This view is consonant with Rapoport’s (1990) view of brain evolution. This thesis is also open for experimental test.

The origin of language is an unsolved problem; some refer to it as the “hardest problem of science” (Christiansen and Kirby 2003). What makes it difficult is the fact that physiological and genetic experimentation on humans and apes is very limited. The uniqueness of language prohibits, strictly speaking, application of the comparative method, so infinitely useful in other branches of biology. Fortunately, some *components* of language lend themselves to a comparative approach, for example birdsong. Nevertheless, limitation of the approaches calls for other types of investigation.

We believe that simulations of various kinds are indispensable elements of a successful research program. Yet a vast range of computational approaches have brought less than spectacular success (cf. Elman *et al.* 1996). In our opinion, this is attributable to the utterly artificial nature of many of the systems involved, such as connectionist networks using back-propagation, for example (for a detailed criticism, see Marcus 1998).

REFERENCES

- Bickerton D. (1990): *Language and Species*. Chicago, Univ. Chicago Press.
- Calvin W. H. (1996): *The Cerebral Code: Thinking a Thought in the Mosaics of the Mind*. Cambridge, MA, MIT Press.
- Calvin W. H., Bickerton D. (2000): *Lingua ex Machina: Reconciling Darwin and Chomsky with the Human Brain*. Cambridge, MA, MIT Press.
- Campbell D. T. (1974): Evolutionary epistemology. In: Schilpp P. A. (ed.): *The Philosophy of Karl R. Popper*. LaSalle, IL, Open Court, pp. 412–463.
- Changeux J.-P. (1983): *L'Homme Neuronal*. Paris, Librairie Arthème Fayard.
- Chomsky N. (1995): *The Minimalist Program*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Christiansen M., Kirby S. (eds.) (2003): *Language Evolution*. Oxford, Oxford Univ. Press.
- Dawkins R. (1971): Selective neurone death as a possible memory mechanism. *Nature* 229: 118–119.
- Deacon T. (1997): *The Symbolic Species: The Co-Evolution of Language and the Brain*. New York, Norton.
- DeFelipe J., Alonso-Nanclares L., Arellano J. I. (2002): Microstructure of the neocortex: Comparative aspects. *J. Neurocytol.* 31: 299–316.
- D'Eustachio P., Rutishauser U. S., Edelman G. M. (1977): Clonal selection and the ontogeny of the immune response. *Intl. Rev. Cytol.* 5: 1–60.
- Elman J. L., Bates E., Johnson M. H. et al. (1996): *Rethinking Innateness*. Cambridge, MA: MIT Press.
- Enard W., Przeworski M., Fisher S. E. et al. (2002). Molecular evolution of FOXP2, a gene involved in speech and language. *Nature* 418: 869–872.
- Everett D. (2005): Cultural constraints on Pirahã grammar. *Curr. Anthro.* 46: 621–646.
- Fernando C., Karishma K.K., Szathmáry E. (2008): Copying and Evolution of Neuronal Topology. *PLoS ONE* 3(11): e3775.
- Finkel L. H., Edelman G. M. (1985): Interaction of synaptic modification rules within populations of neurons. *PNAS* 82: 1291–1295.
- Fisher S. E., Marcus G. F. (2005): The eloquent ape: Genes, brains and the evolution of language. *Nature Rev. Genet.* 7: 9–20.
- Gopnik M. (1990): Feature-blind grammar and dysphasia. *Nature* 344: 715.
- Gopnik M. (1999): Familial language impairment: More English evidence. *Folia Phoniatr. Logop.* 51: 5–19.
- Greenfield P. M. (1991): Language, tools and brain: The ontogeny and phylogeny of hierarchically organized sequential behaviour. *Behav. Brain Sci.* 14: 531–595.
- Hauser M. D., Chomsky N., Fitch W. T. (2002): The faculty of language: What is it, who has it, and how did it evolve? *Science* 298: 1569–1579.
- Hinton G. E., Nowlan S. J. (1987): How learning can guide evolution. *Complex Systems* 1: 495–502.
- Kandel E. R., Schwartz J. H., Jessell T. M. (2000): *Principles of Neural Science*, 4th ed. New York: McGraw-Hill.
- James W. (1890): *The Principles of Psychology*. Dover Publications.
- Jerne N. K. (1985): The generative grammar of the immune system. *Science* 229: 1057–1059.
- MacSweeney M., Capek C. M., Campbell R. Wolf B. (2008): The signing brain: the neurobiology of sign language. *Trends Cog. Sci.* 12: 432–440.
- Marcus G. F. (1998): Rethinking eliminative connectionism. *Cogn. Psychol.* 37: 243–282.
- Marcus G. F., Fisher S. E. (2003): FOXP2 in focus: What can genes tell us about speech and language. *Trends Cogn. Sci.* 7: 257–262.
- Maynard Smith J., Szathmáry E. (1995): *The Major Transitions in Evolution*. Oxford: Freeman.
- Maynard Smith J., Szathmáry E. (1999): *The Origins of Life*. Oxford: Oxford Univ. Press.
- Müller R.-A., Rothmel R. D., Behen M. E. et al. (1999): Language organization in patients with early and late left-hemisphere lesion: A PET study. *Neuropsychologia* 37: 545–557.
- Neville H. J., Bavelier D. (1998): Neural organization and plasticity of language. *Curr. Op. Neurobiol.* 8: 254–258.
- Pica P., Lemer C., Izard V., Dehaene S. (2004): Exact and approximate arithmetics in an Amazonian indigene group. *Science* 306: 499–503.
- Pinker S., Jackendoff R. (2005): The faculty of language: What's special about it? *Cognition* 95: 201–236.
- Senghas A., Kita S., Özyürek A. (2004): Children creating properties of language: Evidence from an emerging sign language in Nicaragua. *Science* 305: 1779–1782.
- Steels L. (2004): Constructivist development of grounded construction grammars. In: Scott D., Daelemans W., Walker M. (ed.): *Proceedings of the 42nd Annual Meeting on Association for Computational Linguistics*. Morristown: Association for Computational Linguistics, pp. 9–19.
- Steels, L., Beule J. D. (2006): Unify and merge in fluid construction grammar. In: Vogt P. et al. (ed.): *Symbol Grounding and Beyond*. Berlin: Springer, pp. 197–223.
- Szathmáry E. (2001): Origin of the human language faculty: The language amoeba hypothesis. In: Trabant J., Ward S. (ed.): *New Essays on the Origin of Language*. New York: Mouton/de Gruyter, pp. 41–51.
- Szathmáry E., Számadó S. (2008): A social history of worlds. *Nature* 456: 2–3.



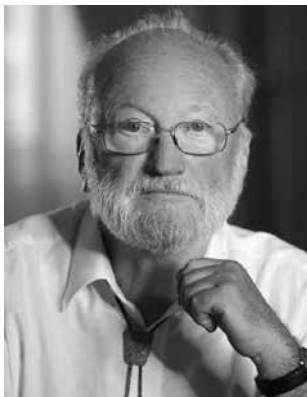
Eörs Szathmáry je madžarski teoretični evolucijski biolog na „Collegium Budapest“ (Inštitut za napredne študije in oddelek za rastlinsko sistematiko in ekologijo) Univerze „Eötvös Loránd“ v Budimpešti. Z Johnom Maynardom Smithom je soavtor knjige „The Major Transitions in Evolution“. Njegovo področje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

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

Sporazumevanje živali s pomočjo zvoka *Acoustic communication in animals*

Matija Gogala

Slovenska akademija znanosti in umetnosti (*Slovenian Academy of Sciences and Arts*), Novi trg 3,
SI-1000 Ljubljana, Slovenija
matija.gogala@guest.arnes.si



Izvleček: Bioakustiki raziskujejo živalske zvoke in njihov pomen v komunikaciji in orientaciji živali. V tem prispevku želim prikazati raznolikost zvočnih in vibracijskih signalov v različnih medijih, zraku, vodi in trdnih snoveh, ter glavne lastnosti čutil, ki omogočajo komunikacijo in orientacijo. Prikazana so tudi frekvenčna območja zvočnih signalov, ki jih oddajajo in sprejemajo živali, in na kratko je omenjena oprema, ki jo potrebujemo za raziskavo teh signalov. V zaključku je tudi navedeno, kaj nam bioakustične raziskave lahko povedo in da je poslušanje živalskih glasov lahko tudi užitek.

Abstract: Bioacousticians investigate animal sounds and their role in animal communication and orientation. In this paper I would like to show a diversity of sound and vibrational signals in different media, in the air, water and in solids, a propagation of these signals and the main properties of

sensory organs, involved in communication or orientation. Shown are also various frequency ranges of acoustic signals and shortly also equipment, needed for investigation of animal sounds or vibrations. At the end it is also pointed out, what can be the use of bioacoustic approach and besides, that listening to animal sounds can be fun.

Uvod

Ljudje slišimo veliko zvokov živalskega izvora, vendar se jih le redko zavedamo. Morda prodrejo ti zvoki do naše zavesti spomladi, ko ne moremo prezreti ptičjega petja ali čirikanja murnov, poleti, ko ob vodah in v močvirjih slišimo žabje regljanje ali ob morju oglušujoče oglašanje škržadov, in jeseni, ko trgateg grozdja spremljajo otožni napevi čričkov, v gozdovih pa ponekod odmeva jelenji ruk.

Niso pa vsi živalski zvoki tako priljubljeni kot ptičje petje ali čirikanje murnov ali čričkov, neugodje nam lahko vzbujajo zvoki, ki jih ob letenju povzročajo muhe, ose, komarji in druge nadležne žuželke. Toda tudi ti zvoki imajo pomen v sporazumevanju živali. Zavedati se moramo, da je to, kar brez težav slišimo, le majhen del glasov in vibracijskih signalov, s katerimi se živali sporazumevajo. Zato moramo najprej spoznati, katere možnosti za akustično sporazumevanje v širokem pomenu besede sploh obstojijo in katere so živali odkrile in razvile za komunikacijo v teku svojega filogenetskega razvoja.

Različni mediji za prenos zvoka in vibracij

Zrak

Različne vrste in skupine živali so se prilagodile na različne medije, zrak, vodo ali trdne snovi, ki imajo vsak svoje fizikalne lastnosti pri prenosu vibracij. Človek s svojimi ušesi zaznava predvsem zvok, ki se prenaša po zraku. Toda tudi tu je več možnosti. Naše uho je prilagojeno na zaznavanje spreminjanja tlaka pri zvočnem valovanju v določenem frekvenčnem območju. Pri zvočnem valovanju zraka pa zaznavanje spremembe tlaka ni edina možnost. Med zvočnim valovanjem zraka se namreč gibljejo delci zraka sem in tja in nekateri slušni organi žuželk zaznavajo to nihanje zraka in ne spremembe tlaka, ki pri tem nastajajo. To gibanje zraka, nekakšen "zvočni veter", pa je najbolj očitno pri nizkih frekvencah v bližnjem polju nekaj milimetrov ali centimetrov od oddajnika. Seveda pa morajo take žuželke imeti primerna čutila za sprejemanje takih signalov. Znan primer za to so vibracijski signali vinskih mušic, ki jih povzročajo s tresenjem kril, sprejemnik za take signale pa je tako imenovani johnstonov organ v nji-

hovich tipalnicah. Tak komunikacijski kanal ostaja "tajen", torej nedostopen za večino živali, ki bi lahko bile njihovi plenilci, saj nimajo primernih čutil za sprejem teh signalov.

Tretji slušni organi, ki so pri nekaterih vrstah žuželk razviti do skrajnih možnosti, pa zaznavajo razlike zračnega tlaka na dveh, štirih ali celo več »merilnih mestih« istega slušnega sistema. Taki organi omogočajo na primer zelo natančno določanje smeri, od koder prihaja zvočni signal, in zato pozitivno ali negativno fonotaksijo, torej gibanje ene živali proti drugi živali – viru zvoka ali stran od njega. Tako na primer murnova samica poišče smer, kjer poje samec, in najde pot do njega. To je dokazal pred mnogimi leti že slovenski pionir bioakustike Ivan Regen (1868–1947) (Gogala 2009b), sedaj pa tudi vemo, kako to zaznavanje v podrobnostih poteka.

Mnogim živalim, med drugim žuželkam, so optimalne frekvence človeškega sluha neugodne za komuniciranje, saj majhen »zvočnik« bolj učinkovito deluje pri visokih frekvencah. Zato se veliko število majhnih živali, predvsem žuželk, oglašja in sporazumeva z ultrazvočnimi signali, ki jih mi brez pripomočkov ne moremo zaznati. Zato potrebujemo posebne pretvornike, ki nam ultrazvočne signale pretvorijo v človeku slišne glasove. Pri tem imamo več možnosti, od upočasnjevanja zvokov, posnetih z ultrazvočnimi mikrofoni na posebne snemalne naprave, do delilcev frekvence in heterodinskih (mešalnih) sistemov, ki pretvorijo ultrazvočne signale v človeku slišne.

Eholokacija pri netopirjih in nekaterih drugih živalih

Frekvenčno območje ultrazvoka je koristno tudi za živali, kot so netopirji in vodni sesalci, ki se orientirajo z eholokacijo, torej z živalskim sonarjem, saj je zaznavanje odmevov, s katerimi zaznavajo sliko okolja, najbolj natančno pri visokih frekvencah zvoka.

Če so frekvence eholokacijskih glasov previsoke, so lahko ovira za ultrazvok že drobni delci v zraku, na primer prah ali vodne kapljice v megli. Tako večina netopirjev za orientacijo ponoči uporablja zvočne signale s frekvencami od 30 do več kot 100 kHz, torej daleč zunaj človeškega slušnega območja. Nekateri komunikacijski glasovi pa so lahko tudi nižji in človeku slišni.

Ta tematika bi zaslužila posebno predavanje in ustrezno poglavje, tu lahko podamo le nekaj osnovnih podatkov. Netopirji oddajajo glasne ultrazvočne klice stalne (CF) ali hitro spreminjajoče se frekvence (FM), ki jih vsaj nekatere vrste tudi natančno usmerjajo. Ti klici se odbijajo od različnih ovir in odmeve netopir z ušesi zaznava, po zakasnitvi in jakosti odmeva oceni razdaljo ovire in si tako ustvari sliko prostora tudi v popolni temi. So pa tudi vrste netopirjev, ki s svojimi občutljivimi ušesi zaznavajo glasove svojega

plena, določijo njegovo lego in ga ulovijo. Nekatere vrste nočnih metuljev in drugih žuželk, ki slišijo ultrazvočne netopirske signale, pa se pogosto uspejo umakniti nočnim plenilcem, druge neužitne vrste pa celo oddajajo svarilne klice, da se jih netopirji ne lotijo.

Voda

Medij, ki so ga zavzele nekatere skupine živali, je tudi voda. »Nem kot riba« je prispodoba, ki ne drži. Mnoge vodne živali, tudi ribe, se oglašajo in le našim slušnim organom, ki za zaznavanje glasov v vodi niso prilagojeni, in fizikalnim zakonitostim ob prehodu zvoka iz enega medija v drugega lahko pripišemo tako neustrezno primerjavo.

Mnoge ribe se oglašajo in načini proizvodnje zvoka so pri različnih skupinah rib zelo različni. Pri nekaterih delujejo posebne mišice na vzdušni mehur, da se zatrese in vzbudi vodno valovanje, pri drugih ribah so vir zvoka posebne kosti v plavutih in različic teh mehanizmov je še veliko. Mnogi akvaristi imajo v svojih akvarijih ribe, ki se oglašajo, na primer skalarke (*Pterophyllum scalare*), pa njihovih zvočnih signalov še nikoli niso slišali. Bolj znani so progasti godrnjavčki (*Trichopsis vittatus*) iz skupine labirintovcev, ki so tako glasni, da se jih sliši celo iz akvarija. Za uspešno prisluškovanje vodnim organizmom potrebujemo hidrofone, po navadi piezoelektrične pretvornike, ki nam odprejo okno v svet podvodnih zvokov.

Če potopimo hidrofona v morje, po navadi najprej zaslišimo glasno pokanje, ki ga povzročajo predvsem majhni rakci, kozice strelke iz rodu *Alpheus*. Pok, ki ga povzročajo s posebej prilagojenimi kleščami, je pri nekaterih vrstah tako močan, da lahko omami tudi plen. Vendar ti raki niso edini, ki se oglašajo.

So pa tudi žuželke, ki večino časa preživijo potopljene v vodi. To so na primer hrbtnoplovke, veslavke, kozaki, potapniki in še več drugih vodnih stenic in hroščev. Vsi bioakustično še niso dobro raziskani, za večino pa velja, da imajo okoli telesa plašč zraka, slušni organ pa je bobničast in pravzaprav zaznava zračni zvok. Od živali do živali se zvok prenaša po vodi, kjer ima precej večjo hitrost, nato pa vzbudi v zračnem plašču oziroma mehurčku okoli živali spet vibracije oziroma spreminjanje tlaka, saj je voda tako rekoč nestisljiva, zrak pa je. In te spremembe tlaka zaznavajo slušni organi vodnih žuželk.

Druge živali, kot so vodni drsalci, živijo le na vodni gladini in ne v samem vodnem mediju. Torej so za njih pomembna valovanja vodne gladine in ne prenos zvoka skozi vodo. Če vržemo v vodo kamen, ta ob padcu na vodno gladino sproži koncentrično površinsko valovanje, ki se širi na vse strani in pojema z oddaljenostjo. Vodni drsalci se pogosto hranijo z žuželkami, ki padejo v vodo, zato je tak signal za njih pomemben. Vendar vsaj nekatere vrste teh žuželk tudi

same z nogami prožijo vodno valovanje z značilno frekvenco in ritmičnim vzorcem, ki pa ima signalni pomen. S tem privabljajo samice in označujejo svoj teritorij (na primer tropski drsalci rodu *Rhagadotarsus*).

Tudi žabe se večinoma oglašajo, ko ležijo na vodni gladini, toda zvok oddajajo in sprejemajo predvsem po zraku. Vsaj pri nekaterih vrstah pa so pomembni tudi zvočni komunikacijski signali, ki jih žabe oddajajo in tudi sprejemajo pod vodo.

Oglašanje in ehelokacija pri vodnih sesalcih

Najbolj znani po svojem oglašanju v vodnem mediju pa so vodni sesalci. Tu mislim predvsem na kite in delfine, čeprav tudi razni tjunlji in morske krave niso nemi. Neverjetni napevi kitov so vgrajeni v številne skladbe in tudi izbrani posnetki njihovih naravnih napevov najdejo veliko poslušalcev. Toda najverjetneje je še bolj zanimiva zvočna orientacija teh živali, ehelokacija, podobna tisti pri netopirjih. Netopirji so razvili svoj sonar zaradi nočnega načina življenja, pri delfinih in kitih pa je tudi vidljivost v vodi pogosto zelo omejena. Ker morajo te živali hrano za uspešno življenje zaznati tudi pri slabi vidljivosti, se je pri njih ehelokacija razvila do take stopnje, da prekaša celo sonar netopirjev. Delfini pri ehelokaciji oddajajo serije pokov, ki se odbijajo od predmetov v vodi, predvsem od predmetov z drugačno gostoto, zračnih mehurjev, kosti, skal in podobno. Tako bolje »vidijo« ribje vzdušne mehurje in kosti kot pa obliko ribe ... Precej nenavaden svet! Ker imajo poki delfinov širokopasovni spekter, na različnih predmetih pa se vse frekvence ne odbijajo enako, dobijo tako ti vodni sesalci tudi informacije o strukturi in površini predmetov.

Frekvenčni razpon glasov delfinov in kitov je izjemno velik, pri kitu grbavcu (*Megaptera novaeangliae*), ki je lansko leto obiskal tudi Slovenijo, segajo od najnižjih frekvenc, ki jih tudi mi še zaznavamo, daleč v ultrazvok. Sinji kit, največja žival na Zemlji, se sporazumeva z zelo nizkimi infrazvočnimi signali (okoli 20 Hz), ki lahko potujejo brez večjih izgub na velike razdalje.

Trdne snovi

Še bolj zapletene so razmere pri živalih, ki uporabljajo za medij vibracijskega sporazumevanja trdno podlago. V trdnih snoveh poznamo dve osnovni vrsti valovanja, longitudinalno in transverzalno, na mejnih površinah z zrakom (ali tudi vodo), še posebej pri predmetih ploščate, paličaste ali še bolj zapletene oblike, kot so na primer stebila ali listi, pa nastane vrsta različnih valovanj, od površinskih, upogibnih do torzijskih (Michelsen *et al.* 1982, Virant Doberlet in Čokl 2004). Kljub tem zapletenim razmeram mnoge živali, predvsem žuželke in pajkovci, uporabljajo ta medij za komunikacijo in druge življenjsko pomembne funkci-

je, na primer za iskanje plena. Mnoge živali so vezane na rastline določene vrste, ki imajo svojo značilno obliko in strukturo ter tudi različne resonančne lastnosti.

Vsekakor bo marsikdo podvomil, ali lahko vibracijske signale, torej tresljaje podlage, obravnavamo v poglavju o bioakustiki. Vendar v živalskem svetu ni ostrih meja med različnimi tipi valovanja in različnimi mediji. Zavedati se moramo, da zvok, ki se širi po zraku, vzbudi vibracije tudi v vodi ali v trdnih snoveh in obratno. Od čutil in njihove specializacije pa je odvisno, katero oziroma kakšno valovanje živali zaznavajo in kakšen je njihov komunikacijski medij. Če na primer poslušamo vrstno značilne vibracijske napeve različnih vrst žuželk, na primer stenice iz družine Cydnidae (Gogala 1997, Drosopoulos in Claridge 2006), seveda za naša čutila kot zračni zvok prek zvočnikov, nas intuitivno ne bo težko prepričati, da bistvenih razlik v primerjavi z napevi vrst, ki komunicirajo po zraku, ni. Za snemanje vibracijskih signalov potrebujemo posebne pretvornike. Najcenejši so gramofonske glave, ki jih povežemo s substratom, na primer rastlinskim stebлом, na katerem se nahajajo živali, ki oddajajo vibracijske napeve, uporabne so tudi slušalke, uporabljene kot kontaktni mikrofoni, na katere položimo živali, ki jim želimo prisluškovati. Najboljši pa so razni elektromagnetni, predvsem pa laserski vibrometri, ki zaznavajo tresljaje optično, brez dotika in tako ne spreminjajo vibracijskih lastnosti podlage, na kateri se gibljejo in pojejo živali.

Raznolikost tipov valovanj, ki se tudi ne širijo po trdnih snoveh z enako hitrostjo, omogoča nenavadne možnosti orientacije in cenitve razdalje vira zvočnega valovanja v prostoru. To so s poskusi že pred leti ugotovili ameriški raziskovalci Brownell in sodelavci (Brownell in Farley 1979, Brownell in van Hemmen 2000), ki so raziskovali čutilne sposobnosti in zaznavanje plena pri puščavskih škorpijonih. Ker imajo škorpijoni dva sistema čutil za zaznavanje longitudinalnih in počasnejših površinskih vibracij v pesku, lahko po zakasnitvah istega tipa vibracij na posameznih nogah zaznajo, v kateri smeri je njihov plen, na primer puščavski ščurek, po zakasnitvah med obema tipoma valovanja pa lahko škorpijon določi tudi oddaljenost plena. Pri tem moram omeniti, da se ti ščurki večinoma gibljejo skriti v pesku in jih škorpijon z drugimi čutili, na primer z očmi, ne more zaznati.

Možnost zaznavanja oddaljenosti vira valovanja je v načelu možna tudi pri upogibnih valovanjih v strukturah, kot so rastline in njihovi organi. Pri upogibnih valovanjih se namreč vibracije različnih frekvenc širijo po mediju z različnimi hitrostmi (Michelsen *et al.* 1982), in to bi lahko bila osnova za ocenjevanje vira vibracijskega signala.

Velika raznolikost je tudi v tem, kako živali proizvajajo vibracijske signale in kako se ti signali prenašajo na podlago. Znani so primeri trkanja ob podlago, na primer vrtnice

(Plecoptera) ali nekateri hrošči, ki živijo v lesu, pri mnogih pa se vibracije telesa prenašajo na podlago prek nog, na primer pri škrljatkah (Fulguromorpha in Cicadomorpha) in večini stenic (Heteroptera).

Kaj nam lahko povedo bioakustična raziskovanja

Raziskovanje sveta živalskih zvokov je mikavno že samo po sebi, obenem pa omogoča spoznavanje mnogih drugih življenjskih pojavov. Sodobne digitalne naprave za snemanje zvoka ali vibracij omogočajo visoko kakovost snemanja tako v človeku slišnem območju kot tudi v ultrazvoku. Tako lahko s poslušanjem, snemanjem in analizo zvočnih posnetkov ocenjujemo biotsko raznovrstnost nekega prostora. Samo za primer, mnogokrat slišimo značilen napev kobilarja, toda kolikokrat ga tudi vidimo? In dostikrat se ljudje na počitnicah pritožujejo nad glasnim cvrčanjem škrljadov, ko pa si zaželi videti povzročitelja tega hrupa, imajo s tem zaradi varovalnih barv teh žuželk nemalo težav. Torej lahko navzočnost mnogih vrst, ki oddajajo zvočne signale – ptic, dvoživk, žuželk, pa tudi sesalcev –, veliko lažje ugotovimo s poslušanjem ali snemanjem njihovih glasov kot s samim opazovanjem ali drugačnim vzorčenjem.

Analiza živalskih glasov nam včasih odkriva tudi nove, prej nepoznane vrste, ki se po svoji obliki, barvi in drugih značilnostih komaj kaj razlikujejo med seboj. Tako je na primer J. A. Scopolio med svojim službovanjem v Idriji odkril in opisal gorskega škrljada (*Cicadetta montana*), za katerega so še pred 20 leti priznani strokovnjaki trdili, da je to ena vrsta, razširjena od Velike Britanije do Vzhodne Evrope in še naprej po Aziji. Ko sem se s kolegi lotil raziskovanja napevov teh škrljadov, smo kmalu ugotovili, da marsikateri med njimi ne pojejo tako, kot bi »moral«, temveč imajo zelo različne napeve. Najprej smo kot novo vrsto prepoznali makedonskega škrljada (*Cicadetta macedonica*), francoski kolegi so po drugačnem napevu opisali pirenejskega škrljada (*C. cerdaniensis*) in kasneje je v le nekaj letih naraslo število teh gorskih škrljadov na 13 ali 14 (Gogala 2008a). Ker so si med seboj izjemno podobni, je zaenkrat poleg značilnega zvočnega vzorca edino še genska analiza zanesljiv znak za prepoznavanje in razločevanje tega kompleksa sorodnih in podobnih vrst.

Polno presenečenj je tudi raziskovanje čutil za zaznavanje zvoka in vibracij in posledično razumevanje celotnega mehanizma komunikacije in orientacije posameznih vrst živali. Še posebej zanimivo je v okviru bioakustike raziskovanje ehološke tako pri vodnih kot tudi kopenskih predstavnikih takih živali. Tu se tehnika lahko še mnogo nauči od živali, zato take raziskave v nekaterih državah podpirajo tako civilne kot tudi vojaške organizacije. Upo-

raba radarjev in sonarjev ima mnogo problemov, ki so jih živali že davno rešile.

Na koncu naj omenim še posnetke zvokov iz narave, ki jih ljudje radi poslušajo kot nekakšno glasbo. Ponekod gredo nosilci zvoka s takimi posnetki prav dobro v prodajo. Že pred leti je bila velika vinilna LP-plošča z zvoki grbavega kita avtorja Paynea knjižna uspešnica v ZDA, podobne zgoščenke (CD-plošče) z naravnimi posnetki ptičjih, žuželčjih in drugih živalskih glasov so izdali številni drugi avtorji in nekaj malega smo poleg povsem strokovnih plošč z zvoki posameznih živali prispevali pred leti tudi v Prirodoslovnem muzeju Slovenije, kjer lahko najdemo tudi izvirne posnetke glasov ptičev, žab dr. Tomija Trilarja in posnetke škrljadov (Cicadidae). Večina ljudi je že tako odtujena naravi in njenim glasovom, da je taka plošča, včasih dopolnjena še z glasbeno spremljavo umetnika, lahko pravo razodetje.

NEKAJ IZBRANIH VIROV

- Bioakustika v Wikipediji: <http://en.wikipedia.org/wiki/Bioacoustics>.
- Brownell P. H., Farley R. D. (1979): Prey-localizing behaviour of the nocturnal desert scorpion, *Paruroctonus mesaensis*: orientation to substrate vibrations. *Anim. Behav.* **27**, pp. 185–193.
- Brownell P. H., van Hemmen J. L. (2000): *How the Sand Scorpion Locates Its Prey*. (<http://www.t35.physik.tu-muenchen.de/research/scorpion.html>).
- Drosopoulos S., Claridge M. F. (ur.) (2006): *Insect Sounds and Communication; Physiology, Behaviour, Ecology, and Evolution*. CRC Press.
- Gerhardt C. H., Huber F. (2002): *Acoustic communication in insects and anouans: common problems and diverse solutions*. University of Chicago Press.
- Gogala M. (1994): Sosledje zvokov v Belumskem pragozdu. *Proteus* **55**(5): 192–197.
- Gogala M. (1997): Med bioakustiko in glasbo. *Muzik. zb.* **33**: 5–21.
- Gogala M. (2008a): Scopolijeva "Cicada montana" je do danes dobila več kot deset sestrskih vrst škrljadov. *Idrijski razgledi* **53**(1-2): 53–58.
- Gogala M. (2008b): Pionir bioakustike Ivan Regen in njegova zapuščina. V: Fabjančič M., Merhar D., Samec D., Koman D. (ur.): *Sedemdeset let Biblioteke Slovenske akademije znanosti in umetnosti*, (Biblioteka, 13). Ljubljana: SAZU: 237–261.
- Hill P. S. M. (2008): *Vibrational Communication in Animals*. Cambridge, Harvard University Press.
- Hopp S. L., Evans C. S. (1998): *Acoustic communication in animals*. Springer Verlag, New York.
- Mednarodni bioakustični svet (International BioAcoustic Council - IBAC): <http://www.ibac.info>.
- Michelsen A., Fink F., Gogala M., Traue D. (1982): Plants as transmission channels for insect vibrational song. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **11**: 269–281.
- Trilar T., (2010): Predavanje v Prirodoslovnem muzeju Slovenije, http://videlectures.net/pms2010_trilar_rzg/.
- Virant Doberlet M., Čokl A. (2004): Vibrational communication in insects. *Neotropical Entomology* **33**(2): 121–134.

Matija Gogala je doktoriral na ljubljanski univerzi leta 1964. Od leta 1961 do 1987 je delal kot asistent, docent in redni profesor za fiziologijo živali na Biološkem oddelku Biotehniške fakultete. Nato je služboval do konca leta 2001 v Prirodoslovnem muzeju Slovenije, zadnja dva mandata kot direktor. Član Slovenske akademije znanosti in umetnosti je od leta 1991, v letih 2002 do 2008 je bil glavni tajnik, sedaj pa je podpredsednik te ustanove. Njegova glavna področja raziskovanja so bila fiziologija čutil, orientacije in komunikacije žuželk, s poudarkom na ultravijoličnih čutilih metuljčnic in bioakustiki kljunatih žuželk (Hemiptera). V zadnjih letih se predvsem posveča sistematiki škržadov z bioakustičnim pristopom.

Matija Gogala got his PhD in 1961 at the University of Ljubljana. He worked at the Biology Department of the Biotechnical Faculty in Ljubljana in various positions and finally as professor of animal physiology between 1961 and 1987. Thereafter he served at the Natural History Museum, during last two terms as a director. He is a member of Slovenian Academy of Sciences and Arts since 1991, between 2002 and 2008 he was a Secretary General and is now Vice-President of this institution. His main research was devoted to the sensory physiology, orientation and communication of insects with emphasis on ultraviolet vision in owlflies and bioacoustics of Hemiptera. Recently he is mainly investigating cicadas with bioacoustic approach.

Cena altruizma – nesebičnosti in meje znanstvenega raziskovanja *The Price of Altruism, and the Limits of Scientific Inquiry*

Oren Harman

Univerza Bar Ilan (*Bar Ilan University*), Izrael
harman@vms.huji.ac.il



Povzetek

Izvor prijaznosti je skrivnost. Od kod prihajata dajanje in altruizem: sta podedovana na krilih naravne selekcije – darilo, ki smo ga dobili s počasnim napredovanjem evolucije od požrtvovalnih ameb, nesebičnih pingvinov in skrbnih pavijanov? Ali je altruizem unikatna oplenitev, enkratni primer človeškega zmagoslavja nad surovostjo narave? Darwin ga je poimenoval največja uganke in vse odlej se jo misleci trudijo razvozlati.

In skrivnost te uganke je naslednja: če je evolucija proces preživetja najboljših in je altruizem vedenje, ki zmanjšuje sposobnost preživetja (fitnes), zakaj lahko odkrijemo altruistično vedenje vsepovsod v naravi? Biološki altruizem je definiran s posledico dejanja: če ameba deluje tako, da pri tem zmanjša lastno sposobnost preživetja, a s tem omogoči boljšo možnost preživetja drugi amebi, je ta ameba altruist (pri mnogih vrstah teh enoceličnih organizmov poznamo primere, ko se na članica kolonije ameb v težkih razmerah žrtvuje za preživetje drugih članov kolonije tako, da zgradi iz svojega telesa steblo, po katerem lahko preostanek kolonije spleza in se izpostavi vetru, da jih ta reši in odnese v primernejše okolje, medtem ko njihova rešiteljica umre). Človeški ali psihološki altruizem je drugačen. Vedno izhaja iz namena: če bom pomagal stari gospe prečkati cesto, ker si obetam, da se me bo spomnila v svoji oporoki, potem sem vse kaj drugega kot svetnik. Pa kljub temu, ali obstaja kakšna vez med altruističnim dejanjem amebe in altruizmom pri ljudeh? Kajti tako kot vedenje miniaturne kreature brez možganov so tudi možgani, ki nam ljudem omogočajo nesebična dejanja, rezultat evolucije.

Vse od Darwina, pravzaprav vse od Adama in Eve, smo poskušali razrešiti te uganke. Še posebej nas zanima, ali pravi, resnični altruizem dejansko obstaja. Nekateri pravijo: »Popraskaj altruista in poglej, kako bo egoist zakraval«. Albert Schweitzer? Mati Tereza? Vojak, ki skoči na

granato, da bi rešil soborca? Žrtvovanje, zavedno ali ne, vedno izhaja iz prikritih motivov, pravijo ciniki.

Zgodovina nas uči, da pogosto podležemo t. i. »naturalistični zmoti«, kot jo je poimenoval Hume – ko zamenjamo tisto, »kar je«, s tistim, »kar bi moralo biti«. To je pomembno, ko govorimo o altruizmu, ker je znanost od Darwinovih časov naprej ponudila mnoge razlage evolucije (sposobnosti) požrtvovalnega vedenja. Ena od teh je nepotizem: večja ko je genetska sorodnost, večja je tudi možnost altruističnega vedenja med ljudmi. Druga je logika recipročnosti: popraskal te bom po hrbtu, če boš ti kasneje mene. S tem je povezano tudi zaupanje: če ne zmorem sporočiti drugim, da mi lahko zaupajo, potem mi v svetu, ki temelji na sodelovanju, ne po uspeho. Takšne razlage zadovoljijo skeptike, ki gradijo na logiki egoizma. In če je to vse, kar pokažejo modeli teorije igre in populacijskogenetski modeli, potem je prava dobrohotnost morda res samo nerealistična fantazija. In bolj usodno, če nas je takšno obnašanje pripeljalo do tu, potem je to tisto, kar bi nam moralo kazati tudi pot naprej.

150 let poskusov razvozlati skrivnost altruizma nas lahko nauči veliko o tem, kako si lahko ideologija utre svojo pot v znanstvene raziskave. Začenši z debato med Darwinovim buldogom, Thomasom Henryjem Huxleyjem, in ruskim anarhističnim princem Petrom Kropotkinom nam zgodovina pripoveduje zgodbo o neposrednih stikih in medsebojnih vplivom med socialno, politično in znanstveno mislijo. Teorije altruizma in sodelovanja so bile vedno tesno povezane z razumevanjem morale in socialnih posledic tega razumevanja pri znanstvenikih, pa bodisi je šlo za ekologe iz Chicaga, ki so delovali med 1920 in 1940 in zagovarjali selekcijo skupin in t. i. superorganizem v časih, ko je fašizem divjal po Evropi, bodisi za Johna von Neumanna in duhovne očete teorije igre, ki so promovirali prepričanje o skrajni sebičnosti ključnega dejavnika uspešnosti (ang. maximizing agent), ko so modelirali igre v svojih vrtljivih foteljih na RAND-u.

Znanstvenik, ki je naredil več kot kateri koli drugi pri svojih poskusih, da bi rešil skrivnost altruizma, je pozabljeni genij George Price. Price je sodeloval, na neki način bolj forestgumpovsko, pri projektu Manhattan, v Bellovih

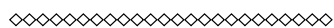
Henry Huxley, and the Russian anarchist prince Peter Kropotkin, the history of such attempts tells a story of direct contact, and mutual interplay, between social, political and scientific thought. Whether it is the Chicago ecologists of the 1920s through 1940s, arguing for group selection and the “superorganism” as Fascism tore through Europe, or John von Neumann and the progenitors of Game Theory touting a belief in the utter selfishness of the “maximizing agent” as they modeled games on their swivel chairs at RAND, theories of altruism and cooperation have been closely linked to scientists’ own understanding of the moral good and its social consequences.

One of the scientists who did more than any one else to help solve the mystery of altruism is a forgotten genius named George Price. Price had worked, Forest Gump-like, at the Manhattan Project, Bell Labs, IBM, as a cutting edge oncologist and a cold war pundit. Intent, following a breakdown, on solving the mystery of the origin of altruism, Price traveled in the late 1960s from America to England and within a very short time penned an equation that later would carry his name. It was a mesmerizing treatment of the dynamics of natural selection, providing, among other things, a powerful framework for understanding altruism. Soon he came to believe that if sacrifice could be explained by mathematics, it was never really what it seemed. Selflessness was always interested – this is what his equation seemed to say. Unable or unwilling to accept this, Price descended on the homeless of London like an angel, determined to beat the very math he had constructed. In

the end, having given away all his possessions, he became a homeless derelict himself, committing suicide in a cold London squat in 1975.

Science is a powerful tool for understanding the world. Neurogenetics and fMRI studies are showing today that kindness may be located in our genes and in particular parts of our brain. Coupled to animal behavior studies, brain damage studies, evolutionary psychology logic, and mathematical modeling, they are supposedly pointed in the direction of cracking the altruism mystery. But precisely because of this, we need to remember the fate of George Price. For by falling into naturalism, Price crossed not only Hume but also Ludwig Wittgenstein. “Even if all possible scientific questions be answered”, the twentieth century philosopher wrote, “the problems of life have still not been touched at all. Of course there is then no question left, and just this is the answer”.

In this presentation, I will use the story of George Price and the “Price equation” to talk about how teachers might think about teaching the evolution of altruism in the classroom. Issues that will be discussed include the naturalistic fallacy and the bias of originalism. For however some would like it otherwise, the kinds of problems science is equipped to answer will never be able to provide the deep answers we seek when we think about mysteries like love or kindness. Whether it’s an evolutionary inheritance or a cultural construction, this sobering truth is both our legacy and our challenge.



Oren Harman je predstojnik podiplomskega študijskega programa Znanosti, tehnologije in družbe na Univerzi Bar Ilan. Študiiral je zgodovino in biologijo na Judovski univerzi v Jeruzalemu (Hebrew University) ter v Oxfordu in na Harvardu. Je zgodovinar biologije in pisatelj. Uči evolucijsko teorijo, o medsebojnih vplivih med znanostveno, socialno in filozofsko mislijo in pisateljjevanje. Še posebej ga zanima primerjava transcendence naravnih zakonov s krhkostjo in posebnostjo minljive človeške izkušnje. Napisal je knjige *The Man Who Invented the Chromosome* (Harvard, 2004), *Rebels, Mavericks and Heretics in Biology* [z Michaelom Dietrichom] (Yale, 2008), in *The Price of Altruism* (W. W. Norton, 2010) (Bodley Head/Random House, 2010). Redno objavlja v ameriški politični reviji *The New Republic* in je soustvarjalec izraelske dokumentarne serije »Did Herzl Really Say That?«, ki je bila nominirana za oskarja. Njegova dela so izšla v revijah *The New York Times*, *The London Times*, *Nature*, *Science*, *The Economist*, *Forbes*, *New Scientist*, *Times Higher Education*, *Discover*, *The Huffington Post* in mnogih drugih. Odrasel je v Jeruzalemu in sedaj živi v Tel Avivu.

Oren Harman is the Chair of the Graduate Program in Science, Technology and Society at Bar Ilan University. He was trained in history and biology at the Hebrew University, Oxford, and Harvard, and is a historian of biology and a writer. He teaches evolutionary theory, the interplay between scientific, social, and philosophical thought, and writing. He is especially fascinated by the juxtaposition of the transcendence of nature's laws with the frailties and peculiarities of the transient human experience. His books include *The Man Who Invented the Chromosome* (Harvard, 2004), *Rebels, Mavericks and Heretics in Biology* [with Michael Dietrich] (Yale, 2008), and *The Price of Altruism* (W.W. Norton, 2010) (Bodley Head/Random House, 2010). He is a frequent contributor to *The New Republic*, and the co-creator of the Israeli Oscar-nominated documentary series „Did Herzl Really Say That?“. His work has been featured in *The New York Times*, *The London Times*, *Nature*, *Science*, *The Economist*, *Forbes*, *New Scientist*, *Times Higher Education*, *Discover*, *The Huffington Post*, and many others. He grew up in Jerusalem and now lives in Tel Aviv.

O dvojni rabi biologije in medicine: žlahtnjenje človeka *Dual use of biology and medicine – 'human enhancement'*

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



Abstract: Human enhancement with the aid of medicine may, with advancement of technologies, present not only new challenges but also increasingly disturbing ethical doubts. Among these is the use of high-tech medicine for non-medical purposes, the gradual increase in the prevailing standards of individual appearance and physical abilities, as well as discrimination against those who cannot afford the costly procedures. There is also the seriously controversial possibility of genetic manipulation. The use of drugs enhancing attention, cognition and memory of healthy people in order to improve their working and learning abilities is increasingly widespread. It is important to recognize the ethical limitations of human enhancement in order to avoid far reaching undesired consequences.

Povzetek

Med vsemi znanostmi največkrat napovedujejo biologiji in medicini, da bosta zaznamovali sedanje stoletje. Zagon jima je dala vrsta velikih dosežkov ob koncu prejšnjega in začetku tega stoletja. Naj omenim samo razvozlanje človeškega genoma, odkritje matičnih celic, prve korake sintetične biologije. Mnoga odkritja bodo koristna pri zdravljenju težko zdravljivih bolezni. Mnoga pa naj bi bila uporabljena za izboljševanje lastnosti sicer zdravih ljudi, za večanje ali spreminjanje njihovih obstoječih sposobnosti in celo za pridobivanje povsem novih. Še tretja pa utegnejo postati nevarna orožja v rokah vojske ali teroristov. Tega zadnjega prispevek ne bo obravnaval, čeprav je prav tu največ nevarnosti zlorab.

Gre torej za izkoriščanje opazanj in odkritij v biologiji. Na področju poljedelstva in živinoreje je takšno prizadevanje staro toliko kot ti dve dejavnosti. Že pred Gregorjem Mendlom so bile nekatere zakonitosti dedovanja opažene in uporabljene za selekcijo in žlahtnjenje kulturnih rastlin in živali za hrano, šport, v okrasne namene in za zabavo.

Celo na področju razmnoževanja človeka so tu že stari poskusi vplivanja na lastnosti potomstva, tako načrtni kot nezavedni. Dekleta od nekdaj privlačijo veliki in krepki fantje, nekatera izbirajo tudi bolj sposobne ali bolj inteligentne. V času nacizma je tekel zloglasni program Lebensborn, od države organizirano parjenje arijskih mladeničev in deklet, katerih potomci naj bi sestavljali prihodnjo

nemško vojaško in vodstveno elito. V isti dobi se je začelo prvo množično izločanje nezaželenih dednih lastnosti iz populacije. Državni program evtanazije z oznako T4 je zahteval življenja 70 do 100 tisoč nemških invalidov, duševnih bolnikov in razvojno zaostalih otrok. Obenem je bil uvod v 'končno reševanje judovskega vprašanja'.

Nekaj novega pa je uporaba vrhunske tehnologije. Začela se je z dopingom v športu, nadaljuje pa se z izbiranjem darovalcev gamet za isto-, morda tudi raznospolne pare, ki nimajo medicinskih problemov s plodnostjo. Seznam želja je dolg. Ne govorim o izogibanju resnim dednim boleznim. Gre za želje po drugih lastnostih otrok in potomstva. Med njimi so spol otroka, barva las in oči, morda tudi kože, privlačna zunanost, visoka in čedna postava, nadarjenost za razne športe, za razne umetnosti, bistroumnost, morda tudi čustvena inteligentnost.

Na trg pa prihajajo nove ponudbe. Med prvimi so genska presejanja glede na nagnjenost k raznim dednim boleznim in slike genoma. Na razpolago je tudi vse več zdravil za zdrave. V pripravi je še cela vrsta drugih možnih izboljšav.

Na širšem polju dvojne rabe biologije in medicine za namene žlahtnjenja niso vse v resnem nasprotju z etiko. To velja tudi za nekatera prizadevanja, da bi okrepili eno ali drugo cenjeno lastnost ali sposobnost, da bi polepšali zunanost ali izboljšali razpoloženje.

Preden pa se lotimo etičnega razglabljanja o teh početjih, je treba nekoliko opredeliti etiko. Najprej se moram ogra-

diti od tako imenovane utilitarne ali praktične etike. Zastopniki te nove smeri so zavzeli stališče, radikalno nasprotno klasični etiki. Svoje poglede na medicino žlahtnjenja je nedavno predstavil Julian Savulescu, predstojnik Centra za praktično etiko v Oxfordu. Savulescu je znan po tem, da ne priznava pravice do ugovora vesti v medicini, češ, da zanj v modernem zdravstvu ni prostora. Podobno meni o vrednotah, na katerih temelji medicina, saj so »vrata v Pandorino skrinjico idiosinkratičnega, nestrpnega in diskriminatornega« ravnanja. Zastopniki utilitarne etike želijo odpraviti koncept človeškega dostojanstva, čeprav na njem temeljijo človekove pravice. Pravico do dostojanstva (in iz tega izvirajoče pravice) naj bi priznali samo razumnim ljudem, ki se zavedajo samih sebe. (Ker takega zavedanja otroci pred 2. letom starosti praviloma niso zmožni, naj po mnenju enega od filozofov te smeri ne bi imeli pravice do varstva svojega življenja.) Raba znanosti in medicine za žlahtnjenje naj ne bi bila samo človekova pravica, ampak celo njegova moralna dolžnost. Kot pravico bi jo morali vpisati v Deklaracijo Združenih narodov o temeljnih človekovih pravicah in svoboščinah. Celotno človeštvo stremi k izboljšanju – to je temelj izobraževanju, zdravstvu, skrbi za družbeno in naravno okolje. Celotno tradicionalni etiki ne nasprotujejo predrojnemu genetskemu preiskavam. Zakaj bi se torej branili žlahtnjenja? Tako menijo praktični etiki, ki se med drugim zavzemajo tudi za vsajanje možganskih dražilnikov, s katerimi bi popravljali razpoloženje in zbujali občutja sreče. Upajo, da bi podobno lahko dosegli z vsajanjem matičnih celic, ki bi izločale nevronske prenašalne snovi po izpostavitvi posebnim dražljajem, npr. svetlobi določenega spektra. Vsajanje gensko spremenjenih matičnih celic bi bil način za pridobivanje ali žlahtnjenje posebnih lastnosti. To je na živalih že uspelo. Tako imenovana miš maratonka (*marathon mouse*) lahko preteče 10-kratno normalno razdaljo. Nedebeleča se miš (*anti-obesity mouse*) se tudi ob izjemno bogati hrani ne redi. »Doogie miš« (*doogie mouse*) je nenavadno učljiva. Garaška opica (*hard working monkey*) kaže način, kako priti do produktivnejše delovne sile. Tako bi že obstoječe znanje lahko pomembno koristilo človeštvu, če bi ga le hoteli uporabiti. S povečanjem povprečnega IQ-ja populacije za samo 3 točke bi menda povečali gospodarsko rast in zmanjšali revščino za 25 %. Savulescu navaja jodiranje soli in dodajanje vitaminov hrani kot sprejeti metodi žlahtnjenja (kar je seveda močno sporno), gre pa še korak naprej in meni, da je treba normalno biologijo človeka prepoznati kot oviro, ki jo moramo popraviti ali zamenjati.

Vse to zveni ne samo utopično, ampak je tudi škodljivo in nevarno. Eden od ugovorov je, da bi bile tudi neoporečne metode žlahtnjenja dostopne samo majhnemu številu bogatih in privilegiranih, razlike med ljudmi pa bi se še povečale. Praktični etiki odgovarjajo, da mnogi ljudje nimajo

dostopa niti do bolj temeljnih človekovih pravic. Tipičen moralno sprevržen argument te vrste etike!

Pred poldrugim desetletjem je genska tehnologija optimistično obetala pomembne terapevtske in evgenične posege v človeški genom. Govorilo se je ne samo o zdravljenju dednih bolezni, ampak tudi o izboljševanju normalnih podedovanih lastnosti. Zdelo se je povsem uresničljivo, da bodo starši svojim prihodnjim otrokom izbrali zaželene lastnosti z menija. Še vedno je zanimivo brati razmišljanja svobodomiselnih filozofov, ki so se veselili novih možnosti in se postavljali v bran pravici do svobodne izbire. Pisali so o etiki kozmetične genetike in jo primerjali z moderno lepотно kirurgijo. Navdušenje nad predlagano novo rabo genske tehnologije je dalo povod za premislek o *sedanji* kozmetični kirurgiji. Nedavna študija je razkrila, da je 60 % žensk in 40 % moških nezadovoljnih s svojo zunanostjo. Mnoge ženske razmišljajo o večji estetski operaciji in številne jo ne glede na tveganja tudi prestanejo, da bi se približale veljavni lepotni normi družbe. Nagrajene so z večjim samospoštovanjem in samozavestjo. Tudi na ljudi okrog sebe naredijo boljši vtis – videti so sposobnejše, bolj vredne zaupanja. Torej se je vse skupaj dobro izšlo ne glede na to, da lepotni standard ni niti primeren, niti razumen, niti pravičen.

Za vsem tem pa je večja, manj svetla slika. Estetska kirurgija spoduja in uveljavlja škodljiv koncept normalnosti. Posebno ženske so žrtve pritiskov nove kulture. Narobe bi bilo, ko bi jih imeli za neumnice, ki se pustijo zapeljati v estetske operacije samo zaradi zahtev prevladujočega modnega okusa. Kot pravi Cathy Davis, feministična publicistka, ženske izberejo manjše zlo: rajši dosežejo lepotni standard, kot da bi postale njegova žrtev. Mnoge se dobro zavedajo krivičnosti norm o zunanosti. Operacijo vidijo kot izbiro, ki je vredna obžalovanja in je problematična, a je razumna.

Podobno ali še bolj problematično je žlahtnjenje delovanja možganov. Anjan Chatterjee imenuje to kozmetična nevrologija. Pred njo svari, a pričakuje, da bo kmalu postala podobno sprejemljiva, kot je danes kozmetična kirurgija. *Nevropospeševalci* so zdravila, ki bodo po mnenju komentatorja v časopisu New Yorker zaznamovala našo dobo. Amfetaminu podobne spodbujevalne snovi, ki so v omejeni rabi pri otrocih z moteno pozornostjo in hiperaktivnostjo, in modafinil, zdravilo za narkolepsijo (bolezensko potrebo po spanju), se zdaj uporabljajo za izboljšanje normalnih sposobnosti spoznavanja in razumevanja ter za večjo čuječnost pri ljudeh, ki so nadpovprečno zaposleni in delavni, da bi bili še bolj nadpovprečno zaposleni in delavni.

V anketi med 1400 bralci znanstvene revije Nature je eden od petih priznal, da ostri svojo pozornost in zbranost ter bistri svoj spomin z Ritalinom in Provigilom, kot se ime-

nujeta dve od omenjenih zdravil. Večina anketiranih je sodila, da bi moralo biti odraslim dovoljeno, da jemljejo nevropospeševalce za nezdravstveni namen, in 69 % jih je menilo, da so blagi stranski učinki sprejemljivi. Večina je sicer rekla, da takih zdravil ne bi smeli dajati otrokom brez medicinske potrebe, vendar je tretjina priznala, da bi se čutili pod pritiskom, če bi izvedeli, da to počno drugi starši. V neki drugi reviji je eden od bralcev potožil, da je njegov sodelavec, vzhajajoča zvezda v podjetju, s pomočjo modafinila, nabavljene brez recepta, delal 'nore nočne nadure'. »Šef pa se je zdaj spravil name, ker nisem tako produktiven.«

Danes sta gesli dneva tekmovanje in konkurenčnost. Prednost bistrejšega, ki rabi manj spanja in se hitreje uči, je vse očitnejša in vse pomembnejša. Chatterjee napoveduje, da se bodo nekateri nevrologi kmalu prelevili v *svetovalce za kakovost življenja*. Stranke bodo seznanjali z dejstvi; vendar jim ne bodo svetovali, ampak bodo odločitve prepuščali njim. Tržišče je že tu. Uporabniki bodo starajoči se ljudje, ki se ne morejo sprijazniti z upadanjem svojega spomina, zaščitniški starši, ki želijo otrokom omogočiti vsakršno dosegljivo prednost, in uslužbenci v ozračju obsedenosti z učinkovitostjo.

Po Barbari Sahakian, klinični nevropsihologinji iz Cambridgea, bo želja po pospeševanju spoznavnih sposobnosti in razuma enako močna, če ne močnejša od želje po lepoti in spolni privlačnosti. »*Lahko da smo zdravi in odlično funkcioniramo, vendar zelo redko res funkcioniramo po svojih najboljših sposobnostih.*« Tako mišljenje je nevarno, ker zlahka pelje v vse hujše pritiske na delavce in uslužbence, da vpokličejo in uporabijo svoje zadnje rezerve.

Vendar nekateri menijo, da je mogoče nevropospeševalne snovi uporabljati odgovorno in koristno – kot vsako novo odkritje. S tem, ko se daljša življenjska doba in se upokožitev odmika v starejša leta, bo tako pospeševanje lahko dragoceno ne samo za boljše rezultate dela, ampak tudi za kakovost življenja in odmik normalnega in bolezenskega upada spoznavnih in razumskih funkcij, povezanih s starostjo.

Nevropospeševalce bodo uporabljali bolni, ki jih rabijo, ljudje na začetku naravnega upadanja svojih zmogljivosti in mnogi zdravi, zadnji samo zaradi tekmovalne prednosti. To odpira resno etično vprašanje: Ali ni taka prednost nepoštena in bi jo morali prepovedati podobno kot doping v športu? In še: Kaj če gre izboljšanje ene vrste sposobnosti na račun drugih – na primer abstraktnega mišljenja in kreativnosti?

V prihodnosti lahko računamo z zaostrenimi etičnimi vprašanji. Danes je uporabnikov opisanih zdravil in drugih metod malo. Ko jih bo veliko, bomo mogoče imeli prikrajšano, diskriminirano manjšino, ki zaradi različnih razlogov ne bo deležna umetnega izboljšanja duševnih in telesnih sposobnosti. Ali bomo celo doživeli naslednjo dobo, ko bo uporaba nekaterih oblik žlahtnjenja zapovedana z zakonom? Večja ali manjša uspešnost kolektiva, celo naroda bo mogoče pomenila tudi razliko med blaginjo in revščino, celo med preživetjem in propadom.

Danes nihče ne zna odgovoriti na ta vprašanja. Etiki, če jih bo kdo vprašal, bodo morda ponudili nasvet. Možnih pa je več nasvetov. Nikakor ni gotovo, ali bo kakšen upoštevan. Današnje pluralne družbe živijo v neprestani tekmi interesov, ki so deloma povezani z različnimi kulturami, deloma pa jih narekujejo silnice svobodnega trga in potrošništva. Nacionalni in mednarodni etični sveti pripravljajo priporočila, ki dajejo vsaj nekakšno orientacijo in nasvete. Oviedska konvencija Sveta Evrope o človekovih pravicah v zvezi z biomedicino je spoštovanja vreden primer, prvi mednarodni bioetični in pravni instrument z zakonsko močjo. Decembra lani smo praznovali 10. obletnico njene uveljavitve. Oviedska konvencija vliva optimizem. Dokazuje, da je celo danes mogoče priti do pomembnega skupnega etičnega in pravnega standarda, ki znatno presega najmanjši skupni imenovalac med kulturami in lahko rabi kot etična norma v mnogonarodni, mnogokulturni skupnosti. Skupna norma, ki pomeni znaten korak naprej. Prav to pa je morda edini način, da se izognemo nevarnim stranpotem in zlorabam.



Jože Trontelj je doktor medicine in doktor znanosti, višji zdravstveni svetnik, redni profesor nevrologije. Od 6. maja 2008 je predsednik Slovenske akademije znanosti in umetnosti. Je član več uglednih mednarodnih znanstvenih in strokovnih združenj, med njimi Mednarodnega združenja za raziskave bolečine, Mednarodne federacije za klinično nevrofiziologijo, Ameriškega združenja za elektrodiagnostično medicino in Evropske akademije znanosti in umetnosti (v nekaterih je tudi funkcionar), ter član uredniških odborov 2 domačih in 2 tujih strokovnih oz. znanstvenih revij. Raziskovalno je deloval na področju klinične nevrofiziologije in nevrologije. Zadnja leta je dejaven na področju biomedicinske etike. Vodi državno komisijo za medicinsko etiko, obenem pa je član odbora Sveta Evrope za smernice v bioetiki; v tem odboru je član komisije za biomedicinske raziskave na ljudeh.

Perfektna prihodnost – nove in stare mitologije nadzora nad telesom, smrtjo in reprodukcijo

Future perfect – new and old mythologies of control of the body, death and reproduction

Renata Salecl

Inštitut za kriminologijo pri Pravni fakulteti v Ljubljani (*Institute of Criminology at the Faculty of Law*),
Poljanski nasip 2, SI-1000 Ljubljana, Slovenija
renata.salecl@pf.uni-lj.si



Povzetek

Negotovost in nepredvidljivost sta vedno bila del medsebojnih človeških odnosov. Trudimo se uganiti namere drugih, predvideti, kaj bodo storili v prihodnosti, in celo najti načine, da bi drugi svoje vedenje spremenili. V preteklosti so razla-

ge za to, kaj se dogaja v človeškem umu, iskali predvsem v mitologiji, astrologiji in psihološki razlagi. Zdaj se zdi, da nove tehnologije ponujajo rešitve. Nevrologija in slikanje možganov ponujata možnosti za razumevanje, kako možgani dejansko delujejo, razlagajo mehanizme delovanja in ponujajo vrsto interpretacij. Genetika in druge biološke znanosti nam omogočajo inovativne načine preiskovanja telesne notranjosti in razvoja notranjih organov. Zdaj skušamo predvideti in najti načine, kako obvladovati prihodnost, s poudarkom na tistem, kar menimo, da je vtisnjeno v možgane ali v telesu.

Če smo v preteklosti travmatične dimenzije neobvladljivega razlagali z miti in preganjali z rituali, pa so nam antropološke študije omogočile vpogled v načine, ki jih v spoprijemanju z negotovo prihodnostjo uporabljajo različna ljudstva. Podobno mite danes ustvarja znanost in ti miti zdaj izpodrivajo starejša, dolgo časa zakoreninjena prepričanja in verovanja

Pokazali smo, da postmoderna prepričanja o dekodiranju genov, možganov ter nadzoru prihodnosti niso tako različna od tistih mehanizmov, ki jih uporabljajo družbe s tradicijo, ki so sicer razvile svoje načine prikaza skritega ter interpretacij tveganja in negotovosti. Prav tako smo pokazali, da podrobne raziskave znotraj posameznika vodijo tudi v to, da marsikaj, kar se dogaja v družbi, spregledamo in ne opazimo, kako delujejo posamezniki znotraj družbe.

Francoski filozof Etienne Balibar je predlagal, da brez teorije, ki opravičuje njihovo vedenje, ljudje ne morejo povzročiti nasilja nad drugimi. Glede rasnega nasilja lahko opazimo bistvene razlike med časom, ko so ljudje sprejemali biološko utemeljena prepričanja rasne različnosti, in časom, ko so sprejeli antropološko teorijo in začeli rasno različnost dojemati kot kulturni pojav. Claude Levi-Strauss in njegovi nasledniki so bistveno prispevali k prehodu miselnosti iz narave v kulturo. Vendar pa, kot trdi Balibar, kultura kmalu začne delovati naravno, kar ponovno opravičuje rasno izključevanje.

Poudariti želimo, da se družba trenutno zopet nagiba nazaj k naravi, socialne razlike pa želi razložiti na biološki podlagi, še posebno z delovanjem možganov. Rasno izključevanje opravičuje z biološko danimi nagnjenji. Novejši razvoj politike v Veliki Britaniji je pokazal velik interes razumeti, ali lahko znanost napove obseg naših sposobnosti za spremembe. Vendar pa se tu postavlja vprašanje: Ali poskušamo doseči spremembe v vedenju, čeprav so te nemogoče zato, ker je vedenje zapisano v genih ali pa močno zakoreninjeno v možganih?

Možganov še ne poznamo dobro, a so že nov teren, ki ga uporabljamo za reševanje starih dilem. Sprašujemo se na primer, ali nevroznanost lahko napove kriminalno vedenje posameznika. Znanstveniki laboratorija Sax na MIT-u so preizkusili, ali se naše dožemanje morale spreminja ob manipulaciji možganov z magnetnimi impulzi; tako že obstajajo poskusi navezav novih možganskih znanosti v pravnih zadevah. Vzpon genetike je tudi spremenil dožemanje kazenske odgovornosti, ki sta jo pred tem razlagali psihologija in psihiatrija. V letu 2009 je sodišče v Trstu obravnavalo primer Alžirca, ki je bil obsojen na zaporno kazen za umor človeka, ki je bil iz verskih razlogov močno naličen. Njegova obramba je našla genetika, ki je pokazal, da bi lahko bil del obtoženčevega genoma spremenjen ali poškodovan, tako da se je gen za nasilje nujno moral izraziti. Sodniku se je ta dokaz zdel »še posebej prepričljiv« in je sprejel, da

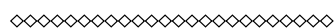
»bi obtoženega to nujno gnalo v agresijo, ko je izpostavljen stresu«. Kazen je bila tako bistveno milejša.

Različna podjetja so hitro izkoristila možnosti napovedovanja prihodnosti. Podjetja, kot je GenePlanet, sedaj ponujajo storitve genetskih napovedi. Ljudje lahko na podlagi poslane kapljice svoje sline takemu podjetju kar prek elektronske pošte izvedo, kakšna so predvidevanja za tveganja, ki jih čakajo v bližnji prihodnosti. Vse to na podlagi analize njihovih genov. Britanski novinar je nedavno pokazal, da so lahko ta predvidevanja precej spremenljiva. Svojo slino je poslal štirim takim podjetjem in dobil popolnoma drugačne rezultate. Ljudi pa od takih možnosti, ki jim v predvidevanjih lastne prihodnosti omogočajo nekaj udobja ter jih povezuje z njihovo lastno preteklostjo, ni lahko odvrgniti. GenePlanet oglašuje, da razkrivajo naročnikov rasni, geografski izvor ter izvor naročnikovih prednikov. V mnogih delih sveta (npr. v Afriki in Indoneziji) so se v preteklosti posamezniki vedno posvetovali s predniki, duhovi ali vrači, preden so se odpravili na pot – vse zato, da bi preprečili nesrečo in si zagotovili uspeh. Danes pa ni dosti drugače – ljudje plačujemo moderna podjetja, da nam povedo, kako naj živimo v prihodnosti, da preprečimo morebitno škodo za naše zdravje. Vendar pa imajo oboji, duhovi in geni, dve funkciji: ustvarjajo iluzijo kontinuitete, in so močne enote, ki zagotavljajo napovedi in navodila, kako izboljšati vaše življenje.

Še vedno pa se želimo zavarovati pred smrtjo in propadom – ugotovitve, katere genetske nevarnosti nam pretijo, vplivajo na naše vedenje, tako da želimo te bolezni preprečiti. Posledica genetskih raziskav – če nič drugega – nas je tako naredila bolj zaskrbljene, še posebej glede reprodukcije in želje imeti popolne otroke. Odkar poznamo mehanizme dedovanja, nas to še toliko bolj skrbi. Ženske, ki se odločijo za otroka iz epruvete, poleg preverjanja fizičnih značilnosti potencialnih darovalcev, zahtevajo tudi informacije o svojih značilnostih, zanimajo pa jih tudi versko prepričanje in moralna prepričanja. Želja po oblikovanju popolnega posameznika pa je samo eden od načinov nadzora razmnoževanja. V zadnjem času so se zaradi takih sprememb v mišljenju spremenile celotne skupnosti. Še v dvajsetem stoletju so ponekod s posilstvi zagotavljali etnično čiščenje (npr. Srbi v Bosni). To je bila oblika genetskega pohabljanja naroda, ki je bil izčrpan, z načinom izživljanja nad posameznimi ženskami in njihovimi moškimi partnerji. Morda v času, ko skušamo težave reševati na podlagi genetike in nevroznanosti, odgovore na socialne probleme iščemo na napačnih mestih. Zamisel, da resnica biva v telesu, lahko na dolgi rok zavre našo sposobnost predvidevanja in upravljanja družbenih sprememb. Nove znanstvene mitologije o prihodnosti pogosto delujejo na zelo konservativen način. Želijo podaljšati življenje, preprečiti smrt, razpad in uničenje. Na splošno ne zagotavljajo vizije korenitih sprememb ali poti za oblikovanje nove

družbe, ampak želijo družbo obdržati nespremenjeno. To lahko pojasni, zakaj je toliko pozornosti osredotočene na posameznika in na izboljšanje telesa in uma.

Eden od glavnih ciljev tega predavanja je poudariti, da obstaja pomembna povezava med osredotočenostjo na posameznika in izboljšanjem njegovih sposobnosti ter pomanjkanjem vizije o družbenih spremembah v modernih kapitalističnih družbah. Današnja družba se tako močno razlikuje od številnih v Amazonskem deževnem gozdu in Afriki, kjer imajo vrači nalogo uporabiti svoje duševne zmogljivosti, da bi prepoznali različne poti in možnosti v prihodnosti. Taki ljudje s posebnimi sposobnostmi imajo višji položaj v družbi tako na gospodarski kot simbolni ravni. Vendar to na kulturnem nivoju še ne pomeni spremljajočih socialnih sprememb ali pravičnosti. Namesto tega se znanost pogosto uporablja v prid socialne izključenosti. Ko želimo napovedati prihodnost naših potomcev ali pa genetsko nagnjenost k prestopništvu, na prvi pogled morda zgleda, da izboljšujemo svet, vendar pa se za tem mitom napredka skrivajo nove oblike segregacije in nepravičnosti.



Summary

Uncertainty and unpredictability have always been part of human interaction. We try to guess the intentions of others, to predict what they will do in the future, and even to find ways to change their behaviour. In the past myth, astrology, and psychological interpretation were the tools for trying to understand what was inside people's minds. Now new technologies seem to offer solutions. Neuroscience and brain imaging open the possibility of understanding how the brain actually works, laying open its mechanisms for investigation and interpretation. Genetics and other biological sciences provide us with innovative ways of investigating the interiors of bodies and their destinies. We are searching for predictability, for ways to control the future, by focusing on what we believe is hard-wired into the brain, written into the body.

If, in the past, myths and rituals gave us answers to the traumatic dimension of the uncontrollable, and anthropological research showed us how each society creates its own stories to deal with uncertainty and the future, science today is creating new stories, new myths, that serve the same purpose.

This lecture will show how the post-modern belief in decoding genes, depicting the brain, and controlling the future are not so dissimilar to the mechanisms used by ancient societies who had their own ways of revealing what is hid-

den, and for managing risk and uncertainty. It will also show how this turn to investigating the interior has resulted in a particular form of partial blindness because, as we focus more and more on the sub-individual level, we neglect to ask what is happening in society, and to explore how individuals are acting as part of social collectivities.

The French philosopher Etienne Balibar suggested that people cannot easily inflict violence on others without a theory that justifies their behaviour. In regard to racial violence, a radical change happened between the time when people embraced biologically grounded beliefs in racial difference and the time when they employed anthropological theory, and began to regard race as a cultural phenomenon. It was Claude Levi-Strauss and his successors who significantly contributed to this shift from nature to culture. However, as Balibar argues, culture soon started to function as nature and became just another theory that offered justification for racial exclusion.

The argument of this lecture is that we are experiencing a shift back to nature again, with an attempt to explain social differences as being located in biology, and most specifically in the brain. Living with social exclusion is justified as something linked to biologically given propensities. Recent policy developments in the UK, for example, have shown a strong interest in whether science can predict the extent of our abilities to change. Are we trying to bring about modifications in behaviour that are ultimately impossible because they are either in our genes or hard-wired into our brains?

The brain is new terrain, but we are using it to solve old dilemmas. For example, we are beginning to wonder whether neuroscience can predict criminal behaviour. Sax laboratory at the MIT has tested whether our perception of morality might change when our brain is manipulated by magnetic impulses, and already there are attempts to link new brain science to arguments about moral reasoning in legal cases. The advent of genetics is also changing the perception of criminal responsibility which used to be the domain of psychology and psychiatry. In 2009 a court in Trieste dealt with a case of an Algerian man who was sentenced to imprisonment for murdering a man who had incited him because of the heavy eye make-up he wore for religious reasons. His defence team found a geneticist who could testify that portions of his genome might have been altered or damaged in such a way that the gene for violence could not be prevented from expressing itself. The judge found this evidence 'particularly compelling' and accepted that 'this would make him particularly aggressive in stressful situations'. The length of his sentence was reduced.

Businesses have been quick to spot the advantages inherent in predicting the future. Companies like GenePlanet now offer a home delivery service of genetic prediction.

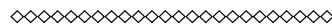
People can post a small droplet of their saliva to the laboratories and get a quick result by email of the dangers that await them in the near future as revealed by the analysis of their genes. A British journalist recently showed that these predictions can be rather variable. He posted his saliva to 4 different companies and got radically different results. People, however, are not easily deterred from such opportunities, finding comfort not only in prediction, but in the way such tests link them to the past. GenePlanet articulates this desire: 'we can tell you to what race you belong, the geographic location of your ancestry and the origins of your grandfathers'. In earlier periods, in many parts of the world, such as Africa and Indonesia, individuals would have consulted ancestors, spirits, or chiefs before embarking on a journey or a particular course of action to avoid mishap and ensure success. Now we offer money to random companies to tell us how to conduct our life in the future in order to prevent possible damage to our health. Both spirits and genes have two functions: they create the illusion of continuity, and they are powerful agents that provide predictions and guidance as to how to better your life here and now.

This hasn't stopped us trying to insure ourselves against death and decay – finding out what genetic dangers lurk around the corner and modifying our behaviour to prevent illness or disability. Research into genetics and brain development has, if anything, made us more anxious, particularly about reproduction and the need to produce the perfect child. Ideas about what may be transmitted through reproduction continue to provoke anxiety. Women who opt to conceive through in vitro, in addition to checking the physical characteristics of the potential donors, require information about their SAT scores, religious beliefs and moral conduct. The desire to create perfect individuals is only one type of control of reproduction. In recent years, other types of fantasises have involved attempts to transform or alter whole communities. For example, in the twentieth century violent forced reproduction was a means to ensure ethnic cleansing through rape. Serbs in Bosnia wanted to pollute the blood of Bosnians by impregnating them with Serbian sperm. It was a form of genetic mutilation of a nation that was played out on top of violence towards individual women and their male partners.

Perhaps, as we increasingly turn to genetics and neuroscience to help us cope with uncertainty and risk, we may be seeking answers to social problems in the wrong places. The idea that truth resides in the body may well, in the long run, inhibit our ability to envisage and manage social change. New scientific mythologies about the future often act in a very conservative way. They are essentially concerned with prolonging the here and now, preventing the unexpected, such as death, decay and destruction. They do not generally provide a vision of radical change or a way

to create a new society, but a means to hold on to society as it is. This may explain why so much attention is focused on the individual and on enhancing both the body and the mind. One of the main arguments of this lecture is that there is an important link between the focus on the individual and the enhancement of his or her capacities and life opportunities and the lack of vision for social change in modern capitalist societies. Here today's society differs from many societies in the Amazon and Africa, where ritual specialists enhanced their mental capacities to see alternative worlds and possible futures. At an individual level,

the idea of enhancing one's capacities and capabilities is often linked to having better access to power, both economic and symbolic. But, on the social level, there is no real vision that enhancement or perfection will bring along social change or social justice. Instead, science is often used as a new tool for social exclusions. When we try to predict how our offspring might turn out or who is genetically predisposed for delinquency we appear to be working towards a better future for all, but behind this myth of improvement we hide new forms of segregation and injustice.



Dr. Renata Salecl je vodja programske skupine na Inštitutu za kriminologijo pri Pravni fakulteti v Ljubljani. Je znanstvena svetnica, redna gostujoča profesorica na Cardozo School of Law v New Yorku ter gostujoča profesorica na centru BIOS na London School of Economics in na Birkbeck College School of Law. Njeni zadnji knjigi sta: *On Anxiety* (Routledge 2004) in *Choice* (Profile Books 2010).

Kam je šlo vse znanje? *Where has all the knowledge gone?*

Liv Sissel Grønmo

ILS, University of Oslo, P.O Box 1099, Blindern, 0317 Oslo, Norveška
l.s.grønmo@ils.uio.no

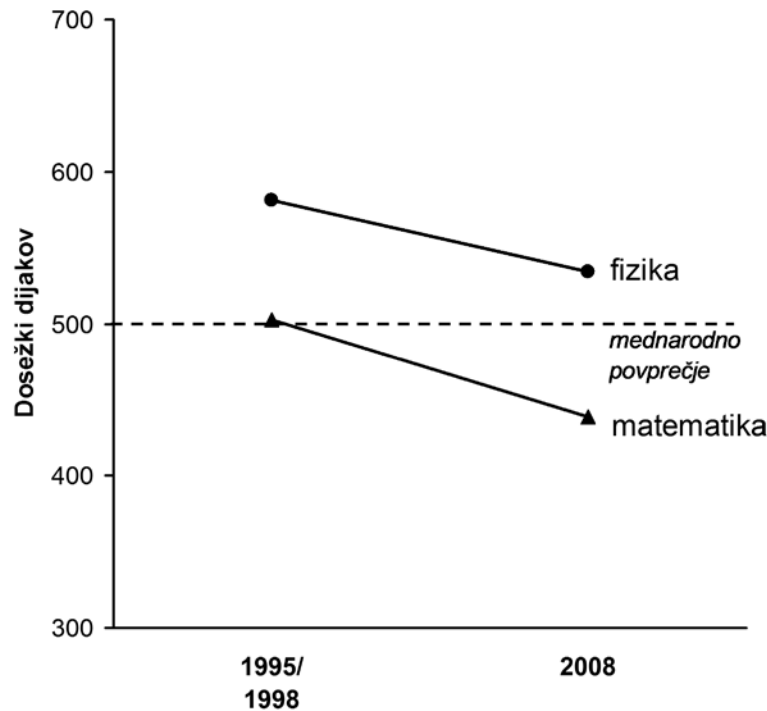
Izvleček: TIMSS in TIMSS Advanced sta mednarodni primerjalni raziskavi znanja matematike in naravoslovja pri učencih po 4 in 8 letih šolanja in v zadnjem razredu višje srednje šole (višje sekundarno izobraževanje). Te mednarodne raziskave, ki potekajo pod okriljem organizacije IEA (Mednarodno združenje za vrednotenje izobraževalnih dosežkov – *International Association for the Evaluation of Educational Achievement*), so prvič izvedli leta 1995. Kratica TIMSS pomeni raziskavo trendov v znanju matematike in naravoslovja (*Trends in International Mathematics and Science Study*), 'Advanced' pa pomeni, da gre za raziskave pri učencih, ki so izbrali specializacijo iz matematike ali fizike v višji srednji šoli. TIMSS je glavni vir informacij o stopnji dosežkov pri matematiki in naravoslovju. Od sredine devetdesetih let 20. stoletja smo na vseh stopnjah izobraževanja, od osnovne do nižje in višje srednje šole pri norveških učencih izmerili upad v znanju matematike in naravoslovja (Grønmo *et al.* 2010). Enako velja za Švedsko. Norveška in Švedska imata veliko skupnega v izobraževanju, šolskem sistemu, vsebini šolskih predmetov, metod poučevanja in tudi v tem, kdaj so nastopile spremembe v šolskem sistemu in kakšne so bile. V glavnem bom prikazala rezultate analiz norveških podatkov, čeprav smo podobne analize izdelali tudi na podlagi švedskih podatkov in zaključki kažejo enako stanje v obeh državah (Grønmo in Gustafsson 2010). Problemi, o katerih razpravljam, so torej najverjetneje skandinavski problem in ne le norveški. Skandinavske države so, iz dobrih razlogov, tudi drugi jemali za vzgled, kako celotni populaciji zagotoviti dobro izobrazbo. Zato je še toliko bolj pomembno, da se zavedamo nekaterih problematičnih dejstev, povezanih z izobraževanjem v teh državah, ki jih ni priporočljivo posnemati.

Abstract: TIMSS and TIMSS Advanced are international comparative studies of students' performance in Mathematics and Science in grades 4, 8 and at the end of upper secondary school. These international comparative studies under the auspices of IEA (International Association for the Evaluation of Educational Achievement) were carried out for the first time in 1995. TIMSS is an abbreviation for Trends in International Mathematics and Science Study, while 'Advanced' refers to the fact that the study relates to students selecting to specialize in Mathematics or Physics in the upper secondary school. TIMSS is a major source of information about level of achievement in Mathematics and Science. Decrease in Norwegian students' achievement in Mathematics and Science has been measured since the mid 1990s, at all levels from primary, through lower secondary till the end of upper secondary school (Grønmo *et al.* 2010). The same is true for Sweden. Norway and Sweden have a lot in common in education, as organization of school, curriculum content in subjects, methods for instruction as well as how and when initiatives for changes took place. I will mainly present results of analyses based on Norwegian data, but we have done some of the same analyses based on Swedish data, and the conclusions seem to be the same for both countries (Grønmo and Gustafsson 2010). The problems I discuss here today are therefore most likely a Scandinavian issue, not only an issue for Norway. The Scandinavian countries have, for good reasons, been seen as a place to look for how to give the whole population a good education. Because of that, it may be even more important to be aware of some problematic issues related to education in these countries which it is not advisable to copy.

Rezultati raziskave TIMSS Advanced 2008 kažejo jasen in izrazit upad kakovosti znanja norveških dijakov pri matematiki in fiziki v zadnjem razredu višje srednje šole (glej sliko 1). Kakovost znanja pri obeh predmetih je izmerjena glede na mednarodno povprečje 500 s standardno deviacijo 100, kar temelji na rezultatih iz leta 1995. Upad v kakovosti znanja pri norveških dijakih je za približno polovico vrednosti standardne deviacije pri obeh predmetih. Glede

na vse ukrepe za povečevanje vpisa na študije matematike in naravoslovja je rezultat zaskrbljujoč, tako s stališča kakovosti znanja učencev kot tudi povečanja vpisa na omejene študije.

Kljub očitnemu upadu kakovosti znanja fizike pri norveških dijakih je njihova povprečna ocena v primerjavi z dijaki iz drugih držav še vedno ostala relativno dobra. Povprečna ocena norveških dijakov pri fiziki je namreč 534,



Slika 1: Spremembe v kakovosti znanja norveških študentov iz matematike in fizike od sredine devetdesetih let 20. stoletja

kar je statistično značilno boljše od mednarodnega povprečja 500 (Lie *et al.* 2010). Pri matematiki pa so norveški dijaki statistično značilno slabši od mednarodnega povprečja, saj dosegajo oceno 439. Norveški poročili TIMSS Advanced za matematiko (Grønmo *et al.* 2010) in za fiziko (Lie *et al.* 2010) zaključita, da je razlog za upad kakovosti znanja pomanjkanje znanja iz osnov matematike. Ti poročili kot tudi predhodna poročila za obvezno osnovno šolo (Grønmo in Onstad 2009) kažejo, da se norveški učenci in dijaki najslabše izkažejo ravno pri osnovnih veščinah s števili in računanjem.

Upad kakovosti znanja iz matematike od sredine devetdesetih let dvajsetega stoletja v višji srednji šoli se ujema z rezultati raziskav TIMSS za učence osnovne in nižje srednje šole (Grønmo in Onstad 2009). Tudi v zvezi s poučevanjem matematike rezultati analize norveških podatkov iz raziskave TIMSS Advanced ustrezajo predhodnim analizam podatkov iz osnovnih in nižjih srednjih šol (Grønmo *et al.* 2010). V norveških šolah je manj pozornosti kot v drugih državah namenjeno tako utrjevanju postopkov z namenom avtomatizacije pomembnih veščin kot tudi razpravi in refleksiji o pomenu rešitev problemov in kako do njih priti. Izobraževanje na Norveškem je bolj kot v drugih državah dajalo prednost individualnim metodam učenja – na primer temu, da učenci sami rešujejo probleme. To bi lahko bil eden od dejavnikov, ki vplivajo na slabe norveške rezultate iz znanja matematike na vseh ravneh šolanja

in na upad kakovosti znanja (Grønmo in Gustafsson 2010, Grønmo *et al.* 2010).

TIMSS in TIMSS Advanced sta razvila sistem z namenom ugotoviti vrste spretnosti in veščin učenca, ki temelji na seštevku točk, ki jih učenec doseže v raziskavi (Mullis *et al.* 2008, Mullis *et al.* 2009). Dejstvo, da so le redki norveški učenci pri matematiki dosegli najvišjo stopnjo znanja (Advanced level) tako v nižji kot tudi v višji srednji šoli, je seveda povezano s splošno slabim rezultatom za celotno Norveško. Poročilo za osnovno in nižjo srednjo šolo, ki temelji na teh informacijah, odpira vprašanje, kaj norveška šola ponuja nadarjenim učencem. Poročilo tudi opozarja, da individualne metode učenja na Norveškem komajda ustrezajo primernemu poučevanju učencev, ki bi bili sposobni biti odlični pri predmetu, kakršen je matematika (Grønmo in Onstad 2009). Nadalje je bilo poudarjeno, da so šole neuspešne tudi pri učencih, ki jim matematika dela težave. Ob upoštevanju rezultatov raziskave TIMSS za višjo srednjo šolo bi bilo smiselno enaka vprašanja postaviti tudi za to stopnjo izobraževanja.

Odgovori za Norveško (in tudi Švedsko) kažejo na razširjeno uporabo kalkulatorjev v nižjih in višjih srednjih šolah. Kaže, da v državah, ki so najboljše v kakovosti znanja, učenci veliko manj uporabljajo kalkulatorje (Grønmo in Onstad 2009, Grønmo *et al.* 2010, Grønmo in Gustafsson 2010). Ti sklepi temeljijo na odgovorih učencev in učiteljev. Nacionalni poročili izpostavljata to dejstvo kot problematično. Za skandinavski način poučevanja matematike

je značilen poudarek na uporabi matematiki, z relativno malo usmerjenosti k čisti matematiki (Grønmo 2010, Grønmo in Olsen 2006, Olsen in Grønmo 2006, Grønmo 2005). Dejstvo, da čista matematika ni bila poudarjena, je bilo izpostavljeno kot potencialni vzrok za nizke dosežke pri matematiki na Norveškem. Pomembno vodilo sprememb kurikula v zadnjih desetletjih, še posebej v skandinavskih državah, je bil poudarek na vsakdanji uporabnosti matematike (Mosvold 2010). Povečana usmerjenost k uporabi matematiki, ki je pripeljala do namenjanja manjše pozornosti temu, čemur rečemo čista matematika, je problematična (Gardiner 2004). Grønmo (2005) ter Grønmo in Olsen (2006) sta pokazala na probleme, povezane s podcenjevanjem pomena čiste matematike in s poudarjanjem samo uporabne matematike, ki sodita med možne vzroke za slabo znanje norveških učencev v raziskavah TIMSS in PISA.

V zgodnjih devetdesetih letih 20. stoletja so Švedi uvedli korenite spremembe v izobraževalnem sistemu in ga iz enega najbolj centraliziranih in reguliranih sistemov na svetu spremenili v enega najbolj dereguliranih in decentraliziranih (Gustafsson 2010). Tudi Norveška je v devetdesetih letih 20. stoletja izvedla več sprememb v izobraževalnem sistemu. Leta 1994 je bil nov kurikulum uveden v višje srednje šole, leta 1997 pa še v osnovne in nižje srednje šole. Na Švedskem so nov kurikulum v šolo uvedli leta 1994. Spremembe učnih načrtov na Norveškem in Švedskem so šle v podobni smeri. V obeh državah več poudarka namenili učenčevi odgovornosti za učenje, učiteljeva vloga voditelja v razredu pa se je zmanjšala. Namesto vodje razreda je učitelj dobil predvsem vlogo pomočnika (Kjærnsli *et al.* 2004, Grønmo *et al.* 2004). Najverjetneje so te spremembe na Švedskem in Norveškem prispevale k upadu naravoslovnih dosežkov (Grønmo in Gustafsson 2010, Grønmo *et al.* 2004, National Agency for Education 2009).

V nacionalnih poročilih Norveške o raziskavi TIMSS 2003 in 2007 za 4. razred osnovne in 8. razred nižje srednje šole je bilo zato izraženo mnenje, da je upad v dosežkih posledica večje individualizacije ter majhnega poudarka na utrjevanju osnovnih veščin ter na razpravi in refleksiji v zvezi z reševanjem problemov v razredu. V 4. in 8. razredu ter v zadnjem razredu višje srednje šole na Norveškem očitno obstaja veliko poudarka na samostojnem delu in manj na razpravi o konceptih in strategijah (Grønmo *et al.* 2010). Takšne značilnosti pouka je zaznati tudi na Švedskem (Grønmo in Gustafsson 2010). Pomanjkanje usmerjenosti k učnim strategijam, kot sta utrjevanje osnovnih veščin in razprava o strategijah reševanja matematičnih problemov v razredu, je v nasprotju s teorijami o načinu razvoja matematične usposobljenosti (Sfard 1991, Sfard 2005, Pirie in Kieren 1994, Martin 2008). Kaže, da je pomen teh tipov strategij na Norveškem in na Švedskem podcenjena ter da je večina časa posvečena samostojnemu delu učencev,

tako v osnovni in nižji srednji šoli kot tudi v višji srednji šoli (Grønmo *et al.* 2010, Grønmo in Gustafsson 2010). Verjetno sta napačna razlaga konstruktivističnega pogleda na učenje in njen vpliv na vpeljani učni načrt v šolah prispevala tudi k večjemu poudarku na aktivnostih samih po sebi in individualizaciji, namesto poudarka na ciljih učenja (Grønmo *et al.* 2004, Kjærnsli *et al.* 2004).

LITERATURA

- Gardiner A. (2004): *What is Mathematical Literacy?* Paper presented at the Lecture given at the ICME-10-conference in Copenhagen, Denmark, July, 2004.
- Grønmo L. S. (2010): Low Achievement in Mathematics in Compulsory School as Evidenced by TIMSS and PISA. V: Sriraman B., Bergsten C., Goodchild S., Pálsdóttir G., Dahl B., Haapasalo L. (ur.): *The First Sourcebook on Nordic Research in Mathematics Education*. Charlotte, NC, Information Age Publishing, pp. 49–69.
- Grønmo L. S., Onstad T. (2009): *Tegn til bedring. Norske elevers prestasjoner i matematikk og naturfag i TIMSS 2007*. Oslo, Unipub.
- Grønmo L. S., Onstad T., Pedersen I. F. (2010): *Matematikk i motvind. TIMSS Advanced 2008 i videregående skole*. Oslo, Unipub.
- Grønmo L. S., Gustafsson J. E. (2010): *Student Achievement in Mathematics – in Norway and Sweden 1995–2008*. Paper on The 4th IEA International Research Conference (IRC). Gothenburg, July 1–3.
- Grønmo L. S., Olsen R. V. (2006): *TIMSS VERSUS PISA: The Case of Pure and Applied Mathematics*. Paper presented at the 2nd IEA International Research Conference, November 9–11, 2006, Washington D.C, United States.
- Grønmo L. S. (2005): Ferdighetenes plass i matematikkundervisningen. *Nåmnaren* 4: 38–44.
- Grønmo L. S., Bergem O. K., Kjærnsli M., Lie S., Turmo A. (2004): *Hva i all verden har skjedd i realfagene? Norske elevers prestasjoner i matematikk og naturfag i TIMSS 2003*. Oslo, Institutt for lærerutdanning og skoleutvikling, Universitetet i Oslo.
- Kjærnsli M., Lie S., Olsen R. V., Roe A., Turmo A. (2004): *Rett spor eller ville veier? Norske elevers prestasjoner i matematikk, naturfag og lesing i PISA 2003*. Oslo, Universitetsforlaget.
- Lie S., Angell C., Rohatgi A. (2010): *Fysikk i fritt fall? TIMSS Advanced 2008 i videregående skole*. Oslo, Unipub.
- Martin L. C. (2008): Folding Back and the Growth of Mathematical Understanding: Extending the Pirie-Kieren Theory. *Journal of Mathematical Behavior* 27(1): 64–85.
- Mosvold R. (2010): Teachers' Use of Projects and Textbook Tasks to Connect Mathematics with Everyday Life. V: Sriraman B., Bergsten C., Goodchild S., Pálsdóttir G., Dahl B., Haapasalo L. (ur.): *The First Sourcebook on Nordic Research in Mathematics Education*. Charlotte, NC, Information Age Publishing.
- Mullis I. V. S., Martin M. O., Foy P. (2008): *TIMSS 2007 International Mathematics Report. Findings from IEA's Trends in International Mathematics and Science Study at the Fourth and Eight Grades*. Chestnut Hill, MA, TIMSS & PIRLS International Study Center, Lynch School of Education, Boston College.
- Mullis I. V. S., Martin M. O., Robitaille D. F., Foy P. (2009): *TIMSS Advanced International Report*. Chestnut Hill, MA, TIMSS & PIRLS International Study Center, Lynch School of Education, Boston College.
- National Agency for Education (Skolverket) (2009): *Vad påverkar resultaten i svensk grundskola? Kunskapsöversikt om betydelsen av olika faktorer*. Stockholm, Skolverket.
- Olsen R. V., Grønmo L. S. (2006): What are the Characteristics of the Nordic Profile in Mathematical Literacy? V: Mejdning J., Roe A. (ur.): *Northern Lights on PISA 2003 – A Reflection from the Nordic Countries*. Oslo, Nordisk Ministerråd.
- Pirie S., Kieren P. (1994): Growth in Mathematical understanding: How can we Characterise it and how can we Represent it? *Educational studies in Mathematics* 26: 165–19.

TIMSS Advanced 2008 reveals a clear and emphatic decline in Norwegian students' performance in both Mathematics and Physics in the final year at upper secondary school (Figure 1). The academic performance in both subjects is measured against an international mean of 500 with a standard deviation of 100, constructed from the results in 1995. The decline in performance for Norwegian students is about a half standard deviation in both Mathematics and Physics. This marked decline has occurred at the same time as the proportion of Norwegian students selecting specialization has declined for both subject areas. Taking into consideration all measures introduced with the aim of increasing recruitment into Mathematics and Natural science, this result is disturbing, both regarding the students' performance as well as for recruitment into the subjects.

in other countries. The mean score for Norwegian physics students is 534, which is significantly better than the international scale average of 500 (Lie *et al.* 2010). In Mathematics, on the other hand, the performance of Norwegian students is significantly lower than the international scale average, with a mean score of 439. The Norwegian TIMSS Advanced report in Mathematics (Grønmo *et al.* 2010) as well as the Norwegian report in Physics (Lie *et al.* 2010) both concluded that a main reason for the decline in both subjects are lack of competence in basic Mathematics. These reports, as earlier reports for compulsory school (Grønmo and Onstad 2009), have pointed out that it is especially basic skills in number and algebra where the Norwegian students perform low.

The decline in performance in Mathematics since the mid 1990s in upper secondary school corresponds to the results of TIMSS surveys of students in primary and lower secondary school (Grønmo and Onstad 2009). Also with regard to teaching of mathematics, the analyses of Norwegian data from the TIMSS Advanced study correspond to previous analyses of data from primary and lower secondary school (Grønmo *et al.* 2010). Both training in procedures with the aim of automating important skills, and discussion and reflection upon answers and methods of solution appear to receive less attention in Norwegian schools than in other countries. Education in Norway appears to attach importance to individual methods of learning – like students solving problems on their own – more so than in other countries. This may be a contributory factor to the



generally low level of Norwegian results in Mathematics at all levels in school, and to the decline in performance one has observed (Grønmo and Gustafsson 2010, Grønmo *et al.* 2010).

TIMSS and TIMSS Advanced have developed a system with the aim of providing a description of the types of skills possessed by a student based upon the total score points achieved in the study (Mullis *et al.* 2008, Mullis *et al.* 2009). The fact that there are few Norwegian students at the highest defined competence level (Advanced level) in Mathematics in primary school as well as in lower and upper secondary school is naturally associated with the generally weak result for Norway. The report for the primary and lower secondary school, based on this information, raised the question concerning what the Norwegian school offers to the gifted students, and pointed to the fact that it appears as though individually adjusted instruction in Norway has scarcely resulted in appropriate training for students who would be able to excel in a subject such as mathematics (Grønmo and Onstad 2009). It was further pointed out that it appears as though schools have also failed in respect of students who struggle with mathematics. Against the background of the results in TIMSS Advanced, it appears relevant to pose the same questions in respect of students in upper secondary school.

The replies for Norway (as for Sweden) show that there is an extensive use of calculators both in lower and upper secondary school. It also seems to be the case that high-performance countries use calculators to a far lesser degree (Grønmo and Onstad 2009, Grønmo *et al.* 2010, Grønmo and Gustafsson 2010). These conclusions are based on replies from both teachers and students. The national reports from both TIMSS and TIMSS Advanced points to this as problematic. Typical for the Nordic profile in mathematics has been a focus on applied mathematics, with relatively little focus on pure Mathematics (Grønmo 2010, Grønmo and Olsen 2006, Olsen and Grønmo 2006, Grønmo 2005). The fact that pure Mathematics has not been emphasized has been referred to as a possible reason for the low achievement in Mathematics in Norway. An important driving force underlying changes in curriculum over the last decades, especially in the Nordic countries, has been an emphasis on everyday applications of Mathematics (Mosvold 2010). An increasing focus on applied Mathematics which has resulted in too little attention given to what we may call pure Mathematics is problematic (Gardiner 2004). Grønmo (2005) and Grønmo and Olsen (2006) have pointed at problems created by underestimating the importance of pure Mathematics and that only emphasizing applied Mathematics may be one possible reason for the low performance of Norwegian pupils in both TIMSS and PISA.

In the early 1990s, Sweden made radical changes to its educational system, transforming it from one of the most centralized and regulated systems in the world to one of the most decentralized and deregulated educational systems in the world (Gustafsson 2010). Norway also made several changes in the educational system in the 1990s. A new curriculum was introduced in 1994 for upper secondary school and in 1997 for comprehensive school. In Sweden a new curriculum for comprehensive school was introduced in 1994. The curricular changes in Norway and Sweden went in similar directions. In both countries, more emphasis was put on students' responsibilities for their own learning, and the teacher's role as leader in the classroom was deemphasized. The teacher's role became more of a facilitator than a leader of the classroom (Kjærnsli *et al.* 2004, Grønmo *et al.* 2004). There is reason to believe that one or more of these changes, in Sweden as in Norway, have contributed to the decline in achievement (Grønmo and Gustafsson 2010, Grønmo *et al.* 2004, National Agency for Education 2009).

It has thus been suggested in national reports in Norway concerning grades 4 and 8 in comprehensive school, both for TIMSS 2003 and 2007, that the decrease in achievement is due to the education in Norway being more individualized and that little focus has been on training of basic skills as well as on methods, such as discussions and reflections in the classroom on strategies to solve problems. Much focus on individual work and less on discussing concepts and strategies in the classroom seem to be the case in grades 4 and 8 as in the last year of upper secondary school in Norway (Grønmo *et al.* 2010). These characteristics for Norway seem to be much the same in Sweden (Grønmo and Gustafsson 2010). This lack of focus on learning strategies, such as training of basic skills and discussions in the classroom of strategies for solving mathematical problems, is in contradiction to theories about how to develop mathematical competence (Sfard 1991, Sfard 2005, Pirie and Kieren 1994, Martin 2008). It seems that the value of these types of strategies is underestimated in Norway as in Sweden, and that most of the time is used for students' individual work, in comprehensive school as well as in upper secondary school (Grønmo *et al.* 2010, Grønmo and Gustafsson 2010). A possible misinterpretation of the constructivist perspective on learning and its implications for the implemented curriculum in the schools may also have contributed to more attention given to activities in themselves and to individualization, rather than to the goals for learning (Grønmo *et al.* 2004, Kjærnsli *et al.* 2004).

REFERENCES

- Gardiner A. (2004): *What is Mathematical Literacy?* Paper presented at the Lecture given at the ICME-10-conference in Copenhagen, Denmark, July, 2004.

- Grønmo L. S. (2010): Low Achievement in Mathematics in Compulsory School as Evidenced by TIMSS and PISA. In: Sriraman B., Bergsten C., Goodchild S., Pálsdóttir G., Dahl B., Haapasalo L. (ed.): *The First Sourcebook on Nordic Research in Mathematics Education*. Charlotte, NC, Information Age Publishing, pp. 49–69.
- Grønmo L. S., Onstad T. (2009): *Tegn til bedring. Norske elevers prestasjoner i matematikk og naturfag i TIMSS 2007*. Oslo, Unipub.
- Grønmo L. S., Onstad T., Pedersen I. F. (2010): *Matematikk i motvind. TIMSS Advanced 2008 i videregående skole*. Oslo, Unipub.
- Grønmo L. S., Gustafsson J. E. (2010): *Student Achievement in Mathematics – in Norway and Sweden 1995–2008*. Paper on The 4th IEA International Research Conference (IRC). Gothenburg, July 1–3.
- Grønmo L. S., Olsen R. V. (2006): *TIMSS VERSUS PISA: The Case of Pure and Applied Mathematics*. Paper presented at the 2nd IEA International Research Conference, November 9–11, 2006, Washington D.C., United States.
- Grønmo L. S. (2005): Ferdighetenes plass i matematikkundervisningen. *Nämnaren* 4: 38–44.
- Grønmo L. S., Bergem O. K., Kjærnsli M., Lie S., Turmo A. (2004): *Hva i all verden har skjedd i realfagene? Norske elevers prestasjoner i matematikk og naturfag i TIMSS 2003*. Oslo, Institutt for lærerutdanning og skoleutvikling, Universitetet i Oslo.
- Kjærnsli M., Lie S., Olsen R. V., Roe A., Turmo A. (2004): *Rett spor eller ville veier? Norske elevers prestasjoner i matematikk, naturfag og lesing i PISA 2003*. Oslo, Universitetsforlaget.
- Lie S., Angell C., Rohatgi A. (2010): *Fysikk i fritt fall? TIMSS Advanced 2008 i videregående skole*. Oslo, Unipub.
- Martin L. C. (2008): Folding Back and the Growth of Mathematical Understanding: Extending the Pirie-Kieren Theory. *Journal of Mathematical Behavior* 27(1): 64–85.
- Mosvold R. (2010): Teachers' Use of Projects and Textbook Tasks to Connect Mathematics with Everyday Life. In: Sriraman B., Bergsten C., Goodchild S., Pálsdóttir G., Dahl B., Haapasalo L. (ed.): *The First Sourcebook on Nordic Research in Mathematics Education*. Charlotte, NC, Information Age Publishing.
- Mullis I. V. S., Martin M. O., Foy P. (2008): *TIMSS 2007 International Mathematics Report. Findings from IEA's Trends in International Mathematics and Science Study at the Fourth and Eight Grades*. Chestnut Hill, MA, TIMSS & PIRLS International Study Center, Lynch School of Education, Boston College.
- Mullis I. V. S., Martin M. O., Robitaille D. F., Foy P. (2009): *TIMSS Advanced International Report*. Chestnut Hill, MA, TIMSS & PIRLS International Study Center, Lynch School of Education, Boston College.
- National Agency for Education (Skolverket) (2009): *Vad påverkar resultaten i svensk grundskola? Kunskapsöversikt om betydelsen av olika faktorer*. Stockholm, Skolverket.
- Olsen R. V., Grønmo L. S. (2006): What are the Characteristics of the Nordic Profile in Mathematical Literacy? In: Mejding J., Roe A. (ed.): *Northern Lights on PISA 2003 – A Reflection from the Nordic Countries*. Oslo, Nordisk Ministerråd.
- Pirie S., Kieren P. (1994): Growth in Mathematical understanding: How can we Characterise it and how can we Represent it? *Educational studies in Mathematics* 26: 165–19.
- Sfard A. (1991): On the dual nature of mathematical conceptions: Reflections on processes and objects as different sides of the same coin. *Educational Studies in Mathematics* 22(1): 1–36.
- Sfard A. (2005): What changes when learning goes to school: The communicational version, the case of mathematics. *European Journal of School Psychology* 3(1): 301–326.

**O površinskih formah, oropanih svojega jedra
(kot npr. kava brez kofeina ali šola brez znanja)
*Superficial forms robbed of their essence
(e.g. coffee without caffeine or school without knowledge)***

Andreja Barle Lakota

Ministrstvo za šolstvo in šport (*Ministry of Education and Sport*), Kotnikova 38, SI-1000 Ljubljana, Slovenija
andreja.barle@gov.si

Izvelek: Zdi se, da je šola nenehno v krizi; nihče nikoli ni zadovoljen z vlogami, ki jih šola opravlja, večina nas ima številne nasvete, kako bi lahko bilo bolje. Šola pa kot da se noče spremeniti. V sodobnem svetu je skorajda edina konstanta, ki je obvezna za določen del populacije, in to vse daljši čas. Kako je to mogoče? Če je šola vse preživela v bistvu nespremenjena, kdo je potem v krizi: njeni ustvarjalci, tisti, ki določajo šolsko politiko, ali morda tisti, na katerih šola stoji. So v krizi učitelji? Najljubši mi je odgovor Ire Shora (1999), ki ugotavlja, da je v krizi struktura delovanja sedanje šole. Odraža se v pasivnem odporu učencev, ki jim je šolsko znanje vse bolj samo menjalno sredstvo za pridobitev blaga – spričevala. Nepomembno postane celo to, da smo morda s površinskimi formami oropali pedagoški proces njegovega bistva. Razumevanje pedagoškega dela kot ekonomske transakcije spreminja vzgojno-izobraževalni proces v tehnično vprašanje učinkovitosti, zanemarljivo pa se vprašanje vsebine in namena. Vprašanje, kdo smo in kaj želimo, namreč ni samo individualno vprašanje, temveč je v povezanost z razumevanjem sebe v družbi. S premikom temeljnega poslanstva stran od prenosa znanja, od prenosa kulturnega kapitala in kulturnih artefaktov na mlajše generacije, se namenoma spregleda dejstvo, da je ravno znanje v sodobni družbi temeljna določnica družbenega položaja posameznika. Šolanje v takem primeru samo še potencira družbeno neenakost, saj temeljno določnico položaja posameznika, tj. posedovanje znanja, izloča iz področja družbene skrbi. Ne nazadnje velja poudariti, da se vse bolj zanemarljivo osvobajajoča dimenzija znanja. Znanje vedno odpira nove svetove, nove dimenzije, nas osvobaja od tukaj in zdaj, od tega, kar vidim s prostim očesom, od tega, kar tvori moj vsakdanjik ... Zato posameznik v sodobni družbi preprosto ne more biti subjekt družbenega delovanja, če ne poseduje določene količine znanja.

Abstract: It seems that school is in permanent crisis, no one has ever been satisfied with the roles it has practised, and most of us have numerous suggestions how to improve it. But it seems school does not want to change. In the modern world it is next to only constant, compulsory for certain part of population for a constantly longer period of time. How this could be possible? If school survived intact, who is the one that is in crisis: its actors, policy makers or those who represent the basis of school? Are teachers in crisis? My favourite answer is the one of Ire Shora (1999) who determined that the structure of school structure is in crisis. Crisis is reflected in passive resistance of students and their understanding of school knowledge as the means of exchange with which they can get the goods – school certificates. Even the fact that with the superficial forms we might rob the pedagogical process of its essence is not important. Understanding of pedagogical work as an economic transaction transforms educational process into the question of efficiency and neglects the question of content and purpose. The question who we are and what we want is not only a matter of an individual but it is in its basis connected with the understanding of self within society. Shifts in understanding of fundamental mission of school – away from knowledge, away from transmission of cultural capital and cultural artefact to younger generation – deliberately neglect the fact that the main dimension of social status of individual is knowledge. In this case schooling is intensifying social inequality because the main dimension of the status of individual – to be in possession of knowledge, is excluded from social concern. Last but not least I have to emphasize, that the liberating dimension of knowledge is less and less important. Knowledge is opening new worlds, new dimensions, it liberates us from here and now, from what we see with our eyes, from »facts« which create my everyday life ... Therefore an individual cannot be a subject of social action if he or she does not have enough knowledge.

Sodobnost je polna paradoksov, protislovij, ki nas begajo. In zdi se, da se nenehno soočamo samo še s površinskimi formami, oropanimi svojega jedra, kot je npr. (če upora-

bim Žiškovo primerjavo) kava brez kofeina. Ali morda to velja tudi za šolo in gre vse bolj za šolo brez znanja? V nadaljevanju želim analizirati, kako koncepti sodobne šole

prispevajo k utrjevanju šole, ki je oropana svojega bistva – prenosa znanja.

Krizni časi

Današnji čas označuje potencirana protislovnost našega bivanja. Po eni strani človek nenehno dokazuje svojo moč in premika meje obstoječega, po drugi strani pa se (kot že tisočletja poprej) nenehno sooča s strahom pred minljivostjo, smrtnostjo, katastrofičnimi elementi bivanja. Tako rekoč vso človeško zgodovino mogoče spremljati strah pred smrtjo, neznanim, pred katastrofami, ki bodo ogrozile bivanje posameznika in človeške skupnosti. Govor o krizi oziroma krizah je zato del vsakdanjika nas, naših prednikov in verjetno zanamcev. Morda je temu pripisati tudi neobčutljivost do opozoril, da gre zdaj zares. Kako ponotranjiti resnost trenutka, ko smo preživeli že toliko »katastrof« in »kriz«, toliko zgodovinskih trenutkov, toliko napovedi in zlatih kletk?

Del te zgodovine je tudi šola, področje edukacije. Šola je nenehno v krizi, nihče nikoli ni zadovoljen z vlogami, ki jih šola opravlja, večina nas ima v rokavu številne nasvete, kako bi bilo lahko bolje.

Da ne gre za nekaj novega, dokazuje že Aristotel, ki je v Politiki razmišljal o edukaciji (str. 244):

»Mnenja o predmetu vzgoje in izobraževanja so močno deljena. Niso vsi istega mnenja o tem, kaj naj bi učili mlade, tako kar zadeva dobro kot tudi, kaj je pomembno za življenje. Mnenja so deljena tudi o tem, ali naj bo edukacija usmerjena predvsem k znanju/razumevanju ali v razvijanje moralnih veščin posameznika. Če pogledamo obstoječo prakso, je zmedena. Na podlagi obstoječe prakse ni mogoče soditi, ali je bolje posredovati znanja, ki so koristna za življenje, ali tista, ki so pomembna za dobro, ali tista, ki so povezana z znanjem.«

Priznajmo, da bi bil navedeni odlomek prav lahko del povsem sodobne literature, vzet iz npr. Šolskega polja ali kake podobne strokovne revije.

Podobno znano zvenijo ugotovitve, ki jih v svoji knjigi navaja Lesourne (1993), za katere težko verjamemo, da gre za poročilo vladi in zapise ob inšpekcijskem pregledu, ki so bili opravljeni 1876. Lesourne (1993, str. 71) povzema ugotovitve inšpektorjev, ki so v poročilu trdili, da so maturanti le redko razumeli splošni in preneseni pomen besed, da deset odstotkov dijakov ni bilo sposobno reševati matematičnih nalog, ker niso razumeli besedila, da je bilo predznanje povsem osnovnih matematičnih operacij tako slabo, da je bilo treba uvesti kratek repertitorij znanja, ki bi ga morali pridobiti na nižjih ravneh, pa tudi da se je le polovica dijakov (sedanjega drugega letnika gimnazije) sposobna učiti iz učbenikov, da o pridobivanju novega znanja

iz drugih strokovnih knjig ne govorimo. Coissandreaux (v Lesourne 1993, str. 241) opisuje gimnazijo ob koncu prejšnjega stoletja takole: »V začetku je bila matematika. In na koncu izpit. Metoda: hitra priprava na maturo. Ni treba biti pameten. /.../ Velja le pravilo vedno više in več. Prevladuje visoka stopnja znanstvenosti na vse bolj trhljih temeljih.«

Šola pa kot da se noče spremeniti, kot da obstajajo sile, ki kljubujejo vsem negodovanjem, kot da je šola naravna tvorba. Ne samo da ostaja praktično nespremenjena. V sodobnem svetu je skorajda edina konstanta, oprijemalno središče, ki je obvezna za določen del populacije, in to vse daljši čas. Kako je to mogoče? Če je šola vse preživela v bistvu nespremenjena, kdo je potem v krizi, njeni ustvarjalci, tisti, ki določajo šolsko politiko, ali morda tisti, na katerih šola stoji. So v krizi učitelji?

Od različnih odgovorov, ki jih je moč najti v literaturi, mi je najljubši odgovor Ire Shora (1999), ki ugotavlja, da je v krizi struktura delovanja sedanje šole. Odraža se v pasivnem odporu učencev, ki jim je šolsko znanje vse bolj samo menjalno sredstvo za pridobitev blaga – spričevala. Spričevalo je blago, katerega vrednost unovčujemo v okviru nadaljnjega izobraževanja oziroma ob vstopanju na trg dela. Stvari so preproste in predvsem (kar je očitno zahteva sodobnega časa) transparentne. Zato da je vsem jasno, za kaj gre. Gre za ocene, gre za spričevalo. Kaj vse se skriva za vsem tem, v koliki meri je spričevalo odraz znanja, postaja nepomembno. Nepomembno postane celo to, da smo morda s površinskimi formami oropali pedagoški proces njegovega bistva. Tako vsaj trdi Biesta (2007), ki opozarja, da smo pozabili, kaj konstituira pedagoški proces.

Poudarja, da je procesu učenja imanentno, da vključuje tveganje in da je učenje vsaj do neke mere usvajanje nečesa zunanjega. Tveganje tega, da se ne boš naučil, kar si želiš, kar bi se moral, da se boš naučil nečesa, kar te ne zanima in česar ne boš potreboval ali celo ne želiš (npr. česa o sebi). Poleg tega je vsako učenje vsaj do neke mere usvajanje nečesa zunanjega, nečesa, kar je obstajalo pred učencem, kar je rezultat učenja in šele postaja last učenca. Učenje je lahko zato dojet tudi kot nekaj motečega, nekaj, kar nas vznemirja. Bourdieu (2000) je zato večkrat poudaril, da je vsaka pedagoška akcija neke vrste transcendentno, simbolno nasilje nad posameznikom. Učenje namreč ni le usvajanje znanja, temveč zadeva učenčevo osebnost, njegovo odpiranje in vstopanje v svet. V procesu usvajanja znanja učitelj zato pogosto ne more predvideti vsega, ne more predvideti vseh posledic, izidov procesa učenja.

Biti učitelj torej pomeni nositi določeno odgovornost, biti odgovoren do učenca, dijaka, njegove individualnosti, čeprav ga pogosto ne poznamo, ne poznamo razmer, v katerih živi, o njem nimamo ustreznih informacij. Učitelj tako prevzema odgovornost za nekaj, česar pogosto ne pozna dovolj. Nosi odgovornost za nekaj, kar ni vnaprej znano,

določeno, kjer rezultata ni mogoče natančno predvideti. Prav zato je toliko bolj pomembno, da pedagoški proces temelji na zaupanju v učiteljevo profesionalnost, ki je pogoj za ustvarjanje etičnega prostora, ki spodbuja procese učenja.

Biesta (2006) poudarja, da koncept na učenca usmerjeno učenje, ki ga starši pogosto razumejo kot posamezniku povsem prilagojeno učenje, že v samem temelju instrumentalizira odnos med učiteljem in učencem in predvsem zanemarija dejstvo, da je procesu učenja imanentno tveganje, da rezultata nikoli ni mogoče povsem predvideti, da zagotovo vključuje tudi vrsto stvari, katerim bi se učenec odrekel, še posebej če dvomi o koristnosti poučevanega. Toda to je, kot smo že zapisali, lastno procesu učenja. Proces učenja zato nikoli ne more biti povsem usmerjen na učenca. Še posebej če upoštevamo dejstvo, da je vsako učenje ne le individualni, temveč tudi družbeni proces, in če upoštevamo dejstvo, da se človeškost človeka (eno od najpomembnejših poslanstev učenja) oblikuje v odnosu do drugih.

Razumevanje pedagoškega dela kot ekonomske transakcije povsem spremeni vlogo učitelja in učenca. Zanemari bistvo pedagoškega dela – to je, da učitelj in učenec skupaj sooblikujeta proces učenja. V okviru takega razumevanja pedagoškega dela je učitelju, ki naj bi bil usposobljen ravno za definiranje, načrtovanje procesa učenja (kaj je tisto, kar učenec potrebuje), odvzeta vsa profesionalnost.

Razlika med tržnim in profesionalnim modelom učiteljevega dela se ne kaže samo v vlogi učenec – učitelj, temveč tudi v vlogi staršev. Če naj bi proces vzgoje in izobraževanja temeljil na tržnem modelu, potem bi to pomenilo, da bi lahko mama napisala učiteljici, katere usluge pričakuje, da bo učiteljica nudila njenemu otroku tisti dan npr. 30 minut matematike, v tem času ponovite z njo ...

Razumevanje pedagoškega dela kot ekonomske transakcije spreminja vzgojno-izobraževalni proces v tehnično vprašanje učinkovitosti, zanemarija pa se vprašanje vsebine in namena. Hkrati so tako zanemarjeni socialni in interpersonalni vidiki vzgojno-izobraževalnega procesa. Pedagoškemu procesu je odvzeta dimenzija, ki posameznika usposablja za nenehno spraševanje, refleksijo, za oblikovanje novega razumevanja sebe (sense of self). Vprašanje, kdo smo in kaj želimo, namreč ni samo individualno vprašanje, temveč je v temelju povezano z razumevanjem sebe v družbi. Razumevanje pedagoškega dela kot ekonomske transakcije onemogoča razpravo o osvobajajočih ciljnih edukacije. Vprašanja o poslanstvu, namenih in vsebini izobraževanja, o profesionalni presoji, o demokratizaciji edukacije in v okviru tega razumevanja subjekta postajajo v tem kontekstu irelevantna.

Z instrumentalnim razumevanjem vzgoje in izobraževanja postopoma spreminjamo vlogo učitelja in učenca in

zanemarjamo bistvo vzgoje in izobraževanja, ki je v tem, da *učitelj in učenec proces učenja sooblikujeta*. Vzgoja in izobraževanje bi namreč morala ustvarjati prostor, kjer je uresničevanje posameznika kot subjekta omogočeno in kjer so pedagoški delavci soodgovorni, da učencem omogočijo njihovo uresničevanje v pluralnem in hitro spreminjajočem se svetu.

Ob tem se postavlja vprašanje, ali učitelj v okviru vzgojno-izobraževalne institucije (šole), katere organizacijski principi ostajajo v bistvu nespremenjeni od začetka uvajanja množičnega šolanja, sploh lahko vzpostavlja *demokratične, sodelovalne odnose*, v okviru katerih učitelj ni več nosilec moči, ki jo podeljuje po lastnem premisleku, temveč je *soustvarjalec opolnomočenja učenca*. Učitelj je namreč tisti, ki ustvarja pogoje za oblikovanje *etičnega prostora* za opolnomočenje učenca, da deluje kot subjekt, da se lahko uresničuje.

Odtujenost od bistva procesa učenja in poučevanja ima po mnenju Shora (1999), še en, pogosto prezrt, učinek – izgorevanje učiteljev. Sodobna edukacijska kriza naj bi tako temeljila na odtujenosti učencev od procesa učenja (nemotiviranost, brez želje po znanju) in na učiteljevem izgorevanju. Shor je prepričan, da obstaja neposredna povezanost med navedenima dejavnikoma. Meni, da več ko je učenčeve nemotiviranosti in apatije do učenja, bolj se povečuje učiteljevo izgorevanje. Pravzaprav gre za začaran krog. Z rešitvami, ki jih sodobni strokovnjaki predlagajo (nenehna dodatna strokovna spopolnjevanja učiteljev, nove in nove metode in strategije motiviranja učencev, medpredmetno, nadpredmetno – ali tudi brez predmetno? – povezovanje znanja) samo reproducirajo obstoječe, zato se zdi, kot da bi utapljajočemu ponujali kozarec vode.

Šola kot čakalnica na odraslost

Odtujitev od bistva šole (procesa učenja in poučevanja) se verjetno odraža tudi v negotovosti, kakšna naj bi bila vloga šole v sodobni družbi. Morda pa je prav odtujenost od bistva šole tudi razlog za iskanje nove vloge šole v vseh drugih dimenzijah, samo v prenosu znanja ne. Iskanje poslanstva šole v nečem, kar ni vezano na prenos znanja, ni novo. Že pred desetletji se je nekaterim (npr. Ilich, 1973) zdelo, da postaja šola v procesu prenosa znanja vse manj pomembna, saj naj na tem področju ne bi mogla ponuditi ničesar več. Še več. Prenos znanja naj bi celo uspešneje opravljali sodobni mediji. Prav zato je pozival k »razšolanju šole«, saj je menil, da šola, ki izgubi svojo vlogo prenašanja znanja, lahko odigra samo še vlogo (kot je poimenoval Althusser) ideološkega aparata države.

Razprave o tem, kaj je osrednja vloga šole, se z vso ostrino ponavljajo v zadnjem desetletju. Ecclestonova in Hayes (2009) se v knjigi *The Dangerous Rise of Therapeutic Edu-*

cation pridružujeta opozorilom, da sodobna družba nejasno opredeljuje osrednje poslanstvo, pomen in vlogo šole. Nejasnost poslanstva šole v sodobni družbi naj bi bila povezana z zmedenimi predstavami o sposobnostih in kompetentnosti otrok. Poudarjata, da so otroci razumljeni kot ranljivi, izpostavljeni stalnemu tveganju in nevarnosti. Tej oceni se pridružuje še prepričanje, da so nesposobni premagovati življenjske situacije, s katerimi se srečujejo. S tem se neposredno izraža nezaupanje do otrok in njihovih potencialov, pravzaprav gre za prikrito odzemanje odgovornosti in avtonomije na področjih, kjer se je še pred desetletji zdelo povsem normalno, da se mora otrok čim bolj samostojno odzivati na življenjske situacije.

Vlogo in položaj mladih ocenjujemo s stališča, kot da je samo po sebi razumljivo, da s potrpežljivostjo sprejemajo svet, v katerega so se rodili in so jim ga oblikovale prehodne generacije. Ob tem pozabljamo na opozorila, da mladi morda sprejemajo svet povsem drugače kot naše generacije in da ne sprejemajo opisa sveta, kot jim ga ponujamo.

Pa ne gre samo za zaznavo sveta, za povsem drugačna izhodišča pri razumevanju sveta, gre tudi za zanemarjanje dejstev, ki govorijo o povsem spremenjenem in pogosto protislovnem položaju mladih že v današnjem času, kaj šele v družbi prihodnosti. Najbrž ni mogoče dovolj poudariti številnih izzivov, s katerim bodo soočeni mladi zaradi demografskih gibanj, ki smo jim priča v Evropi (migracije, starajoča se populacija).

Ob vse bolj zgodnjem vključevanju v institucije je za sodobno družbo značilno tudi, da se čas šolanja vse bolj podaljšuje, s tem pa tudi vstop v svet delovno aktivnega prebivalstva oziroma svet odraslih. Vse bolj se zaradi družbenoekonomskih razmer odmika tudi čas, ko si mladi lahko samostojno oblikujejo svoj način življenja, se odselijo od staršev, ustvarijo družino. Zaradi podaljševanja šolanja in hkrati (četudi se mladi zaposlijo) podaljševanja obdobja, ko ostajajo mladi še vedno v svojih primarnih družinah, govorimo o t. i. "podaljšani adolescenci".

Po drugi strani mladostniki kot samostojni subjekti, potrošniki vse bolj zgodaj vstopajo na trg kot potrošniki. Vstop v svet potrošništva jim je omogočen prek staršev in zdi se, da na trgu praviloma nastopajo kot avtonomni subjekti. Lahko bi rekli, da gre za navidezno avtonomijo in samostojnost, ki ustvarja lažen vtis, da so mladi tudi zares subjekti družbenega delovanja. V resnici jim je samostojnost in avtonomnost dana ravno v tistem delu, ki jih ohranja pasivne in ujete v okvire, določene od drugih.

To seveda sproža številne napetosti. Po eni strani so mladostniki že zelo zgodaj soočeni z možnostjo svobodne izbire. Praviloma starši mladim omogočajo, da na trgu dobrin zgodaj avtonomno izražajo svoje interese in tako na trg vstopajo kot relativno svobodni potrošniki. Podobna

vloga jim je praviloma omogočena tudi v družinah, kjer jim je dana možnost soodločanja tudi o drugih družinskih vprašanjih. Vse to ustvarja navidezno samostojnost in avtonomnost. Navidezno zato, ker je stopnja samostojnosti povsem odvisna od staršev. Gre za neko vrsto podeljene samostojnosti in avtonomnosti, ki je lahko v trenutku, ko se starši odločijo drugače, tudi odvzeta. Pri tem je pomembno poudariti, da je stopnja avtonomije in samostojnosti, ki jo starši lahko podelijo mladostnikom, seveda odvisna od konkretnega družbenega prostora, povezana je s kulturo, ki ji družina pripada, pa tudi z družbenoekonomskim položajem družine.

Ob vsem povedanem se pojavlja tudi vprašanje, v koliki meri podaljševanje šolanja, vpetost v institucijo prispeva k podaljševanju skorajda popolnega nadzora nad življenjem mladih, ki ga lahko izvaja institucija v imenu države. Zdi se, da postaja razkorak med podaljšanim nadzorom javnih institucij nad mladostniki (podaljševanje obveznega šolanja) in privatno sfero, kjer so mladostniki vse bolj zgodaj samostojni in avtonomni (potrošniki), vendar le v mejah dopuščene, vse večji. Morda gre prav temu dejstvu pripisati oblike vedenja, ki jih sodobna mladina izraža v vse večji apatičnosti in celo samodestruktivnosti (nasilje nad lastnim telesom, droge ...).

Če je temu tako, potem se seveda toliko bolj zastruje vprašanje rekonceptualizacije šole, formalnega izobraževanja. Čemu je namenjena? Ali taka, kot je, dejansko deluje kot dinosaver? Je tu zato, da odvadi mlade misliti, ali celo samo zato, da so čim dalj varno spravljene, v zavetju, ker preprosto ne vemo, kaj bi z njimi. Je šola čakalnica za vstop v življenje, v svet odraslih. V svet, ki smo ga oblikovali in sedaj ne vemo prav dobro, kaj bi z mladimi, saj čisto dobro deluje tudi tako. Je podaljševanje izobraževanja potreba, nuja ali je namenjeno temu, da se mladi po obdobju adolescence, ko še želijo dejavno vstopiti v svet, utrudijo? Ugotovijo, da ta svet ni njihov, se umaknejo in sčasoma toliko postarajo, da postanejo »godni« za vstop v »življenje«. Katero življenje – v svet, kakršnega smo jim ga oblikovali?

Pozicioniranje kogar koli v čakalnico (še posebej) življenja pomeni odvzeti mu nekaj, kar je lastno človečnosti. Pomeni odvzeti mu možnost za soustvarjanje, za odgovorno usmerjanje svojega življenja, za skrb za druge. Vse to so elementi, ki tvorijo bistvo naše človeškosti. Prav zato se zdi, da je govor o neodgovornosti mladih, o njihovem posesivnem individualizmu, o brezvrednotnem svetu, v katerem živijo, sprenevedanje. Mladi na tak način niso v položaju zatiranih žrtev, so preprosto v položaju nevidnih, spregledanih. Zato se umikajo v svoj svet. Zakaj jim tam ni tuja požrtvovalnost do drugega, empatija ... zavezanost skupini?

Ali ni sprenevedanje tudi to, da potem od šole pričakujemo, da bo mladim »privzgjajala vrednote« nekega sveta, v katerem lahko živijo samo kot objekt?

O čem velja torej razpravljati ob vprašanju položaja mladih v sodobni družbi, konkretnije v izobraževanju. Zagotovo o tem, za kakšen svet pripravljamo mlade. Ali sploh vemo? Ali je to svet, ki pripada tudi mladim, ali potencira njihovo nenehno čakanje, da bodo povabljeni v »življenje«? Odvzemanje človeškega bistva (odgovorna skrb zase, za druge, možnost soustvarjanja ...) celotnim generacijam ni opravičljivo z ničimer. Zdi se, da so trenutno postavljeni v položaj iskanja izgubljenega smisla, in to se v šoli odraža kot popolna apatija, nezainteresiranost, nemotiviranost za razumevanje sveta, katerega del niso.

Izgubljeni posameznik

Aristotelov razmislek (citiran v začetku prispevka) zadeva bistvo edukacije – kaj je tisto, kar naj bi učili mlade. Šola naj bi posameznika pripravila za nadaljnje življenje, zato je zagotovo pomembno vprašanje, kakšna je ta družba oziroma kakšna naj bi bila družba, za katero pripravljamo posameznika.

Eden najvplivnejših orisov sodobne družbe je koncept družbe tveganja. Z njim je Beck opozoril na nekatere pomembne dimenzije sodobne družbe, vendar se zdi da je negotovost, ki je sicer stalnica našega bivanja, potencirana in prikazana kot posebnost sodobne in prihodnjih družb. Negotovost in nemočen posameznik, ki ni pripravljen na tegobe sveta, ki se ne čuti usposobljenega za življenje, postane osrednja podoba današnjega časa. Zdi se, da je šola, katere temeljno poslanstvo naj bi bilo pripravljanje učencev za življenje, vzela takšno videnje v zakup.

Integriteta posameznika je izpostavljena nenehni ranljivosti, razočaranju, obupu, grožnji in nujnosti pomoči. Predpostavka vsega početja tudi v šoli tako vse bolj postaja ranljivost in nezmožnost posameznika, da se sooča z življenjskimi vprašanji.

Po mnenju Ecclestonove in Hayesa (2009) je mogoče navedeno izhodišče razumeti kot infantilizacijo učencev in staršev, ki naj ne bi bili sposobni brez stalnih usposabljanj in pomoči reševati niti najbolj osnovnih življenjskih vprašanj. Šola naj bi tako vse bolj postajala prostor, kjer bi učencem in staršem nudili usposabljanje in pomoč. Navedena avtorja opozarjata, da usposabljanje in pomoč vključujeta določene (predvsem psihoterapevtske) koncepte, s katerimi naj bi se udeleženci izobraževanj naučili predvsem obvladovati čustva. Učiteljeva vloga naj bi se tako vse bolj spreminjala v nekoga, ki je dolžan nenehno nuditi čustveno oporo učencem in staršem, tudi za ceno (kot poudarjata Ecclestonova in Hayes, 2009) vdiranja terapevtskega pristopa v šolo.

Problem vdora psihoterapevtskih konceptov seveda ni v tem, da učitelj vidi učenca kot subjekt, da vidi tudi njegove čustvene potrebe. Problem nastane takrat, ko šolski sistem spodbuja, da se učenec vidi kot izgubljen posameznik, nenehno ranljiv in izpostavljen tveganju, da vidi sebe kot človeka s krhko identiteto. Človeka, ki ga je težko razumeti, človeka, ki ima zapleteno življenje, in učenca, ki ima kompleksne potrebe, pa jih nihče ne razume. Navedena avtorja opozarjata, da vgrajevanje tovrstnih stališč v delovanje šole potencira narcizem in introspekcijo otrok ter zanemari družbene dimenzije življenja in seveda tudi pedagoškega procesa (videti sebe kot del skupnosti, razumeti družbene okoliščine in kontekst bivanja ...).

Ecclestonova in Hayes (2009) sta v zvezi s problematiko vdiranja terapevtskih pristopov v šolo analizirala prakso angleških šol in ugotovila, da je vsakdanji jezik v vrtcih in šolah prežet z izrazi, kot so stres, anksioznost, pomanjkanje samozvesti, in hkrati z učenjem strategij, kako biti ljubljen, spoštovan, kako biti srečen. Šolska politika naj bi (kot odgovor na opisano stanje) vnašala še več oblik pomoči in terapevtskih strategij celo v vrtce. Poročata o tem, da se v vrtce in šole uvajajo strategije, kako čustvovati, kako upravljati s čustvi. Poudarjata, da vnesen terapevtski etos ponuja novo senzibilnost kot obliko kulturne kode. Gre za nabor pojasnil, razlag o tem, katera so prava čustva, pravi načini reakcij, gre za prakse in rituale, prek katerih ljudje osmišljajo sebe in druge. Tako že otroci v vrtcu internalizirajo navedene ideje in svoj dan v vrtcu opisujejo, kot da »so v stresu« ali da »so imeli nervozen dan« ...

Tisti učenec ali roditelj, ki se tovrstnih oblik ne želi udeleževati, je kaj hitro označen za čustveno zavrtega, zato se mu ponudi še več oblik pomoči za »pravilno čustvovanje«. S povečevanjem pomoči dejansko posamezniku tako odvezemajo kakršno koli moč za lastno delovanje, predvsem pa posegajo v njegovo integriteto.

Uvajanje terapevtske edukacije (prek obveznega koncepta vključevanja teh strategij v kurikulum) v angleških šolah je po mnenju Ecclestonove in Hayesa (2009) nevarno tudi zato, ker so čustva kar naenkrat predmet ocenjevanja, državnega nadzora in spodbujajo k ritualiziranim oblikam emocionalne podpore, ki jo nudi država. Terapevtska edukacija tako po njunem mnenju nadomešča cilje in poslanstvo šole z družbenim inženiringom čustveno pismenih državljanov, ki so naučeni, kako pravilno čustvovati. Učitelji pa znotraj takih usmeritev postajajo vse bolj čustvene negovalke otrok in staršev.

Furedi (2009) v razpravah o vlogi šole in vključevanju različnih oblik pomoči za razvijanje čustvene pismenosti opozarja na nevarnost t. i. kultiviranja ranljivosti, pri čemer gre na videz za koncept skrbi za posameznika, pa tudi drug za drugega. Kljub videzu se po njegovem mnenju ni moč izogniti nevarnosti, da gre za učenje ljudi, kaj

sreča je in kako jo videti. Govor o npr. sreči v absolutnih kategorijah (kot abstraktna občost, ki se kaže kot realna substanca, Žižek 2010) verjetno zbuja še večje nelagodje, saj tega ni mogoče vedno doseči, ker so predpisani vzorci, ki ne upoštevajo okoliščin, v katerih posameznik živi ... Hkrati spodbuja videnje posameznikove odgovornosti za dosego »absolutne kategorije« brez razumevanja družbenega konteksta.

Ob tem se vse bolj vzpostavlja vprašanje, ali taka usmeritev ovira šole pri uresničevanju osnovnega poslanstva, ki je razvoj (intelektualnih) potencialov in opolnomočenje učenca za avtonomno delovanje v skupnosti, za soočanje z življenjskimi izzivi. Zdi se, da opisane strategije usmerjajo učence predvsem k razumevanju sebe in svojih čustvenih odzivov (kot abstraktnih občosti), ne usposablja pa jih za razumevanje objektivnih okoliščin, konteksta in za presejanje situacije tudi v primerih, ko se jim zdi, da so v stresu, da so drugi ljudje nepravilni, da si sami zaslužijo več spoštovanja, ljubezni, razumevanja ...

Ne gre torej za vprašanje, ali mora šola v izvajanju temeljnega poslanstva upoštevati integriteto posameznika in različne dimenzije, ki jih posameznik prinaša v proces učenja in poučevanja. Gre preprosto za to, da premik v razumevanju temeljnega poslanstva šole pomeni tudi premik v strategijah, načinu dela, usmerjenosti šole. S premikom temeljnega poslanstva stran od prenosa znanja, od prenosa kulturnega kapitala in kulturnih artefaktov na mlajše generacije, se namenoma spregleda dejstvo, da je ravno znanje v sodobni družbi temeljna določnica družbenega položaja posameznika. Čas šolanja v takem primeru samo še potencialno družbeno neenakost, saj temeljno določnico položaja posameznika tj. posedovanje znanja izpušča iz področja družbene skrbi.

Ne nazadnje velja poudariti, da se vse bolj zanemarljivo dimenzija znanja. Prenos znanja nikoli ne vključuje samo bolj ali manj ponotranjeno, dobro razumljeno ipd. ponavljanje vedenj prejšnjih generacij. Znanje vedno odpira nove svetove, nove dimenzije, nas osvobaja od tukaj in zdaj, od tega, kar vidim s prostim očesom, od tega, kar tvori moj vsakdanjik, od videnja sveta samo skozi moje oko ... In kar je v okviru razprav ali današnja šola nudi dovolj možnosti za razvoj empatije je ravno dejstvo, da empatije, razumevanja sebe in drugih, naravnega in družbenega okolja ni mogoče razvijati brez vedenja o različnih načinih bivanja, o naravnem okolju, o izzivih in pasteh naravnega in družbenega ...

Na tem mestu smo želeli samo opozoriti, da so teze, ki zahtevajo premik poslanstva šole v inženiring emocionalne pismenosti, naivne in lahko celo nevarne, saj ustvarjajo vtis, da je mogoče samo s pravilnim uravnavanjem čustev, z empatijo (kot abstraktno občostjo) povečevati blagostanje posameznika in družbe. Ravno zaradi pomanjkanja us-

treznega znanja se lahko sicer dobronamerne težnje po razvoju čustvene pismenosti, po večji empatiji sprevržejo v svoje nasprotje. Premik poslanstva šole v opisano smer bi lahko (kot se je izrazil Woodhead 2003) pomenil v najboljšem primeru odvrčanje od poslanstva šole, v najslabšem primeru pa opuščanje temeljnega poslanstva – prenosa znanja, ki je temeljna določnica položaja posameznika v družbi znanja. Morda tudi zato avtorji (kot npr: Stobart 2008, Craig 2007, Matthews 2002, Emler 2001) opozarjajo, da prevelika pozornost, ki je v šoli namenjena nenehnemu ukvarjanju z občutki posameznika, lahko vodi do narcisizma, depresij in nizkih izobraževalnih standardov.

Lahko pa vodi tudi k temu, da ostajajo spregledane in nerazumljene družbene okoliščine našega bivanja ali, kot pravi Žižek (2010), da gre v tem primeru za kralja, ki misli, da je kralj, ki lastno kraljevskost razume kot svojo neposredno lastnost in ne kot simbolni mandat, ki mu ga je naložila mreža intersubjektivnih relacij, del katere je tudi sam. In še (Žižek 2010): »Paradoks določa simbolni red kot red virtualnosti: čeprav je to red, ki »na sebi«, neodvisno od posameznikov, ki vstopajo v razmerje do njega, čeprav je dejanski le v dejanjih posameznikov, nima nobene eksistence – pa je vseeno substanca teh posameznikov, objektivno nasebje njihovega družbenega obstoja.«

Je znanje sploh še pomembno

Na videz se zdi vprašanje, ali je znanje sploh še pomembno, retorično. Pa temu ni tako. O tem nas prepričuje vrsta dokazov.

Koncept menjalnih razmerij, blaga, določanje ekvivalentov se je očitno zažrl v vse pore našega življenja. Zato ni presenetljivo, da sta za učence in starše pomembna spričevalo, ocena v spričevalu, znanje pa le toliko, kolikor je določeno kot ekvivalent menjave za oceno oziroma spričevalo. Vsi naporji za usvajanje znanja morajo biti zato skrajno racionalno odbrani – v skladu z znanim economicističnim razmislekom o čim manjšem vložku za čim večji iztržek. Tako smo v pedagoškem procesu že kar vajeni vprašanj: »Za kaj bom pa to rabil/-a«? In končno, saj res – za kaj?

Pred desetletji so morali vsi osnovnošolci natančno poznati delovanje fotoaparata, učili so se o zaslonkah, objektivu, razvijanju slik v temnicah ipd., o delovanju nekaterih strojev ... Koliko pedagoških ur je šlo za to? Danes večine strojev, katerih delovanje je bilo treba dobro poznati, ni več, fotografiranje poteka z aparati, ki niso več niti fotoaparati, ampak kar mobilni telefoni. Saj res, po katerih principih, konceptih delujejo ti aparati? Kdo bi vedel, pomembno je, da jih znamo uporabljati. Ko se pokvarijo, se jih tako ali tako ne splača popravljati.

Torej, katero znanje je tisto, ki naj bi ga posredovali mlajšim generacijam, če pa po eni strani tako hitro zastareva,

po drugi pa tudi nihče ne ve, katera znanja bo zares rabil (ob tem, da se od šole pričakuje, da bo mlade pripravljala za svet dela)? Vse manj se ve, ali bo za svet dela sploh rabil kakšna znanja, še manj, katera. Rifkin (2004) namreč v knjigi *Konec dela* (2004) napoveduje da bo vse manjši del populacije zaposlenih (takih, ki bodo imeli zaposlitev, kot jo pojmujeemo danes).

Ali je znanje sploh še pomembno ?

Čeprav radi uporabljamo oznako, da je današnja družba družba znanja, ob tem premalo poudarjamo, da ne gre samo za hitrost odkrivanja novih znanstvenih in tehnoloških dosežkov, temveč gre preprosto za dejstvo, da je posedovanje znanja temeljna določnica položaja posameznika (kar za pretekle družbe ni veljalo tako absolutno), da posameznik v sodobni družbi preprosto ne more biti subjekt družbenega delovanja, če ne poseduje določene količine znanja. To ne nazadnje dokazujejo tudi rezultati mednarodnih raziskav, ki dokazujejo, da je brez določenih znanj (izraženih kot pismenost) vnaprej obsojen na življenje na družbenem robu.

V primerjavi s preteklimi družbami je sodobna družba tudi vse bolj kompleksna. Posameznik je soočen z različnimi mrežami, identitetami, ravnmi delovanja. Kress (2006) opozarja, da smo vsi, ki smo starejši od 40 let, vzgojeni v okviru starih mitov in predstav, ki pomembno uokvirjajo naše mišljenje. Lahko bi rekli, da vsak od nas nosi v sebi prtljago (predstave, mite) devetnajstega stoletja (Kress 2006, str. 161), sedanost pa prinaša revolucijo pomenov, zato ni mogoče več računati na to, da je dovolj znanje, ki smo ga pridobili nekoč. Potrebna bo stalna refleksija in osmišljanje našega bivanja.

Kress (2006) tako poudarja, da smo bili več stoletji dediči ustaljenega miselnega okvira, načina razumevanja sveta. V okviru tako poljedelske kot tudi industrijske kulture so se oblikovali svojevrstne predstave, miti in metafore o našem bivanju, ki so pomembno sooblikovali imaginacijo posameznika. Zdi se, da se temeljne prestave (imaginacije) o našem bivanju med obema kulturama niso bistveno razlikovale. Še več, zdi se, da je šlo za neko vrsto povezanosti in prepletenosti konceptov in predstav. Zamenjavanje in spreminjanje konceptov nista bila nenadna procesa, temveč je šlo za postopno prepletanje. Relativna obstojnost konceptov je zagotavljala stabilnost in homogenost družbe, še posebej ker sta obe obdobji trajali dolgo. Kljub spremembam, ki so nastopile v zadnjih stoletjih, so koncepti, predstave, pa tudi metafore ostali v temelju nedotaknjeni ali boljše dovolj nedotaknjeni, da so še vedno služili kot področje identifikacije.

Danes živimo v svetu vzporednih svetov, ki nam jih omogoča in zagotavlja sodobna tehnologija. Živimo v svetu, *ko je čas izgubil trajanje* in odmev prvobitne preteklosti

in je človek izgubil čut za samega sebe kot zgodovinsko bitje, *saj ga ogroža teror časa*. Zdi se, da se je doživljanje prostora in časa zaradi hitrosti zliilo, nastala naj bi časovna prostorska zgostitev, obe temeljni razsežnosti sta se pred nami prekucnili na glavo – *prostor je postal čas in čas je postal prostoren*. Kot da bi živeli v nenehni sedanosti, ki jo je sploščila hitrost (Pallasmaa 2007).

Revolucija pomenov se dotika prav prostora in časa, kategorij, ki jih je že Durkheim opredelil kot osnovni logični kategoriji človeškega razuma. Durkheim je opozarjal, da na pojmovanje logičnih kategorij v sodobnem svetu pomembno vplivata jezik in znanost. Poudarjal je, da znanost tudi zaradi kompleksnosti sodobnega sveta vse bolj vpliva na oblikovanje temeljnih pojmov in strukture našega mišljenja, zato družba zahteva, da jo usvoji vsak posameznik (Durkheim, v Ivković 1985, str. 91). Hkrati znanost v današnjem času vse hitreje prinaša spoznanja, ki temeljito rekonceptualizirajo temeljne bivanjske kategorije, tudi kategoriji prostora in časa.

Najnovejša znanstvena spoznanja postavljajo na preizkušnjo prav »minimalni logični konformizem« naše civilizacije in spreminjajo tradicionalne predstave o svetu, o našem bivanju. Eden najvplivnejših fizikov sodobnega časa Hawking (2007, str. 131) razlaga: »A teorije strun pesti večji problem: zdi se, da so skladne le, če ima prostor-čas bodisi deset bodisi šestindvajset dimenzij namesto običajnih štiri! /.../ Zakaj ne opazim teh dodatnih dimenzij, če zares obstajajo? Zakaj zaznavamo le tri prostorske in eno časovno dimenzijo?«

Odgovori na temeljna bivanjska vprašanja še zdaleč niso več enoznačni. Kress (2006) poudarja, da gre za generacijsko spremenjeno razumevanje sedanosti in prihodnosti. Mladi naj preprosto ne bi več pristajali na opise sedanosti (sveta), kot jo prikazujemo starejši. Tudi sicer naj bi sodobna družba odpirala številna druga bivanjska vprašanja, ki zahtevajo temeljit premislek o našem bivanju.

Rifkin (2004, str. 109) navaja nekaj značilnosti zadnjih dveh desetletij, in sicer: dramatično povečanje cene energije, izjemno povečanje stroškov za raziskovanje in razvoj, vse krajša življenjska doba proizvodov (ti so vse hitreje nadomeščeni z novimi, modernejšimi), vse višja cena delovne sile, globalizacija, vse manjši ekstraprofiti, vse manjši učinek hierarhično organiziranih struktur. Največji izzivi sodobnih družb pa naj bi bili povezani z razreševanjem energetskih in okoljskih vprašanj ter z razreševanjem vprašanj, povezanih z demografskimi spremembami, kot so staranje populacije in migracijska gibanja. Tako naj bi bili (Rifkin 2004) na pragu tretje industrijske revolucije, ki naj bi povzročila velike tehnološke spremembe in spremenila načine našega bivanja in organiziranosti družbe.

Do neke mere so podobna videnja Žižka (2010), ki meni, da se v sodobnem svetu srečujemo s štirimi antagonizmi, in sicer: z ekološko katastrofo, neujemanjem zasebne lastnine s tako imenovano intelektualno lastnino, družbeno-etičnimi posledicami novih tehnologij (zlasti biogenetika) in z novimi oblikami izključevanja.

Vsi antagonizmi izražajo kompleksnost sodobne družbe, ki očitno zahteva nenehno prevrednotenje sveta, v katerem živimo. Gre za svet nenehne refleksije. Ob tako kompleksnem svetu je še toliko bolj pomembno ne tisto, kar ljudje mislijo ali si zamišljajo, da počnejo, temveč tisto, kar dejansko počnejo. Pri izbiri dejanj pa je treba vedeti, da moje sedanje ravnanje določa moja zaznava možnih prihodnjih izidov mojih sedanjih ravnanj. To neposredno pomeni, da je odločitev za delovanje povezana z mojim razumevanjem zrcaljenja preteklosti v prihodnost, rezultati mojih odločitev pa se zrcalijo nazaj v sedanjost. Kompleksnost sveta in vpliva mojih današnjih ravnanj na sedanjost in prihodnost zahteva, da posameznik poseduje količino znanj, ki mu omogoča refleksijo preteklih, sedanjih in prihodnjih delovanj. Še posebej, ker mu je že v okviru političnega odločanja (v parlamentarni demokraciji) dana možnost, da vse pogostejše odloča tudi o zelo specifičnih in strokovnih vprašanjih, da ne govorimo o možnostih iz vsakdanjega življenja posameznika, o katerih ima pravico odločati, ne da bi zares poznal vse okoliščine, še posebej če za odločanje ne poseduje dovolj znanja.

Šola je bila ustanovljena prav zato, da posreduje znanja, ki jih posameznik v sodobnem svetu potrebuje. Potreba po množičnosti šole izhaja iz potrebe po (vsaj do določene mere) usposobljenem posamezniku za življenje v vse bolj kompleksni družbi/državi. Zato se zdi, da je šola brez znanja kontradikcija in adjectum. Ob tem ni odveč opozoriti, da je zahteva po šolski obveznosti del boja za odpravljanje družbenih neenakosti. Če je znanje temeljna določnica položaja posameznika, potem je seveda toliko bolj pomembno, kako je znanje dosegljivo in komu. Odrekanje vloge šole pomeni potencirati družbeno neenakost – zavestno vplivati na to, da ljudem znanje ni dostopno niti do te mere, da bi lahko bili subjekti družbenega delovanja.

Prav zato je šola v sami biti povezana z vprašanjem družbene neenakosti. Vprašanja, povezana z družbeno (ne)enakostjo, so šoli imanentna in jih zato preprosto ni mogoče spregledati.

Demokratizacija šole in/ali znanja

S čim je torej povezana kriza šole?

Edukacija je v sodobni družbi ujeta v številna protislovja, ki se kažejo v potrebi po prevrednotenju nekaterih predpostavk – tudi predpostavk, na katerih temelji organizacija sistema edukacije in v okviru tega še posebej množičnega

šolanja. Spremembe zahtevajo ponovne premisleke o konceptih usvajanja in posredovanja znanja ter načinih njegovega vrednotenja. Zagotovo bodo novi koncepti usvajanja in posredovanja znanja zahtevali tudi spremembe v *organizaciji šole, spremembo odnosov avtoritete in moči, avtonomije in odgovornosti*.

Nobena sprememba pa ne more posegati v konstitutivne elemente, na katerih je množično šolanje zasnovano. Sprememba temeljnih določnic delovanja šole bi pomenila, da gre potem za nekaj drugega – ne več za koncept množične šole, ki temelji na predpostavki, da je za življenje v kompleksni družbi nujno posedovanje določene količine znanja ter da mora biti vsaj temeljno znanje, ki me usposablja kot subjekt družbenega delovanja, dostopno vsem.

Kako potem razreševati protislovja, v katere je ujeta množično šolanje? Kako reševati krizo šole, ki se po Shorovem mnenju odraža v neskončni apatičnosti in nemotiviranost učencev ter v izgorevanju učiteljev?

Nekaj ponujenih receptov je bilo že mogoče videti. Kar nekaj jih je povezanih z redefinicijo šolskega znanja. Katero znanje je torej tisto, ki ga naj posreduje šola. Verjetno dobronamerno izhodišče, da bi bilo nujno povečati motivacijo učencev za učenje, se je izrodilo v iskanju strategij, kjer preprosto ni več ločnice med vsakdanjim znanjem in znanjem, ki naj ga posreduje šola. Kot da bi šlo za znanje na isti ravni, kot da bi pozabili, da se šolsko znanje razlikuje od vsakdanjega znanja ravno po stopnji objektivnosti, preverljivosti, možnosti splošitve, da samo tako znanje lahko prispeva k utrjevanju osvobajajoče dimenzije znanja, samo tako znanje lahko vidi za pojavnimi ravni stvarnosti, razpoznava v obstoječem skrite pomene. Vsakdanje znanje namreč temelji na razumevanju realnosti, ki implicira nevednost udeležencev.

Dvig motivacije pri učencih naj bi dosegali tudi z samostojnim odločanjem učencev, kaj jih zanima, in z izbirnostjo. Ob tem se pozablja, da človek lahko izbira med možnostmi šele takrat, ko poseduje določeno količino znanja. Opuščanje javnega dobrega (kar znotraj šole pomeni korpus znanj, ki me usposablja za življenje) v javni šoli in prelaganje tako pomembnih odločitev na posameznika pomeni odrekanje enemu od konstitutivnih elementov javne šole – tj. usposabljanje vseh članov družbe, da so subjekt družbenega delovanja. Da vprašanj, povezanih z izbirnostjo, ni mogoče jemati zlahka, dokazujejo številne strokovne diskusije. V okviru navedenih razprav se pojavlja vprašanje, kako je mogoče ob izbirnosti ohranjati jasno strukturiranost znanja, kako preprečiti, da se z izbirnostjo ne potencirajo učinki kulturnega kapitala in družbene (ne) enakosti ipd.

Eden od receptov, kako povečati motivacijo učencev, je tudi instrumentalizacija znanja, ki se kaže v razumevanju, da je

treba izhajati iz učenčevega okolja, mu ponujati primere, ki jih pozna, temeljiti na avtentičnih nalogah, predvsem pa ostajati pri čim bolj konkretnem – uporabnem znanju. O pasteh instrumentalizacije znanja ne samo svariijo različni strokovnjaki (npr. Young, Muller) – ustanovili so celo gibanje *back to knowledge*, v okviru katerega želijo dvigniti zavedanje o pomenu splošnega znanja. Poudarjajo, da je avtentičnost v šolski praksi težko doseči, okolja, iz katerih učenci izhajajo, so zelo različna, zato se lahko zgodi, da učitelj s primeri, ki so bližje pravzaprav njemu in njegovemu kulturnemu kapitalu, celo otežuje možnost učenecem, da razumejo ponujene primere, metafore, kaj šele da jih poskušajo posplošiti. Hkrati se zavzemajo za temeljito splošno izobrazbo, saj je v času, ko skorajda ni mogoče napovedati, kaj oz. katera znanja bodo učenci potrebovali v prihodnosti, temeljita splošna izobrazba edino zagotovilo, da bodo lahko posamična, fragmentarna znanja, ki jih bodo v življenju pridobivali, pripeli na trdno strukturo splošnega znanja.

Sklep

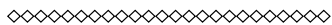
Zdi se, da je vsega preveč (novih strategij poučevanja, novih zahtev, predmetnih, nadpredmetnih povezovanj, vseh šolskih pristopov ...) in od preveč boli glava. Toda stvari so zelo preproste, le k temeljem se je treba vrniti. Zakaj že je šola postala obvezna? Ali ni morda zato, da bi bili lahko državljani še vedno subjekt v tej kompleksni družbi? Da pa bi temu bilo tako, potrebujejo določena znanja – ne samo zato, da bi bili uspešni pri delu, temveč tudi zato, da bi lahko sprejemali odgovorne odločitve do sebe, drugih, do naravnega in družbenega okolja. Občutek izgubljenosti v družbi tveganja ne more biti manj ogrožujoč, če nas nekdo prepričuje, da se moramo soočiti s svojimi strahovi, jih sporočiti komu, ki nas bo razumel, se s tistim, ki nas razume, več pogovarjati. Premagamo ga lahko samo, če

imamo občutek, da se lahko kompetentno in do neke mere avtonomno soočamo z izzivi, ki nam jih prinaša vsakdanjik. Ena od ključnih dimenzij kompetentnosti pa je posedovanje znanja. In ravno to je naloga šole.

V zadnjem desetletju se zaradi razvoja biološke znanosti ravno ob teh vprašanih sprašujemo, kako etični smo, kako delovati etično. Žižek (2010) na to odgovarja: »... milost nas blagoslovi, kadar smo kot etični dejavnik zmožni avtonomnega delovanja ...«. Zmožnost avtonomnega delovanja je v veliki meri odvisna tudi od znanja, ki vključuje etične dimenzije. Da bo naše delovanje lahko avtonomno in odgovorno, mora svoje postoriti tudi šola.

LITERATURA

- Biesta J. J. G. (2006): *Beyond Learning: Democratic Education for a Human Future*. London, Paradigm Publishers.
- Bourdieu P. (2000): 'The »progressive« restoration'. *New Left Review* 14: 63–77.
- Craig C. (2007): *The Potential Dangers of a Systematic, Explicit Approach to Teaching Social and Emotional Skills*. Glasgow, Center for Confidence and Well-Being.
- Ecclestone K., Hayes D. (2009): *The Daungerus Rise of Therapeutic Education*. London, Routledge.
- Emler N. (2001): *Self-Esteem: The Costs and Causes of Low Self-Worth*. York: Josoph Roewntree Foundation.
- Hawking S. (2007): *Krajša zgodovina časa*. Učila.
- Ivković M. (1985): *Vaspitanje i društvo*. Niš, Gradina.
- Kress G. (2006): Learning and curriculum. Agency, ethics and aesthetics in an era of instability. V: *Schooling, Society and Curriculum*. Moore A. (ur.). London, Routledge.
- Lesourne J. (1993): *Izzazovi 2000. godine*. Zagreb, Educa.
- Matthews G.(2002): *Emotional Intelligence. Science and Myth*. Cambridge, Massachusettes Institute for Technology Press.
- Pallasmaa J. (2007): *Oči kože*. Ljubljana, Studia humanitatis.
- Rifkin J. (2004): *Konec dela*. Ljubljana, Krt.
- Shor I. (1987): *Freire for the Classroom; A Sourcebook for Liberatory Teaching*. Portsmouth, Boynton/Cook Publishers.
- Stobart G. (2008): *Testing Times: Uses and Abuses of Assessment*. London, Routledge.
- Woodhead C. (2003): *Let off for bad behavoir*. The Sunday Times, 16 November.
- Žižek S. (2010): *Začeti od začetka*. Ljubljana, Cankarjeva založba.



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.

Diverziteta v pogledih na filogenetiko (Odmev na neki 'sistematski pogled') *Diversity of views on the phylogenetics (A response to a 'systematic perspective')*

Boris Sket

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

Izvleček: Članek je odmev na članek P. Trontlja (Trontelj 2009). Nekoliko drugače tolmači klasično in kladistično filogenetiko. Razložiti skuša nekatere nesporazume v svetu filogenetikov in sistematikov ter drugače tolmačiti nekatere trditve.

Abstract: The article is a response to an article by P. Trontelj (2009). Different interpretations of the classical and cladistic phylogenetics are presented. Some misapprehensions in the world of phylogeneticists and (bio) systematists are attempted to be explained. Some author's statements are being interpreted differently.

Uvod

Med kar pozornim prebiranjem zapisov z mednarodnega posveta o biodiverziteti (raznolikosti živih sistemov) sem seveda prebral tudi članek P. Trontlja (Trontelj 2009), ob katerem moram dati nekaj pripomb. Želim le pokazati, da je ob nekaterih trditvah mogoče, v nekaterih pa celo nujno razmišljati drugače. In drugačni sklepi so možni, včasih celo primernejši. Ker je zbornik (Strgulc-Krajšek *et al.* 2009) namenjen predvsem seznanjanju z novostmi v znanosti in je le v majhni meri morda tudi vzpodbuda za nadaljnje raziskovalno delo, se mi zdi takšen odmev koristen. In ker je to namenjeno predvsem učiteljem, ki naj bi vedenje posredovali naprej, se čutim zanj celo obvezanega. Na začetku bom skušal razjasniti nekatere splošne poglede, v nadaljevanju pa dati alternative še nekaterim podrobnostim.

Predvsem se zavzemam za odprtost, širino dožemanja, v nasprotju z usmerjenimi, vnaprej določenimi sklepi. Skratka, za izogibanje predsodkom, tudi če so 'moderni'.

Pojasnilo: Z *nagnjenini črkami* so tiskani dobesečni citati iz obravnavanega članka (in, seveda, imena rodov in vrst).

Evolucija in revolucija filogenetike

Trontelj pravilno pove, da je 'Ernst Haeckel /.../ skoval ime filogenija', vendar pa, 'miniti je moralo še skoraj celo stoletje, preden je biologom uspelo formulirati povsem jasno in nedvoumno povezavo med sorodnostjo, temelječo na filogeniji, in naravnim sistemom'.

Haeckel seveda ni skoval tega izraza tjavendan, temveč za neko konkretno vsebino. Po Haecklu (1866, po Dayrat 2003) je filogeneza razvoj, evolucija, posamezne 'razvojne linije' (torej skupine poljubne širine); filogenija pa je 'zgodovina' tega razvoja, ki jo ponazarja zaporedje razvojnih stadijev. V vsakdanji rabi ta izraza pogosto mešamo, enačimo. To se je dogajalo celo njunemu avtorju Haecklu in v večini besednih zvez, sobesedil, to ni nič hudega. Filogenetika pa naj bi bilo ukvarjanje s filogenijo ali filogenezo živih bitij. Tista 'jasna in nedvoumna povezava' sistema s filogenezo pa je dala sisteme, ki jih imenujemo 'konsekventno filogenetski'; naravni so bili tudi zgodnejši sistemi.

(Torej: 'staro' in 'novo')

Najbrž so skoraj vsi sistematiki, ki so delali za Haecklom, skušali upoštevati filogenetske odnose pri izgrajevanju sistema. Ni jih bilo malo in vsekakor je bil tak tudi naš Jovan Hadži. Bil je celo predvsem filogenetik in le postransko tudi sistematik. Filogenetika je zanje pomenila ugotavljanje evlucijskih poti pri nastajanju glavnih živalskih skupin, debel, razredov, redov. To je v veliki meri pomenilo iskanje 'manjkajočih členov'. Pri tem so se največ zanašali na ugotavljanje izvornih (primitivnih, pleziomorfnih) lastnosti pri predstavnikih posameznih skupin. In prav tu se je skrivala past.

Sredi 20. stoletja je nemški entomolog Willi Hennig postavil temelje filogenetske sistematike, ki je danes precej splošno sprejeta kot edina možna pot do naravnega sistema. Res je Hennigova velika zasluga, da je opozoril na hudo napako poprejšnjih filogenetikov. Po njegovi zaslugi

vemo, da nam edino sinapomorfije, torej skupne izpeljane lastnosti (pridobljene, apomorfne lastnosti, evolucijske novosti), govorijo o skupnih prednikih. Kajti če se ponasata dve vrsti z enako evolucijsko novostjo, je najbolj verjetno (torej ne čisto nujno!), da se je ta pojavila pri nekem skupnem predniku, torej enkrat, ne pa pri vsaki vrsti posebej, torej dvakrat. To je danes temeljna postavka filogenetike, ki je sprožila pravo prekucijo, revolucijo, saj žal razvrednoti in zanika vse poprejšnje filogenetske hipoteze (upodobljene v filogenetskih drevesih). Pozneje bomo videli, da je Hennig na to svojo zaslugo navezal še nekaj manj koristnih novosti. Zato njegovi pogledi tudi niso tako zelo splošno sprejeti, kot nas nekateri kolegi želijo prepričati.

Stari filogenetiki so se torej ukvarjali predvsem z **razvojem**, saj smo že ugotovili, da je filogenija ali filogeneza zaporedje dogodkov ali stadijev v evolucijskem razvoju določene vrste ali širše skupine. **Danes** pa se filogenetiki ukvarjajo predvsem s **sorodstvenimi odnosi** med vrstami ali skupinami, medtem ko razvoj podobe in zgradbe precej zanemarjajo. Lahko bi rekli, da je bila klasična filogenetika zanimiva predvsem z evolucijskega stališča, zlasti za raziskovalce zgradbe in funkcije. 'Nova' filogenetika pa je bolj zanimiva za sistematika in za biogeografa. Lahko bi se celo reklo, da je Hennig speljal filogenetiko v napačno smer. Iz ugotavljanja poteka evolucije-spreminjanja-prilagajanja (ki res ni dajalo zanesljivih podatkov o sorodnosti) v ugotavljanje samo sorodnosti (ki pa **ne pove nič o poteku oblikovne in gradbene evolucije**). Razlike so se še stopnjevale, ko so začeli namesto morfoloških taksonomskih znakov uporabljati molekulske. Izkazalo se je, da včasih dajejo eni in drugi čisto nasprotujoče si rezultate; zato združevanje obojih seveda ne more dati pravilnejše podobe. Sorodnost ima s filogenezo ravno toliko (vzročne) zveze, da večina biologov verjetno ni zaznala spreminjanja pomena, da se je novost kar neopazno udomačila. Semantično pa 'filogenija' in 'sorodnost' nimata zveze. Čeprav **filogenetika** seveda lahko vključuje tudi ugotavljanje sorodnosti!

S tem nikakor nisem poskušal braniti zgrešenih postopkov in napačnih rezultatov klasičnih filogenetikov. Ne morem pa sprejeti trditve, da oni niso bili filogenetiki (kot trdi npr. Trontelj, osebno). Njihove (znanstvene) špekulacije o poteku filogeneze so ohranile določeno vrednost, le sistematike ne moremo graditi na njih. Treba jih bo odvezati od sistematike – in seveda od kladističnih orodij. Morda ima sodobna genetika (pa ne mislim molekulske) nekaj odgovorov na tovrstna filogenetska vprašanja.

Tisti biologi, ki skušamo razumeti tako stare kot nove, to spremenjeno, henigovsko, smer v filogenetiki in sistematiki raje označujejo kot '**konsekventno filogenetiko**' ali kar kot '**kladistiko**' (po rabi kladističnih orodij) (Mayr in Ashlock 1991). Glavna značilnost in ena od najbolj vprašljivih

posebnosti konsekventnih filogenetikov je nepriznavanje parafiletskih taksonov.

(Podolgem ali počez)

Težko bi se strinjal s Trontljevo trditvijo: *Evolucija biodiverzitet je razvejanje, ne vzpenjanje po lestvi*. Najbrž sta kar oba pojava enakovredni in vzročno povezani sestavini evolucije, tudi evolucije biodiverzitet. Do pospešene radiacije (razvejanja razvojne linije) pride namreč vsakič, ko se pripadnik razvojne linije znajde v novi adaptivni coni. To pa pomeni bodisi v novem (še nezasedenem) okolju ali pa na novi razvojni stopnji. Vzpenjanje je torej prvotnejše in bolj splošno pomembno. Vzpenjanje po lestvi je tisto, kar omogoči nove razvejitve! Res je, da tudi razvejanje olajšuje (a le olajšuje) vstop v nove adaptivne cone, a ni nujen pogoj zanj.

Slogan »od molekule do človeka« bi moral zamenjati z ustrežnejšim: »od molekule do milijonov najrazličnejših vrst, med njimi tudi človeka«. To je pa čisto odvisno od tega, kaj hočemo povedati, poudariti. V nekem pogledu človek je najuspešnejše, torej najnaprednejše bitje. Ne le da je zasedel skoraj vso zemeljsko oblo, je tudi že vstopil v novo, psihosocialno, stopnjo evolucije. Dejstvo, da že dolgo škoduje samemu sebi, tega dejstva ne razvrednoti, ni nič posebnega. Tako bi lahko rekli za vsako vrsto (oz. populacijo), ki je z gostoto dosegla kapaciteto okolja. Le človek pa si je zmožen v tako izjemni meri tudi širiti – ja, in tudi utesnjevati – okolje.

Povsem drug vidik je seveda količinska biodiverzitet. Morda bi lahko rekli, da je klasična filogenetika predvsem(!) vertikalni pogled na filogenezo (vzdolž predhodnikov predhodnikov – ali pa skozi čas), sodobna pa – spet predvsem – horizontalni pogled (poprek, prek sestrskih taksonov, v danem trenutku). Dejanska filogeneza je seveda oboje. Od miselne širine razpravljalca pa je odvisno, v kolikšni meri je to zmožen (ali pripravljen) dojeti. Morda so nekoč horizontalno komponento malce zanemarjali, saj biodiverzitet (ki jo ta pojasnjuje) ni bila tako modna kot danes. Nobenega razloga pa ni za današnje ozkogledno omalovaževanje vertikalne komponente. Vsekakor sta obe povezani in močno soodvisni.

Torej tako '*od molekule do človeka*', kot '*od molekule do milijonov vrst*'.

Kladistov zagatno besedovanje

S formaliziranjem svojih dejavnosti so kladisti ustvarili lažen vtis eksaktnosti, ki lahko močno zavaja! Tudi kladistične metode namreč slonijo le na statistični verjetnosti. Hennig in njegovi somišljeniki so v filogenetiko in posledično v sistematiko vpeljali tudi nekoliko svojevrstno izražanje, nekaj 'novorek'. Ta je največkrat upravičen, včasih

pa tudi vprašljiv. Predvsem moti spreminjanje pomena že vpeljanim izrazom. S tem tudi zanika identiteto vse filogenetike pred seboj.

(Problem prednikov)

Kladisti načeloma ne priznavajo, da bi bili med živečimi vrstami tudi predniki drugih. Najtesneje sorodne živeče vrste označujejo kot sestrške. To je povezano s podmeno, da nove vrste nastajajo z enakovredno cepitvijo poprejšnjih. To je morda v večini primerov opravičljivo, v ne prav redkih primerih pa tudi ne. Predstavljajmo si splošno razširjeno vrsto, kot je, recimo, skoraj panevropski navadni vodni osliček (*Asellus aquaticus* (Linne)). Nekatere njegove populacije so se vselile v podzemlje, takšnih je nekaj v podzemeljski Pivki, pa v Krki. Kakšna populacija se je pri tem toliko spremenila, da se je reproduktivno osamila, postala je nova vrsta (po kakršnem koli kriteriju). Izgleda, da je tako nastal timavski vodni osliček (*A. kosswigi* Verovnik, Prevorčnik et Jugovic). Vendar pa se nepregledna množica populacij *A. aquaticus* po vsej Evropi zato ni čisto nič spremenila, ločitev, 'izguba', ene populacije se ji pač ne pozna. Mar lahko rečemo, da *A. aquaticus* po odcepu tiste vrste ni več isti? Ali pa da je kot sodobna vrsta nastal šele po tej odcepcitvi? Podobnih primerov je še več.

Da ne govorim o ribici zetu (*Gasterosteus aculeatus* Linne), ki že iz davnin živi nespremenjena v obrežnih morjih, z večkratnim vseljevanjem v številna jezera na palearktičnih obalah pa nastajajo nove in nove sladkovodne vrste. Večinoma kar v zaporednih parih, po ena bentoška in ena pelaška jezerska oblika. Vsaj deloma se te izoblikujejo v 'biološke' vrste. Mar niso te vrste dejansko potomke svoje morske sodobnice? Ali bi lahko zato rekli, da je ob vsakem (!) takem dogodku tudi tista orjaška morska populacija postala nova vrsta? Ali tisto res ni preprosto prednica slakovodnih?

Takšno kladistično besedovanje botruje tudi nerodnosti, kot se je zgodila Trontlju pri razlagi *Slike 1*. Skupne prednike tam označuje za 'izumrle', a očitno s tem ne misli fizičnega izumiranja. Povsem jasno je, da živeča vrsta ne more imeti izumrlega prednika (ko bi izumrl pred cepitvijo, se ne bi imelo kaj razcepiti; po cepitvi pa spet ne more izumreti, ker ga itak ni več). Prednik se je ob razcepcitvi kvečjemu izničil, negiral, kot taksonomska enota (če ga za nazaj taksonomsko označimo), ni pa fizično izumrl kot populacija, skupina osebkov, saj se nadaljuje v dveh novih vrstah. V sestrskih novih vrstah se nadaljujejo deli predniške.

Trontelj nekje pravi: *Kako naj bi torej dvoživke bile plazilski predniki in plazilci predniki ptic? Pogled na evulucijsko drevo (slika 2) nam pomaga najti odgovor. Nobena od dvoživk, kakor jih poznamo (žabe, pupki, močeradi), ni prednik plazilcev (kot so kuščarji in kače).*

Res, nobena od teh. Njihov 'gradbeni tip' pa verjetno le. Tako kot človek ni nastal iz nobene od današnjih opic – a kaj pa je bil njegov dejanski prednik? Tisto bitje, iz katerega so se v eno smer razvile sodobne dvoživke in v drugo plazilci, je bil vendar grajen 'amfibijsko', torej je bil pripadnik in predstavnik dvoživk. Je bil dvoživka ali ne? Ali so tedaj obstajale dvoživke, ali ne? So mar dvoživke nastale šele po nastanku plazilcev? Kako je torej s to dediščino?

In še: *Skupini imata skupnega prednika, in odkar sta njuni evulucijski poti ločeni, je za obe preteklo enako časa.* To je seveda res, vendar se je ena bolj spreminjala (tudi gradbeno in biološko napredovala), druga pa menda ohranja glavne značilnosti poprejšnjega (amfibijskega) gradbenega tipa. Ena je dala celo osnovo za nastanek ptic.

(Redefinicije in parafiletizem)

Ob *Sliki 5* Trontelj na kratko predstavi zelo bistveno posebnost kladistične sistematike. Vsi sodobni sistematiki in filogenetiki se strinjamo, da mora (more?) biti vsak takson monofiletski, torej da vsebuje le potomce skupnega prednika. Vendar pa kladisti monofiletizem razumejo po svoje. Zanje je monofiletski takson le tisti, ki vsebuje tudi vse potomce tega skupnega prednika. Tukaj je torej **Hennig** po nepotrebnem spet **spremenil pomen izraza**, zato nekateri njegovi novi definiciji raje podtikamo novo oznako, 'holofiletski'. Nasprotje holofiletskemu ali 'Hennigovemu monofiletskemu' je (poleg 'polifiletskega' še) Hennigov 'parafiletski'; in parafiletski, po naziranju kladistov, takson ne sme biti. Vendar pa tudi člane parafiletskega taksona vežejo sinapomorfije in je obenem smiselno monofiletski (v klasičnem smislu). Parafiletskemu taksonu nismo dodali nobenega potomca nekega drugega prednika, le **izvzeli smo** ožjo skupino, ki se je **izkazala z neko dodatno (avt) apomorfijo**. Preostanek še vedno veže skupni prednik. Zato, zame, skupina ni nehala biti monofiletska (je pa **tudi** parafiletska). Parafiletske so tako pomembne in uležane skupine, kot so plazilci, ribe, vrtničarji, sesači, maloščetinci in še marsikatera. Izključevanje parafiletskih skupin naredi sistem zelo nepregleden in slabo uporaben.

Morda bo zadeva še bolj jasna na taksonomsko nižji (ali filogenetsko višji) ravni. Rod postranic *Gammarus* poseljuje sladke vode in morja od Vzhodne Azije prek Evrope do zahoda Severne Amerike, pa od Severnega ledenega morja prek celin do toplega Sredozemskega morja. V rod prištevamo več kot 200 (Väinölä *et al.* 2008) poimenovanih in ničkoliko še neodkritih ali neprepzanih vrst. Vse so si med seboj zelo podobne, kakih odstopanj v telesni podobi skoraj ni, razlikujejo se le malo v telesnih razmerjih, bolj pa v oščetinjenosti raznih okončin. Čeprav so to večinoma intersterilne 'biološke' vrste, v nekaterih primerih eksperimentalno dokazane, je nekatere zelo težko razlikovati oz. določiti. Molekulska analiza (Macdonald *et al.* 2005, Hou

et al. v pripravi) je pokazala, da so se te postranice vsaj dvakrat vselile v Bajkalsko jezero in vsaka taka vseljena veja se je razcepila v neverjetno pestro množico vrst, vsega 265 opisanih in morda še množico neprepzanih. Te so se gradbeno, morfološko, tako prilagodile najrazličnejšim nišam, da jih delijo celo v nekaj samostojnih družin. Nekateri so normalni bentoški in so ohranili podobo gamarusa, drugi rijejo v dno, zajedajo na spužvah, pa v valilniku drugih postranic, številni so različno rogljati, nekateri so planktonski in eden je skoraj bolj podoben mizidom kot običajnim postranicam. Če že ni nuje, da zanje postavljamo posebne družine, pa se ne moremo izogniti oddelitvi v kar 50 večinoma res zelo različnih in seveda endemnih rodov. Ker so bajkalske skupine potomci nekaj vrst rodu *Gammarus*, je ta rod brez njih globoko parafiletski. Kako naj ga razumno razčlenimo v neparafiletske oz. v holofiletske rodove? Ali pa bomo vso pestrost Bajkala stlačili v rod *Gammarus*, da tega naredimo holofiletskega? Bo popustila narava ali sistematika?

Če si privzamemo stališče, da sistem lahko vsebuje tudi parafiletske taksone, potem parafiletski takson v sistemu ni nič 'neznatstvenega'. Menim, da bi bilo zelo nepraktično, če bi hoteli v sistemu natančno ponazoriti vse filogenetske odnose; naj raje služi preglednosti. **Za natančen prikaz** (verjetnih!) **filogenetskih odnosov je filogenetsko drevo neprimerno priročnejša rešitev** in kakšne dodatne preprosto ne potrebujemo. Seveda je v znanosti pomembno, da sistem ne zavaja, da ne pove nič napačnega, ni pa **nujno, da pove vse** o sorodstvenih odnosih. Mnenja o tem so seveda deljena. Zato Trontelj pravi: *Sistem ne more biti malo naraven in malo nenaraven*. Filogenija res ne more biti 'malo nenaravna', sistem pa je lahko – pod zgornjimi pogoji. *To* (torej 'malo nenaraven sistem') je približno tako, kot če bi v splošnem sicer zagovarjali hipotezo, da planeti krožijo okrog sonca, a bi naredili izjemo pri Zemlji in našem Soncu, češ da je podoba vzhajajočega in zahajajočega sonca na mirujoči Zemlji vendar tako domača. Ta trditev ni čisto smiselna, saj **sistem ničesar ne 'zagovarja'**. Sami **določamo, kaj mora pokazati**. Potem ne smemo od njega pričakovati nekaj, česar nismo vgradili. V sistemu smo le nekaj uredili, naredili nekaj **pregledno**. Ja, to je smisel sistema, zato so nekateri posegi vanj povsem nesmiselni. In parafiletski taksoni ne motijo, če upoštevamo, da smo jih dopustili, če ne trdimo, da je sistem konsekventno filogenetski.

Linearna evolucija, ali le linearnost razumevanja?

Skozi ves članek se vleče kot – sicer precej razvejena – rdeča nit, očitek 'linearnih pogledov na evolucijo'. Na primer tukajle: *V slovenščini evolucijo pogosto enačimo z razvojem in tako utrjujemo vtis, da gre za usmerjen pro-*

ces, napredovanje in stremljenje k določenemu cilju. Na zgrešenost takega pojmovanja evolucije se da gledati iz različnih zornih kotov.

Najbolj se strinjam z delom zadnjega stavka, njegov smisel bi veljalo večkrat upoštevati. Mislim, da tudi v drugih jezikih 'navadno' enačijo evolucijo z razvojem (latinsko: *evolutio* = odvijanje; torej dokaj smiselno; angleško: *evolution* = razvijanje, postopno spreminjanje; in slovensko: *evolucija* = postopno spreminjanje česa, navadno v popolnejše, bolj dovršene oblike, razvoj). Nobenega **razloga pa ni, da bi to tolmačili teleološko**, enačili s **stremljenjem k določenemu cilju**. Razvoj se lahko pod vplivom okolja poljubno preusmerja v skladu s trenutnimi razmerami – v vsakem pogledu, ne le biološkem. Biološka **evolucija** res načeloma **je napredovanje**, izpopolnjevanje zgradbe, a lahko je napredovanje tudi v poenostavljanju (v regresivnem razvoju), kot je npr. prilagoditveno napredovanje zajedavcev. Nič zgrešenega. Kot 'napredovanje' lahko v biologiji označujemo le prilagajanje okolju. Lahko pa je prilagajanje zelo splošno, večstransko, kot je napredek vseh telesnih delov in njihovih funkcij, kar pomeni prednost v večini niš. Ali pa je to specializacija na neko povsem svojevrstno okolje ali svojevrsten način življenja. In takšno je tudi prilagajanje na zajedavstvo. 'Regresivno napredovanje' se morda bere zelo protislovno, a če je poenostavitev telesa koristna, to vendar je napredovanje. Povrhu pa se tudi tiste linije, ki se gradbeno poenostavljajo, neredko v določenih pogledih zapletajo. Pomislimo npr. na izpopolnjevanje knidoma (ožigalnega aparata) pri sicer poenostavljenih sesilnih trdoživnjakih, pa na prilagoditveno izjemno učinkovito zapletanje spolovil in življenjskega kroga pri telesno preprostih zajedavskih metljajih. Tudi linearnost ni vedno čisto linearna.

Ali pa: *Med prvimi in najglasnejšimi kritiki evolucijskih »lestev« in trendov je bil Stephen. J. Gould. Od njegovih številnih prispevkov s tega področja je esej »Grmi in lestve v človeški evoluciji« preveden v slovenščino (Gould 1991). Alternativa premočrtnemu pojmovanju evolucije je filogenetsko razmišljanje, podprto z drevesasto razvejeno shemo.*

Ne poznam nobenega filogenetika, ki ne bi videl živega sveta v podobi razvejenega drevesa, zato se mi zdi to vsestransko udrihanje po domnevni 'linearnosti' malce odveč. Koliko razvejeno drevo se bo izcimilo, pa seveda ne moremo določiti vnaprej in je odvisno tako od naravnih razmer, kot tudi od filogenetikovega poznavanja živega sveta. Ob ugotavljanju vejenja (večanja biodiverzitete) vendar ne moremo ali ne smemo prezreti napredovanja organizacije. Vsak razvoj dâ tudi neki tovrsten rezultat, pa zato ni treba da bi bil 'premočrten'. Dejansko naraščajoča diverzitetata posredno pospešuje tudi selekcijo za napredek. Izjemno inteligentnemu in pisno zgovornemu Gouldu se je morda

zdelo vredno boriti se proti 'lestvam' zaradi slabe vesti njegove matične stroke – paleontologije. Posredno je povedal, kako nepopolna je v vsakem trenutku paleontološka informacija. Kot vsak Gouldov zapis je tudi ta zanimiv za branje. Pa bi ga res moral brati zaradi zgoraj omenjenega spoznanja? In seveda je v kakem drugem eseju tudi opozoril, da se najpogosteje najdejo fosili najuspešnejših oblik, zaporedja takih pa – gledano nazaj – vendar izgledajo kot lestve.

Torej, **ne dopustiti linearnosti brez namenskosti, teleologije**, pomeni ne dojeti nekatere bistvene sestavine evolucijskih mehanizmov – ali pa je to preprosto podtikanje. Vidim nekaj možnih razlag za to plat članka, a se mi zdi ena bolj neverjetna, kot druga. K tem problemu se bom še vrnil.

Samo vedenjski odziv (etologija)?

Ena od osnovnih značilnosti vsega živega je težnja po ohranitvi. Iz te izhaja tudi eden od najbolj znanih, celo razvpitih vedenjskih ('etoloških') pojavov: če mačku stopiš na rep, zacvili. Trontelj je – hote ali nehote – malce očrnil vso starejšo in deloma tudi še živo biološko srenjo; celo del svoje generacije. Začenši s profesorjem Hadžijem in prek njegovih naslednikov na univerzi do njihovih študentov, ki zdaj pišejo srednješolske in osnovnošolske učbenike. In tukaj je zato pričakovani odziv.

('Svetovni unikum' ?)

Hadžijev sistem naj bi bil '*svetovni unikum*'. No, tu ima Trontelj sicer prav, a vsak sistem je bil do neke mere unikum, s prepričljivejšimi in šibkejšimi sestavinami. Dovolim si trditi, da je Hadžijev sistem v njegovem času res pomenil novo, višjo, kvaliteto, in to v takšni meri, da ga prav zato po svetu večidel niso mogli (dojeti in) sprejeti. Trontelj pa mu očita tudi linearnost: *Živalski sistem, ki je še danes domač večini učiteljic in učiteljev biologije, svetovni unikum Jovana Hadžija, je eksplicitno linearen. Torej smo spet pri 'linearnosti'*.

Ker nikakor nisem mogel vskladiti svojega razumevanja 'linearnosti' s Hadžijevimi pogledi, sem poiskal pojasnilo. A res je, 'linearen, linearno' pomeni: ki poteka v eni smeri, enosmeren, npr. 'linearna, preprosta vera v svet' (Abecednik.com 24avg10); pa enosmeren (Slovenski pravopis 2001); in končno, *en za drugim v smislu »a linear series of main morphological stages along the line of descent«* (Trontelj, osebno). Kako je sploh mogel Trontelj priti do svojega sklepa, mi je popolna uganka. Demantiral ga bo pozoren pogled na katero koli rodoslovno drevo, ki ga je narisal Hadži sam ali pa po njegovih navodilih J. Bole (Hadži 1963, 1964, 1970, Lučovnik 1987: 16; itd.). Upoštevati moramo le, da je Hadži risal drevesa po tedanji ma-

niri, ki jo je menda spočel Haeckel: stranskih odcepov ni risal do vrha drevesa, zaključil jih je niže, z dolžino oz. višino vej naj bi menda nakazal razvojno stopnjo (pravzaprav zapletenost zgradbe) v evoluciji (ta kladistov pač ne zanima). Ali pa je z njihovo usmeritvijo navzdol celo ponazoril regresivnost. Sodobni filogenetiki zaključujejo vse veje v današnjem času, torej v ravni prečni črti, klasični pa so ta časovni moment zanemarjali. To ne pomeni nič drugega, kot prikazovanje enega (evolucijskega) podatka na račun drugega (časovnega).

Prvi odstop Hadžija od linearnosti je že ločitev spužev (Parazoa ali Porifera) od glavnega razvojnega debela mnogočeličarjev (Eumetazoa); pripisal jim je lastno, konvergentno pot v mnogoceličnost. In prav to 'nelinearnost' današnje ugotovitve spodbijajo, saj izgleda, da so spužve vendarle preprosti pravi mnogoceličarji, torej vključeni v bolj 'linearno' razvojno deblo. Druge izrazite 'nelinearnosti' so regresivni razvoj ožigalkarjev (Cnidaria), regresivni razvoj Hadžijevih maločlenarjev (Oligomeria), bolj na drobno pa seveda regresivni razvoj vseh zajedavskih in sesilnih skupin. 'Nelinearna' je tudi 'dvovrstnost' njegovega razvojnega drevesa, z evolucijsko (gradbeno, po uspešnosti) izstopajočima skupinama členonožci in vretenčarji. To je posebej opazno pri drevesu v razpravi Hadži, 1963. No, še najbolj 'linearen' vtis naredi dejstvo, da si je Hadži predstavljal filogenezo metazojev v postopu nečlenarji > mnogočlenarji > maločlenarji > strunarji. Vendar pa **izhaja vsaka višja stopnja iz osnove** poprejšnje, ne iz njenega vrha. Tako so v 'linearnem' zaporedju le baze Hadžijevih debel, **glavnina pa štrli vstran, kot veja**. Večkrat je Hadži posebej poudaril (Hadži, osebno) in tudi jasno prikazal (Hadži 1963), da je šel razvoj v nov tip organizacije praviloma lahko le iz neke primitivne, torej pleziomorfne, še razmeroma multipotentne oblike, ne pa iz specializiranih vršnih.

Eernisse, Albert in Anderson (1992) so menda kot zadnji povzeli in primerjali skoraj vsa dotlej ustvarjena rodoslovna drevesa; Hadžijevega so prerisali na drugačen način (lahko bi rekli, 'povedali v drugem jeziku') in se tako od vrstnikov po videzu le malo razlikuje. Je sicer res manj pahljačast od večine drugih, a ni nič pregrešno (oz. unikatno) linearnega.

Za Hadžijem je na ljubljanski univerzi predaval sistemsko zoologijo nevretenčarjev Janez Matjašič, za njim pa BS (ki piše tele vrstice in bom zato dalje govoril o njem kar v prvi osebi) kar lepo število let. Ob tem tudi evolucijo. Oba predmeta seveda nujno vključujeta nekaj filogenetike, in ta se odraža v ogrodju, v sistemu. Zato se imam za glavnega krivca pri tem, da smo Hadžijev sistem tako dolgo ohranjali v rabi.

Opravimo najprej s filogenetiko. Pri nas se po Hadžiju in sploh razen Hadžija, s filogenetiko ni aktivneje ukvarjal nihče, njegove teorije ni niti dalje razvijal niti znanstveno

zanikal pri nas nihče. Zato bi lahko imeli za normalno, da sem kot ogrodek za prikaz živalstva vzel prav Hadžijev rodovnik in sistem, iz prepričanja sem ga tudi branil nasproti drugim, meni manj prepričljivim. Seveda pa, tako kot Hadži v svojem času, so tudi v 'mojem' času iskali filogenetiki nova pota, nove razlage filogeneze. Kot že omenjeno, pot do čisto novih pogledov je odprla kladistika, povsem pa jo je uveljavila raba molekulskih znakov (markerjev).

Kako malo si lahko današnja sistematika pomaga s klasično filogenetiko, kažejo zlasti Ecdysozoa, kjer se pojavijo nečlenarski nematodi in monogočlenarski členonožci kot bolj ali manj sestrski skupini. Nematodi sorazmerno zelo uspešni, s predvidoma velikim številom vrst, pa oblikovno zelo enotni in ekološko ne pretirano mnogovrstni. In členonožci s prav neznanskim številom (tri četrt vseh živalskih) vrst, prisotni v skoraj vseh habitatih in temu primerno pestro grajeni. Po drugi strani pa so tudi filogenetsko nesorodnost členonožcev s kolobarniki ugotovili šele v devetdesetih letih (Eernisse *et al.* 1992); poprej je njihova skupnost v podobi (mnogo)členarjev (Articulata ali Polymeria) veljala za eno najzanesljivejših v živalskem sistemu!

Te ugotovitve segajo zdaj že kar daleč nazaj in seveda sem jim pozorno sledil, jih primerno cenil, pa jih ne uporabil. Za to sem imel tehten razlog, ki sem ga tudi vedno omenjal. V 'mojem' času so novosti prihajale postopoma, zadevale so le posamezne dele ali posamezne ravni sistema, skoraj vsakoletne novosti so neredko tudi spreminjale sestavine poprejšnjih. Skratka, nemogoče je bilo postaviti neki usklajen sistem, ki bi pri tem bil uporaben ('veljaven', kot bi rekli nekateri) vsaj nekaj let. Zato sem kot ogrodek uporabljal Hadžijevega, pri tem pa vseskozi **opozarjal, da je preživet** in lahko vsaj v kakem desetletju pričakujemo verodostojnejšega.

Da nekateri tako deklariranih polresnic ne morejo sprejeti, sem ugotavljal npr. pri izpitih. Tolažil in opravičeval sem se sam pri sebi s tem, da sem predaval za tiste, ki so dorasili univerzitetnemu študiju. Mislim na predbolonjskega.

(Lestve na grmih)

Toliko v obrambo nas, starejših. Mlajši sodobniki pa so krivi v toliko, ker so nam sledili v rabi osnov Hadžijevega sistema tudi pri pisanju učbenikov za nižje šole. Pa to ni vse. Takole pravi Trontelj: *Šele v zadnjem času postaja jasno, kako težko je spremeniti zakoreninjene miselne vzorce in spremembe prenesti v izobraževalne programe /.../. Kronske primer je vsakomur znana slika človeške »evolucije«, na kateri si z leve proti desni sledijo opica, nekaj grbastih in kosmatih avstralopitekov ter drugih človeških »prednikov«, grdo namrščen neandertalec, morda še kromanjonec s kopjem, čakajoči v vrsti, da bi se iz njih lahko razvil najbolj popoln izdelek evolucije in njen končni cilj*

– človek. Še za časa mojega šolanja in celo študija okrog 1990 k tej podobi ni bilo resnejših pripomb.

Če ne bi verjel, da gre le za nesporazum, bi to označil za grdo podtikanje. Zelo **dvomim, da je človeka** kateri koli od naših učiteljev **prikazoval kot cilj**. Tega nam pisec tudi v prisposobi ne bi smel očitati. Teleoloških elementov naš uk ni sprejemal. To bi pa bilo edino napačno v živo opisani – poljudni – upodobitvi. Upoštevajmo, da so šele v zadnjih desetletjih začeli ugotavljati več sočasno živečih vej v razvoju človeka. In pri tem nekateri od omenjenih *grbastih in kosmatih* vendar res predstavljajo človeške prednike (ne le 'prednike'). Ker so bile nekatere oblike, živeče na majhnih arealih, morda kar enotne populacije (podobno, kot je človek v svetovnih razmerah danes), je potekal razvoj lahko celo brez cepitve, le s časom, iz ene oblike v drugo. Konec koncev pa je že cepitev v človeka in šimpanza, pa še poprejšnje odcepljanje drugih človečnjaških opic – vse to so gotovo omenjali učitelji 'okrog 1990' – odstop od 'premočrtnega razvoja'. Le brez predsodkov je treba pogledati na zadevo.

*Podobno popularna in nič manj napačna ni šolska podoba o premočrtni evoluciji konj, ki velja za klasičen primer evolucijskih trendov. /.../ V resnici je ta prikaz nepopoln, ker zataji(!) veliko število rodov in vrst. Od kod ta 'podoba'? Izkaže se, da je že v učbeniku Polenca in Detele (1965!) prikazano bogato razvejeno drevo v razvoju konj. V poznejših učbenikih pa 'evolucije konj' sploh več ni; v nekaterih(!) so prikazane le stopnje v razvoju konja (ne konj; zato brez drevesa). To je seveda čisto legitimno; od zadaj, bolj učeno *a posteriori*, pač lahko razberemo in prikažemo te stopnje, če nas razvejitev posebej ne zanima. Lahko 'sledimo' konju v preteklost, ne da bi morali gledati teleološko ali implicirati razvoju premočrtnost, ali celo cilj. Nisem opazil, da bi besedila v učbenikih omenjala kakšne **trende in cilje**, ne vem, **zakaj** jih Trontelj **hoče videti**. In če je namen prikazati razvojne stopnje nekega uspešnega gradbenega načrta, ni nujno, da omenjamo vse 'stranpoti', 'neuspešne poskuse matere Narave', do katerih je pri tem prihajalo. Če kdo lahko to razume samo kot teleološko razlago, pa naj bo to že učitelj ali učeči se, mu seveda ne morem šteti v čast.*

In še nekaj sitnih podrobnosti

V obravnavani članek se je prikradlo še nekaj vprašljivih podrobnosti, ki bi jim vendar veljalo posvetiti par besed..

- 1) *Od Aristotela dalje so številni filozofi, znanstveniki in drugi misleci obravnavali življenje kot linearno zaporedje oblik, ki si sledijo po svoji razvitosti in popolnosti. Ta vzpon po lestvi bivanja se navadno začne pri neživi naravi, gre prek rastlin in živali do človeka, neredko pa še naprej, do božanskega.*

Morda se motim, a verjetno se je avtorju tukaj zareklo. To kar navaja, se mi zdi še kar sprejemljiva formulacija. Tisti izsek evolucije vesolja, ki naj bi ga biologi raziskovali, razumeli in tolmačili, se namreč začne nekje v kemijski (molekulski) fazi, zajema vso biološko (morda bolj 'biotsko') in sega v psihosocialno fazo. V slednji se je ob družbenosti človek razvijal tudi duhovno, v sklopu tega pa si je ustvaril tudi boga. Z zrcem soli bi zato tisto 'božansko' na koncu še kar sprejel. Žal pa se vsakodnevno srečujemo z drugačnimi pogledi, **razvoj naj bi se** – po naziranju nekaterih – **začel z božanskim**. Torej z neko vrhunsko, vsemogočno, visoko organizirano in kondenzirano informacijo, ki naj bi potem v evoluciji načrtno in postopoma ustvarjala človeka 'po lastni podobi' (!), začela pa bi z molekulami ...

- 2) Tukaj spet o dvoživkah in plazilcih: *Obe sta imeli na voljo isto izhodiščno genetsko zasnovo in isti planet, na katerem sta se prilagajali, diverzificirali, umirali in – preživeli. Nobena ni prednik druge, zato tudi ne more biti ena bolj primitivna in druga njena naprednejša nadgradnja. Enako velja za vse živeče vrste in hierarhično višje skupine, vključno s človekom, ki je le sestrška vrsta šimpanzu, ne pa naprednejša razvojna stopnja ...*

Seveda ni nobena od živalskih skupin **filogenetsko naprednejša** od drugih danes živečih. So pa skupine lahko **evolucijsko** in s tem biološko **različno** uspešne, torej bolj ali manj **'napredne'**. Plazilci so se izkazali za bistveno naprednejše in so tudi zasedli bolj raznolike habitate in širše območje kot dvoživke. Podobno sta tudi areal in ekološko območje človeka bistveno večja od šimpanzovega ... treba je pač ločiti razvojni vidik od filogenetskega. Oboje je naravno, oboje se kaže v evoluciji.

- 3) Pa še: *Dvoživke niso nastale niti iz taksonomske skupine z imenom ribe niti iz »podskupine« z imenom pljučarice. Nastale so iz ene same vrste, pravzaprav ene same njene populacije, ki si deli skupnega prednika z zadnjo »ribjo« vejo v filogeniji vretenčarjev.*

Ja, iz ene same vrste oz. populacije – se razume! Ki pa je vendar najbrž bila ribja in je nosila gradbene značilnosti 'taksonomske skupine'. Ta 'ugotovitev' se mi zdi kar malo žaljiva, saj je dovolj samoumevna, da so se tega mogli zavedati tako Hadži (vem, ker je to jasno povedal) kot njegovi nasledniki (tudi to vem). In ravno zaradi samoumevnosti so si filogenetiki dovolili malce svobodnejše izražanje.

- 4) Pri razlagi filogenetskih predpostavk: *Če bi večje število hčerinskih vrst nastalo naenkrat, bi dobili politomno cepitev, odnosi med njimi bi bili nerazrešeni in drevo brez informacijske vrednosti (slika 3).*

V tej trditvi ni prave logike. Če bi bila cepitev v resnici (torej v dejanski filogenezi) politomna, temu ne bi mogli reči 'nerazrešeno'. 'Nerazrešeno' pravimo le takemu drevesu (torej hipotezi); to pa zato, ker je kladistični aksiom, da je vsaka cepitev dihotomna. Politomija v narisanim drevesu torej formalno pomeni le več dihotomij, ki jim nismo uspeli statistično 'zanesljivo' določiti, torej razrešiti, zaporedja. Če pa bi se res **zgodila** politomija (kar je seveda redkeje tudi mogoče), ne bi bilo razloga, da imamo to za nerazrešeno. Sicer je to v legendi k sl. 3 celo nakazano. Tudi ni razloga, da bi takšno drevo imeli za informacijsko prazno; celo ne, če je kakšna politomija v drevesu res le posledica naše nevednosti.

- 5) *Po drugi strani pa je vsebnost formalne skupine določenega taksonomskega ranga subjektivna, odvisna od taksonomske prakse. Če bi se odločili sedanje podružine orhidej povzdigniti na raven družin, bi se številčna razmerja zelo spremenila. Take primerjave so le pogojno smiselne /.../. Edina resnično objektivna primerjava je tista med dvema sestrskima skupinama, torej dvema naslednicama istega zadnjega skupnega prednika ...*

Tudi tole razmišljanje je le pogojno smiselno. **Nisem še naletel na misleca, ki bi številčnost žuželk primerjal npr. s številčnostjo členonožcev ali nevretenčarjev** (razen, če imam za takšno trditev: 'žuželčje vrste predstavljajo tri četrtine živalskega sveta'). Res pa se zgodi, da neprevidno primerjamo neko holofiletsko skupino z neko parafiletsko. Recimo, med postranicami, res obsežni rod slepih postranic *Niphargus* s hudo parafiletskim rodом *Gammarus* (kot npr. Väinölä *et al.* 2008, Moškrič *et al.* 2010, glej tudi zgoraj). In tako Trontelj pravilno ugotavlja: *Še bolj je arbitrarnim odločitvam podvržena pestrost parafiletskih skupin neglede na rang. Parafiletske in polifiletske skupine niso realen, zaključen produkt evolucije, pač pa temeljijo na neznanju ali avtoriteti (je tole nujno?), zato bi se jih morali pri vrednotenju in analizi biodiverzitete izogibati.* To pa res. Sicer o tem zgoraj.

- 6) */.../ stanja pa predstavljajo štirje nukleotidi A, C, G in T. Znaki lahko opisujejo navzočnost nečesa, recimo hrbne strune. Taki znaki imajo le dve stanji, 0 pri vrstah brez te stvari in 1 pri vrstah, ki jo imajo.*

S tem sicer ni dosti narobe, a razlaga je nekoliko nerodna, morda dvoumna, malce zavajajoča. 0 in 1 nista stanji znakov, temveč le simbola zanju. Predvsem pa nikakor ne pomenita nujno odsotnosti in prisotnosti, kot bi iz ničle in enke res zlahka sklepali (in kot je v citatu zapisano). Če imamo znake 'polarizirane' (to pomeni, smo določili katero stanje je pleziomorfno in katero apomorfno), potem z '0' navadno označujejo

pleziomorfno, z '1' pa apomorfno stanje znaka; a lahko bi se odločili tudi obratno. Izkazalo pa se je, da je polarizacija znakov izjemno negotova zadeva, zato jo danes pogosto zanemarijo. S tem postopek ostane brez osnovnega kladističnega orodja. In pri nepolariziranih znakih je dodelitev 0 in 1 navadno povsem nevsklajena z njuno matematično vrednostjo.

Morda bi veljalo tukaj tudi povedati, da (vsaj morfološki) znak nekako ustreza genu, stanja znaka pa njegovim alelom.

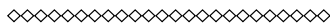
- 7) In končno: *Za učence stresno vprašanje, ali so brezglavci deblo, poddeblo ali razred, je brez vsebinskega pomena za razumevanje pestrosti živalskega sveta ...*

Zdi se mi smiselno posebej poudariti, da se v tej trditvi s Trontljem **popolnoma strinjava**. Upam tudi, da sem mnogim to uspel dopovedati. Vsem pa vsekakor ne! Bil sem deležen spoznanja, da je za nekatere tako razmišljanje preprosto nesprejemljivo, če ne celo nedojemljivo. Ne le za učence in študente, celo za nekatere biologe s stažem.

LITERATURA

- Dayrat B. (2003): The roots of phylogeny: how did Haeckel built his trees. *Systematic Biology* 52(4): 515–527.

- Eernisse D. J., Albert J. S., Anderson F. E. (1992): Annelida and Arthropoda are not sister taxa: A Phylogenetic Analysis of Spiralian Metazoan Morphology. *Systematic Biology* 41: 305–330.
- Fišer C., Trontelj P., Luštrik R., Sket B. (2009): Toward a unified taxonomy of *Niphargus* (Crustacea: Amphipoda): a review of morphological variability. *Zootaxa* 2009: 1–22.
- Gould S. J. (1991): *Darwinova revolucija*. Knjižna zbirka Krt, Ljubljana.
- Hadži J. (1963): *The evolution of the Metazoa. International series of monographs on pure and applied biology. Division: zoology, 16*. Pergamon Press.
- Hadži J. (1964): *Razvoj mnogoceličarjev*. SAZU, Cl. 4, Dela 14.
- Hadži J. (1970): *Razvojna pota živalstva*. Mladinska knjiga, Ljubljana.
- Hou Z., Li S., Fišer C., Sket B. (v pripravi): Filogeneza in razvojne smeri v družini Gammaridae s.l.
- Lučovnik J. (1987): *Razvojni nauk biologija za osmi razred osnovne šole*. Državna založba Slovenije.
- Macdonald K. S., Yampolsky L., DuVy J. E. (2005): Molecular and morphological evolution of the amphipod radiation of Lake Baikal. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 323–343.
- Moškrič A., Trontelj P., Fišer C. (2010): *A bioinformatic quest for phylogenetic resolution: adding new genes to the Niphargus supermatrix*. ICSB 2010. Abstract book: 171.
- Polenec, A., Detela, L. (1965): *Biologija za tretji razred gimnazij*. Državna založba Slovenije, Ljubljana.
- Strgulc Krajšek S., Vičar M., Vilhar B. (ur.): *Mednarodni posvet Biološka znanost in družba. Biodiverzitetā – raznolikost živih sistemov*. Zbornik prispevkov. Ljubljana.
- Trontelj P. (2009): Sistematski pogled na biodiverzitetu (A systematic perspective on biodiversity). V: S. Strgulc Krajšek, M. Vičar, B. Vilhar (ur.): *Mednarodni posvet Biološka znanost in družba, Ljubljana, Zbornik prispevkov*, pp: 29–35.
- Väinölä R., Bradbury J. H., Jazdzewski K., Witt J. D. S., Grabowski M., Sket B. (2008): Global diversity of amphipods (Amphipoda; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 241–255.



Avtor je doktoriral leta 1961 na tedanji Prirodoslovno-matematični fakulteti ljubljanske univerze. Na Oddelku za biologijo Biotehniške fakultete predava speleobiologijo, do leta 2006 je predaval zoologijo nevretenčarjev, še prej pa tudi evolucijo. Raziskuje predvsem na področju speleobiologije, pa taksonomije in biogeografije. Bil je dekan Biotehniške fakultete in rektor (1989–1991) Univerze v Ljubljani.

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

PROGRAM

PROGRAMME

Četrtek, 21. oktober 2010		Thursday, October 21, 2010
7.30–9.30	<i>Registracija</i>	<i>Registration</i>
9.00–9.30	Uvodni pozdrav: Amalija Žakelj , predstavnica Zavoda RS za šolstvo	Welcome address: Amalija Žakelj , the National Education Institute of Slovenia representative
	Nagovor častnega pokrovitelja posveta: Danilo Türk , predsednik Republike Slovenije	Opening speech by the Patron of the Symposium: Danilo Türk , the President of the Republic of Slovenia

	Tematski sklop I:	Session I:
	Organizmi kot živi sistemi	Organisms as living systems
	<i>Povezovalac: Marjan Rupnik</i>	<i>Chair: Marjan Rupnik</i>
9.30–10.15	Denis Noble: Organizem kot živi sistem	Denis Noble: An organism as a living system
10.15–10.55	<i>Odmor za kavo</i>	<i>Coffee break</i>
10.55–11.20	Dean Korošak: Mreže in samoorganiziranost v bioloških sistemih	Dean Korošak: Networks and self-organization in biological systems
11.20–11.45	Gregor Zupančič: Kako živčna celica obdeluje informacije	Gregor Zupančič: How does a nerve cell process information
11.45–12.10	Marjan Rupnik: En gram na liter ali po potrebi tudi več	Marjan Rupnik: One gram per liter or more when needed
12.10–13.40	<i>Odmor za kosilo</i>	<i>Lunch break</i>
13.40–14.05	Marko Debeljak: Pomen sistemske obravnave kompleksnih živih sistemov za trajnostni razvoj	Marko Debeljak: The importance of systems approach to complex living systems for sustainable development

	Tematski sklop II:	Session II:
	Ontogenetski razvoj	Ontogenetic development
	<i>Povezovalac: Gregor Zupančič</i>	<i>Chair: Gregor Zupančič</i>
14.05–14.50	Benjamin Podbilewicz: Kako celice oblikujejo organe	Benjamin Podbilewicz: How cells form organs
14.50–15.15	Robert Zorec: Biologija staranja	Robert Zorec: Biology of ageing
15.15–15.55	<i>Odmor za kavo</i>	<i>Coffee break</i>
15.55–16.20	Aleš Kladnik: Kako nastane seme in zakaj pri tem celice tudi umirajo	Aleš Kladnik: How the plant seed develops and why the cells also need to die

16.20–17.30	Okrogla miza	Round-table discussion
	<i>Povezovalac: Gregor Zupančič</i>	<i>Chair: Gregor Zupančič</i>
	Denis Noble, Marjan Rupnik, Matija Gogala, Benjamin Podbilewicz, Robert Zorec	Denis Noble, Marjan Rupnik, Matija Gogala, Benjamin Podbilewicz, Robert Zorec
17.30–17.55	Denis Noble, Marjan Rupnik: Predstavitev slovenskega prevoda <i>Glasba življenja</i>	Denis Noble, Marjan Rupnik: The presentation of the Slovenian translation of the book <i>The Music of Life</i>

17.55–19.00	Slovesni večer	Conference evening
	Jože Trontelj (predsednik Slovenske akademije znanosti in umetnosti): Podelitev nagrad za dosežke dijakov na mednarodni olimpijadi iz znanja biologije	Jože Trontelj (President of the Slovenian Academy of Sciences and Arts): Awards for secondary school students participating at the International Biology Olympiad
	Lado Jakša: Glasbeni nastop	Lado Jakša: Musical performance
	<i>Pogostitev</i>	<i>Dinner</i>

Petek, 22. oktober 2010		Friday, October 22, 2010
	Tematski sklop III:	Session III:
	Vedenje živali	Animal behaviour
	<i>Povezovalac: Matija Gogala</i>	<i>Chair: Matija Gogala</i>
9.00–9.45	Eva Jablonka: Živalski običaji	Eva Jablonka: Animal traditions
9.45–10.10	Maja Gašperšič: Materialna kultura savanskih šimpanzov (<i>P. t. verus</i>) v Senegal	Maja Gašperšič: Material culture of savanna chimpanzees (<i>P.t.verus</i>) in Senegal
10.10–10.55	Eörs Szathmáry: Evolucija jezika	Eörs Szathmáry: Evolution of language
10.55–11.35	<i>Odmor za kavo</i>	<i>Coffee break</i>
11.35–12.00	Matija Gogala: Sporazumevanje živali s pomočjo zvoka	Matija Gogala: Acoustic communication in animals

	Tematski sklop IV:	Session IV:
	Biologija in družba	Biology and society
	<i>Povezovalac: Jože Vogrinc</i>	<i>Chair: Jože Vogrinc</i>
12.00–12.45	Oren Harman: Cena altruizma in omejitve znanstvenih raziskav	Oren Harman: The price of altruism, and the limits of scientific inquiry
12.45–14.15	<i>Odmor za kosilo</i>	<i>Lunch break</i>

14.15–14.40	Jože Trontelj: O dvojni rabi biologije in medicine: žlahtnjenje človeka	Jože Trontelj: Dual use of biology and medicine – 'human enhancement'
14.40–15.05	Renata Salecl: Perfektna prihodnost – nove in stare mitologije nadzora nad telesom, smrtjo in reprodukcijo	Renata Salecl: Future perfect – new and old mythologies of control of the body, death and reproduction
15.05–15.50	Liv Sissel Grønmo: Kam je šlo vse znanje?	Liv Sissel Grønmo: Where has all the knowledge gone?
15.50–16.30	<i>Odmor za kavo</i>	<i>Coffee break</i>
16.30–16.55	Andreja Barle Lakota: O površinskih formah oropanih svojega jedra (kot npr. kava brez kofeina ali šola brez znanja)	Andreja Barle Lakota: Superficial forms robbed of their essence (coffee without caffeine or school without knowledge)

16.55–17.55	Okrogla miza	Round-table discussion
	<i>Povezovalka:</i> Barbara Vilhar	<i>Chair:</i> Barbara Vilhar
	Eva Jablonka, Liv Sissel Grønmo, Jože Trontelj, Jože Vogrinc, Andreja Barle Lakota	Eva Jablonka, Liv Sissel Grønmo, Jože Trontelj, Jože Vogrinc, Andreja Barle Lakota
17.55–18.00	Zaključek	Closing

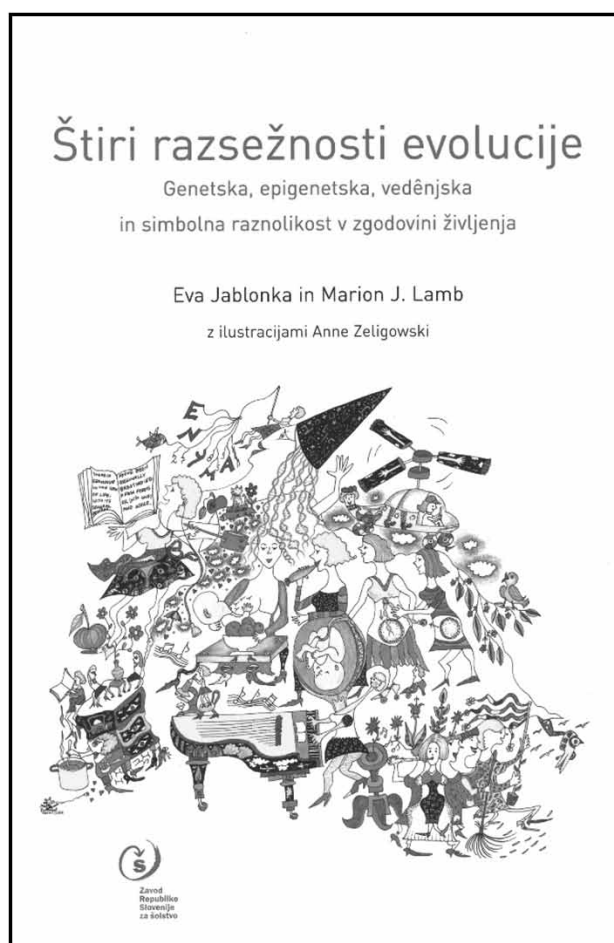


Denis Noble

Glasba življenja

Biologija onkraj genoma

2010, ISBN 978-961-234-916-5, 148 str., 21,50 €

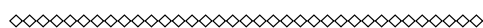


Eva Jablonka in Marion J. Lamb:

Štiri razsežnosti evolucije

Genetska, epigenetska, vedenjska in simbolna raznolikost v zgodovini življenja

2009, ISBN 978-961-234-815-1, 446 str., 16,50 €



Naročila:

- pošta: Zavod RS za šolstvo, Poljanska cesta 28, 1000 Ljubljana
- faks: 01 / 300 51 99
- e-pošta: zalozba@zrss.si
- spletna stran: <http://www.zrss.si>

