

KWARTALNIK

ISSN 1643-8779

2(67)
2018

EDUKACJA

BIOLOGICZNA I ŚRODOWISKOWA

Neuroetyka – mózg a moralność

Glony brunatne – znaczenie i wpływ na inne organizmy

Postulaty mechaniki kwantowej w ujęciu Michała Hellera

Interaktywne metody dydaktyczne i konspekty zajęć

geografia
biologia
zdrowie
chemia
badania
środowisko
fizyka
przyroda

NAUKA

- 3 Dominika Rudawska, Joanna Wiśniewska, Paweł Drygaś, Agnieszka Szyszowska, Barbara Drygaś
Znaczenie glonów brunatnych (*Phaeophyceae*) i ich wpływ na organizmy roślinne i zwierzęce
- 10 Agata Sośnicka, Sandra Górską, Jadwiga Turło
Biological, chemical and ecological properties of *Armillaria mellea* (Vahl)
P. Kumm
- 19 Magdalena Zboińska
W jaki sposób rośliny pobierają i asymilują azot?
- 32 Marta Maruszewska-Cheruiyot, Katarzyna Donskow-Łysoniewska, Maria Doligalska
Helminty mistrzami modulacji układu odpornościowego żywiciela
- 39 Jaromir Tomasik
Wpływ obecności osuwisk na bogactwo gatunkowe paprotników w wybranych pasmach Beskidu Niskiego
- 45 Grzegorz Marciniak
Postulaty mechaniki kwantowej w ujęciu Michała Hellera
- 55 Anna Kot
Neuroetyka – mózg a moralność

narzędzia dydaktyczne
jak uczyć
scenariusze zajęć
narzędzia w internecie
jak zainteresować
zadania

SZKOŁA

- 63 Jan Pęksa
Interaktywne metody dydaktyczne jako element kształcenia studentów medycyny – zarys problematyki
- 68 Magdalena Zboińska **KONSPEKT**
Bioróżnorodność martwego drewna – scenariusz zajęć
- 70 Magdalena Zboińska **KONSPEKT**
Różnorodność biologiczna i jej ochrona: wokół konfliktu o Puszcę Białowieską – scenariusz zajęć
- 72 Zuzanna Jagiełło **KONSPEKT**
Sposoby dyspersji nasion – scenariusz zajęć

recenzje
wydarzenia
informacje
najnowsze odkrycia

KRÓTKO

- 74 Andrzej Günther
Prowadzenie e-Dziennika laboratoryjnego w programie OneNote
- 75 Redakcja
Monitoring Puszczy Białowieskiej
- 76 Redakcja
Złoty medal polskiej reprezentacji na Międzynarodowej Olimpiadzie Biologicznej

szukuje się ważne wydarzenie?
poinformuj nas o nim
ebis@ibe.edu.pl

SZKOŁA – artykuły lub materiały przedstawiające rozmaite źródła informacji (np. serwisy i kursy internetowe), uwarunkowania nauczania (m.in. prawne i społeczne), a także metody pracy z uczniami, konspekty i scenariusze lekcji. W każdym numerze – najnowsze zadania Pracowni Przedmiotów Przyrodniczych IBE.

NAUKA – artykuły przede wszystkim o charakterze przeglądowym, adresowane do osób zainteresowanych naukami przyrodniczymi – dotyczą głównie zagadnień biologii i biochemii, ale mogą też obejmować problematykę pozostałych dyscyplin przyrodniczych. W naszym zamierzeniu mają zarówno dostarczyć rzetelną wiedzę, jak i skłonić do dyskusji, jakie treści i w jakiej formie warto proponować nauczycielom, by pomóc im w nauczaniu. Sprawia to, że dział ten ma charakter przede wszystkim pedagogiczny.

KRÓTKO – recenzje (książek, a nawet płyt z muzyką), zapowiedzi wydarzeń i relacje z nich, depesze o nowościach ze świata nauki oraz dyskusje i komentarze.

Redakcja

Redaktor naczelny: Takao Ishikawa

Sekretarz redakcji: Magdalena Rzeszotek

Redaktor merytoryczny:
Urszula Poziomek

Kontakt z redakcją i propozycje tekstów: ebis@ibe.edu.pl

Strona internetowa: ebis.ibe.edu.pl

Adres redakcji: ul. Górczewska 8, 01-180 Warszawa

Rada naukowa

przewodniczący Rady: prof. zw. dr hab. Adam Kołataj
(Instytut Genetyki i Hodowli Zwierząt PAN, Jastrzębiec),

zast. przewodniczącego: prof. dr hab. Katarzyna Potyrała
(Uniwersytet Pedagogiczny w Krakowie),

a także: dr hab. Ondrej Hronec (Uniwersytet w Presowie, Słowacja),
prof. dr hab. Daniel Raichvarg (Uniwersytet Burgundzki w Dijon,
Francja), prof. dr hab. Valerij Rudenko (Wydział Geograficzny,
Uniwersytet w Czerniowcach, Ukraina),
prof. zw. dr hab. Danuta Cichy (założyciel EBiŚ)
prof. zw. dr hab. Wiesław Stawiński (emerytowany profesor
Uniwersytetu Pedagogicznego w Krakowie),
dr Renata Jurkowska (Uniwersytet w Stuttgarcie, Niemcy),
dr Paul Davies (Institute of Education, University of London)

Poza radą czasopismo posiada również zespoły doradcze
oraz stałych recenzentów – zob. na stronie: ebis.ibe.edu.pl

Wydawnictwo

Wydawca: Instytut Badań Edukacyjnych,
ul. Górczewska 8, 01-180 Warszawa

Projekt okładki: M. Broniszewski i red.;
zdjęcie: affen ajffe (flickr, domena publiczna, www.modup.net)

Skład i łamanie: Marcin Trepczyński

czasopismo punktowane: **8 punktów**,
indeksowane w bazach CEJSH, CEEOL, EBSCO
i Index Copernicus

wersją referencyjną czasopisma jest wydanie elektroniczne
opublikowane na stronie: ebis.ibe.edu.pl
wszystkie artykuły z abstraktami zostały zrecenzowane

Od redakcji

Takao Ishikawa

Drodzy Czytelnicy,

ostatniego dnia wakacji dostarczamy Państwu kolejny numer kwartalnika Edukacja Biologiczna i środowiskowa. Mam nadzieję, że będzie to porcja tekstu, która zainspiruje Państwa rozpoczynających we wrześniu intensywną pracę w szkole – szczegóły poniżej. Jestem przekonany, że lektura będzie także ciekawym doświadczeniem dla tych, którzy mają jeszcze miesiąc do początku roku akademickiego.

Na Państwa ręce oddajemy niezwykle bogaty dział NAUKA. Znajdą Państwo w nim aż siedem artykułów, i to bardzo zróżnicowanych tematycznie. Biolodzy z krwi i kości zapewne zainteresują się takimi tekstami jak *Znaczenie glonów brunatnych (Phaeophyceae) i ich wpływ na organizmy roślinne i zwierzęce* czy *Helminty mistrzami modulacji układu odpornościowego żywiciela*. Dla poszukujących nowych obszarów, w których biologia, czy szerzej przyroda, styka się z innymi dziedzinami nauki ciekawe okażą się następujące artykuły: *Neuroetyka – mózg a moralność* czy *Postulaty mechaniki kwantowej w ujęciu Michała Hellera*. Tym ostatnim

tekstem pragniemy też pokazać, że kwartalnik EBiŚ jest otwarty na interdyscyplinarne tematy.

Innym przykładem, na swój sposób, wyjątkowego tekstu jest praca *Wpływ obecności osuwisk na bogactwo gatunkowe paprotników w wybranych pasmach Beskidu Niskiego*. Autorem pracy jest Jaromir Tomasik, laureat Olimpiady Biologicznej i srebrny medalista tegorocznej Międzynarodowej Olimpiady Biologicznej, o której mogą Państwo więcej przeczytać w dziale KRÓTKO.

W dziale SZKOŁA znajdą Państwo scenariusze lekcji, które polecamy na początek roku szkolnego. Oprócz materiałów dydaktycznych proponujemy Państwu artykuł *Interaktywne metody dydaktyczne jako element kształcenia studentów medycyny – zarys problematyki*. Publikujemy go w dziale SZKOŁA z tego powodu, że tematy poruszone przez autora tekstu mają odniesienie do kształcenia nie tylko studentów medycyny, le także studentów innych kierunków, czy na wcześniejszych etapach edukacji.

Wydanie tego numeru ma dla mnie – redaktora naczelnego kwar-



talnika EBiŚ – szczególne znaczenie, ponieważ właśnie mija pięć lat od momentu przejścia obowiązków od Założycielki kwartalnika – prof. Danuty Cichy. Bardzo chętnie poznam Państwa opinie na temat kierunku rozwoju kwartalnika. Serdecznie zapraszam do kontaktu bezpośrednio ze mną lub z redakcją. Dane kontaktowe znajdują Państwo na stronie ebis.ibe.edu.pl. Przypomnę też, że wszystkie numery są dostępne bez opłat właśnie na naszej stronie internetowej.

Zapraszam Państwa do lektury najnowszego numeru EBiŚ!

Takao Ishikawa

Znaczenie glonów brunatnych (*Phaeophyceae*) i ich wpływ na organizmy roślinne i zwierzęce

Dominika Rudawska, Joanna Wiśniewska, Paweł Drygaś, Agnieszka Szyszowska, Barbara Drygaś

DOI: 10.24131/3247.180201

Streszczenie:

Celem pracy było ukazanie znaczenia glonów należących do klasy brunatnic (*Phaeophyceae*) w różnych gałęziach gospodarki. W artykule przedstawiono krótką charakterystykę tych organizmów oraz wskazano najważniejsze substancje produkowane przez tę grupę. Omówiono możliwości zastosowania brunatnic w rolnictwie ze szczególnym uwzględnieniem produkcji roślinnej. Zwrócono również uwagę na możliwości wykorzystania brunatnic w medycynie, farmacji i kosmetologii oraz scharakteryzowano ich wpływ na organizm człowieka.

Słowa kluczowe: brunatnice (brown algae), glony (algae), wodorosty (seaweed)

otrzymano: 13.07.2018; przyjęto: 20.08.2018; opublikowano: 31.08.2018

Dominika Rudawska: Wydział Medyczny Uniwersytetu Rzeszowskiego

Joanna Wiśniewska: Wydział Medyczny Uniwersytetu Rzeszowskiego

Paweł Drygaś: Wydział Biologiczno-Rolniczy Uniwersytetu Rzeszowskiego



Agnieszka Szyszowska: Zakład Chemii Organicznej, Wydział Chemiczny, Politechnika Rzeszowska im. Ignacego Łukasiewicza

Barbara Drygaś: Katedra Bioenergetyki i Analizy Żywności Uniwersytetu Rzeszowskiego

Wprowadzenie

Brunatnice (*Phaeophyceae*) to klasa makroglonów, do której zaliczają się największe glony na Ziemi (*Macrocystis pyrifera*). Są to organizmy w przeważającej części morskie, o plechach w postaci nici rozgałęzionych jedno- i wielorzędowych, często o charakterze pseudoparenchymatycznym. Występują one naturalnie w strefach litoralu i górnego sublitoralu na podłożu skalistym. Barwniki asymilacyjne stanowią chlorofile *a* i *c* oraz karotenoidy, natomiast materiał zapasowy stanowią poliglikany o długich łańcuchach z wiązaniami 1-3 oraz wiązaniami bocznymi 1-6 glikozydowymi. Poliglikany mogą niekiedy zawierać reszty mannozy lub mannitolu (chryzolaminaryna) oraz tłuszcze. Macierz zbudowana jest natomiast z kwasów alginowych. Żywe plechy często mają zielone zabarwienie, martwe brunatną barwę uzyskują na skutek utleniania się fenoli polihydroksyloowych (Wayda, 2018).

Wodorosty, głównie z klasy brunatnic, są szeroko wykorzystywane przez człowieka na skalę przemysłową. Artykuł zawiera przykłady takich zastosowań (rolnictwo i żywienie, medycyna i farmacja, kosmetologia) ze szczególnym uwzględnieniem wpływu na rośliny i zwierzęta, w tym na zdrowie człowieka oraz przegląd substancji odpowiedzialnych za ich działanie.

Metody przeglądu

W niniejszej pracy dokonany został przegląd piśmiennictwa w języku polskim i angielskim do lipca 2018 r. dotyczący charakterystyki oraz wykorzystania glonów *Phaeophyceae*. Literaturę wyszukiwano w bazach: Elsevier, PubMed, Springer z wykorzystaniem następujących słów kluczowych: brunatnice (*brown algae*), glony (*algae*), wodorosty (*seaweed*), zastosowanie (*application*), fukoidan (*fucoïdan*), medycyna (*medicine*).

Produkcja roślinna

Większość gatunków glonów wykorzystywanych rolniczo należy do klasy brunatnic (*Phaeophyceae*) i są to m.in. rodzaje *Ascophyllum*, *Fucus*, *Laminaria* (du Jardin, 2015). Glony brunatne wykorzystywane były w rolnictwie od czasów starożytnych, głównie w rejonach przybrzeżnych, bezpośrednio lub w postaci przekompostowanej. Ich nawozowe wykorzystanie ograniczone było głównie wysokim zasoleniem, zawartością piasku i powolnym czasem rozkładu, a przede wszystkim nieoptymalnym i utrudnionym transportem na większe odległości. Po opracowaniu metod ich obróbki zaczęto stosować je na większą skalę (Craigie, 2011, Rayorath i wsp., 2008). Po opracowaniu technologii upłynnienia, wykorzystanie alg wzrosło kilkudziesięciokrotnie, do czego przyczyniło się również rosnące zainteresowanie nawożeniem dolistnym (Craigie, 2011).

Do początku lat 70. ubiegłego stulecia, stan wiedzy na temat działania tych surowców opierał się głównie na obserwacji doświadczeń polowych i szklarniowych. W latach późniejszych, w związku z rozwojem m.in. technik chromatograficznych, pojawiły się możliwości identyfikacji związków występujących w tych surowcach. Obecnie udoskonala się metody analityczne chromatografii, spektrometrii MS tandemowej,

ilościowej spektroskopii NMR, co w połączeniu rozwojem metabolomiki pozwala na badanie zarówno samych ekstraktów, jak i traktowanych nimi roślin. Preparaty komercyjne stosowane w produkcji roślinnej produkowane są głównie z brunatnic *Ascophyllum nodosum*, *Ecklonia maxima*, *Laminaria* spp., *Sargassum* spp., *Durvillaea* spp. czy *Fucus serratus* (Craigie, 2011).

Zastosowanie alg brunatnych w produkcji roślinnej polega głównie na stosowaniu ich jako regulatorów wzrostu i rozwoju roślin, osmoprotektantów, środków poprawiających właściwości gleby, rzadziej – źródła substancji odżywczych (Arioli i wsp., 2015).

Działanie ochronne przed stresem solnym brunatnic wykorzystuje się również w rekultywacji zasolonych gleb (przez sporządzanie z nich odpowiednich roztworów) (Arioli i wsp., 2015, Nabti i wsp., 2017), a właściwości te uzyskuje się dzięki zawartym w nich m.in. betainom i prolinom (Calvo i wsp., 2014). Wykazano również korzystny wpływ ekstraktów z *Fucus spiralis* na *Phaseolus vulgaris* w warunkach niedoboru wody.

Inne przykłady wykorzystania ekstraktów z brunatnic to m.in. zastosowanie *Ascophyllum nodosum* do *Amaranthus tricolor* poprawiające kwitnienie w warunkach wysokiej wilgotności, stymulowanie kiełkowania i wzrostu sadzonek pomidora *Lycopersicon* spp. w warunkach stresu solnego czy zastosowanie *Durvillaea plantarum* do poprawy wzrostu i plonowania roślin fasoli przy niedoborze wody (Craigie, 2011, Nabti i wsp., 2017). *Fucus spiralis* spowodował u *Phaseolus vulgaris* uprawianym w warunkach hydroponicznych wzrost części wegetatywnych i poprawę parametrów biochemicznych (Latiq i wsp., 2013). Znane są pozytywne efekty działania makroglonów z klasy brunatnic na mikroflorę glebową przez promowanie namnażania bakterii pobudzających wzrost roślin i antagonistów patogenów. Mogą również przyspieszać wychodzenie

nasion ze stanu spoczynku oraz zawiązywanie owoców (Craigie, 2011). W algach morskich stwierdzono obecność cytokinin oraz auksyn i substancji auksynopodobnych. Przykładowo, ekstrakt z *Ascophyllum nodosum* zawierał 50 mg kwasu indoliloctowego na 1 gram suchej masy. Zastosowanie niskiego stężenia ekstraktu z brunatnicy *Ascophyllum nodosum* do gleby lub liści pomidorów zwiększało zawartość chlorofilu w liściach w porównaniu do kontroli, co sugeruje, że wzrost zawartości chlorofilu może być efektem działania betain opóźniających jego rozkład (Khan i wsp., 2009, Khan i wsp., 2011). Znany jest również stymulujący wpływ tej brunatnicy na wzrost i rozwój korzeni i ich symbiotycznych bakterii (Alam i wsp., 2013, Ali i wsp., 2016, Khan i wsp., 2009, Khan i wsp., 2012), lepsze przyswajanie składników odżywczych (Rogowska, 2011), zwiększenie syntezy niektórych fitohormonów (Loureiro i wsp., 2012), przeciwdziałanie stresom abiotycznym (Gupta i Abu-Ghannam, 2011, Khan i wsp., 2009, Nair i wsp., 2012).

Algi morskie, zwłaszcza z klasy brunatnic, stanowią cenne źródło substancji bioaktywnych stymulujących procesy życiowe roślin, wykazują korzystne oddziaływanie na glebę i glebowe mikroorganizmy. Ich stymulujące działanie zostało wielokrotnie udowodnione naukowo, jednak część substancji aktywnych i mechanizmów działania pozostaje wciąż niewyjaśniona, co stawia przed naukowcami szereg wyzwań.

Medycyna

Brunatnice, takie jak listowica japońska (*Laminaria japonica*) czy undaria pierzastodzielna (*Undaria pinnatifida*) przez długi okres czasu były stosowane w kuchni nie tyle azjatyckiej, co w krajach nadmorskich, gdzie zyskały status roślin leczniczych. Obecnie suplementy z morskich alg zyskują coraz większe znaczenie w ob-

szarach medycyny i farmacji, głównie ze względu na produkcję takich substancji jak polifenole, fukoidan, fukoksantyna czy fluorotaniny, które charakteryzują się między innymi działaniami przeciwnowotworowymi, antywirusowymi, antyoksydacyjnymi czy przeciwcukrzycowymi.

Brunatnice syntezują polifenole, które według badań prowadzonych przez Hwang'a i współautorów zmniejszają skutki kancerogennego działania promieni UVB. Badania prowadzone były na bezwłosych myszach, które w jednym eksperymencie zostały podzielone na 9 grup. Jedną z tych grup była grupa kontrolna, która nie była poddawana działaniu polifenoli, natomiast pozostałe grupy były podzielone na te, które były karmione polifenolami brunatnic (w dawce 0,1% i 0,5%) i te, które miały podawany preparat z polifenolami miejscowo (3 i 6 mg/0,2 ml) w odpowiednich dawkach. Wszystkie 9 grup były poddane naświetlaniu promieniowaniem UVB przez okres 26 tygodni. W efekcie redukcja objętości czerniaka u myszy karmionych odpowiednio dawkami 0,1% i 0,5% wynosiła 54% i 65%, a intensywność podziałów zmalała o 45% i 56% w porównaniu z grupą kontrolną. Myszy, które miały podawany preparat miejscowy w dawkach 3 i 6 mg wykazały zmniejszenie objętości nowotworu odpowiednio o 66% i 57% i intensywności podziałów o 60% i 46%. Karmienie myszy polifenolami zmniejsza wystąpienie nowotworu o 6%, a podawanie miejscowe zmniejsza takowe zdarzenie aż o 21% według przeprowadzonych obserwacji (Hwang i wsp., 2006).

Inna substancja izolowana z brunatnic tj. fukoidan (siarczanowana fukoza) ma możliwość indukowania apoptozy ludzkich komórek raka okrężnicy HCT116 i HT-29 przez aktywację drogi zewnątrzkomórkowej (związanej z receptorami błony komórkowej) i wewnątrzkomórkowej programowanej śmierci komórki (związanej z udziałem mitochondriów). Badania wyka-

zały spektrum działań jakie ta substancja wywarła na komórki nowotworu, m.in. zwiększanie przepuszczalności błony mitochondrium, uwalnianie cytochromu *c* z mitochondriów, czy wzrost stężenia kaspaz-3, -7, -8 i -9 (w HT-29) (Kim i wsp., 2010).

Fukoidan uzyskiwany z Mekabu (sporofitu *Undaria pinnatifida*) zwiększa intensywność odpowiedzi przeciwnowotworowej. Badania prowadzone na myszach pokazały, że rozwój nowotworu w populacji myszy karmionych pożywieniem z Mekabu był znacznie, bo aż o 65,4%, wolniejszy od rozwoju nowotworu w grupie kontrolnej. Szczegółowe badania dowiodły, że w obecności fukoidanu zwiększa się aktywność limfocytów Th1 oraz NK, które to odpowiadają za redukcję wzrostu nowotworu. Fukoidan hamuje również ekspresję i aktywację układu przekaźników JAK/STAT, które odgrywają rolę w patogenezie raka prostaty oraz reumatoidalnego zapalenia stawów (Rui i wsp., 2017, Krywejko i wsp., 2010).

Według innych badań, fukoidan pozyskany z tej samej brunatnicy ma właściwości antywirusowe, co zostało zbadane na myszach infekowanych dwoma podtypami wirusa grypy typu A tj. H5N3 i H7N2. Mechanizm tej właściwości polegał na inhibicji replikacji wirusa, jak również na wzmożeniu produkcji przeciwciał klasy IgA (Pereira, 2018).

Właściwości przeciwzakrzepowe fukoidanu zostały udowodnione w badaniach z udziałem brunatnicy z gatunku *Fucus evanescens*. Badania były przeprowadzone zarówno *in vitro*, jak i *in vivo*. W badaniu *in vitro* porównano działania przeciwzakrzepowe heparyny i fukoidanu, których działanie okazało się zbliżone. Mechanizm działania przeciwzakrzepowego polega na tym, iż fukoidan aktywuje antytrombinę III, która z kolei hamuje działanie trombiny. W badaniach *in vivo* myszom wstrzykiwano dootrzewonowo jedną dawkę fukoidanu. Po 15 minutach po wstrzyknięciu fukoida-

nu czas krzepnięcia wzrósł od 3,3 do 4,7 razy. Działanie antykoagulacyjne okazało się krótkotrwałe, bo już po 60 minutach czas krzepnięcia wracał do normalnych wartości (Kuznetsova i wsp., 2003).

Fukoidan pozyskiwany z brunatnicy z gatunku *Undaria pinnatifida* okazał się inhibitorem replikacji HSV-1, a także zwiększał on wydolność układu odpornościowego. Badania prowadzone były *in vitro* oraz *in vivo*. W czasie eksperymentu prowadzonego *in vitro* zaobserwowano wzrost aktywności limfocytów B i makrofagów, jednak nie zaobserwowano uwalniania NO₂ przez makrofagi. Obserwacje poczynione w eksperymencie przeprowadzonym *in vivo* na myszach z immunosupresją indukowaną 5-fluorouracylem wykazały zwiększenie aktywności komórek NK i CTL, a po 3 tygodniach podawania fukoidanu stwierdzono wzrost stężenia immunoglobulin neutralizujących (Hayashi, 2008).

Fukoidan, w zależności od dawki, ma również wpływ na intensywność lipolizy przez indukcję w preadipocytach 3T3-L1, co zapobiega akumulacji lipidów przez równoczesne hamowanie różnicowania adipocytów. Jak wynika z badań, przy zastosowaniu fukoidanu w stężeniu 100 µg/ml kumulacja lipidów zmniejszyła się o 16,5%, natomiast przy stężeniu fukoidanu 200 µg/ml kumulacja lipidów obniżyła się o 52,2%. Ten sulfonowany polisacharyd hamuje ekspresję genów kodujących białka PP2, ACC i PPAR γ , a wzmaga ekspresję genów dla lipazy hormonozależnej (HSL). Przez zwiększenie stężenia białek HSL i p-HSL zmniejsza się znacznie wychwyt glukozy przez komórki 3T3-L1, co również wpływa na obniżenie akumulacji tłuszczów. W efekcie tych badań stwierdza się, że fukoidan może być wykorzystany jako składnik preparatów w stosowanych w leczeniu otyłości (Park i wsp., 2011).

Kolejną substancją uznaną za istotną z punktu widzenia medycyny jest fukoksantyna uzyskiwana m.in. z listowicy japońskiej (*Saccharina japonica*). W wyniku

badan stwierdzono, że posiada ona właściwości antyoksydacyjne. W badaniu przygotowano komórki HepG2 i wystawiano je na działanie fukoksantyny i wyciągu z *L. japonica*. W efekcie badań udowodniono, że fukoksantyna może bronić komórki wątroby przed stresem oksydacyjnym przez aktywację szlaku AMPK biorącego udział w kontroli autofagii (Jang i wsp. 2018).

Oprócz tego fukoksantyna może być silnym blokerem mikrotubulinowych włókien w tym samym stopniu jak kolchicyna dla komórek nowotworowych, co w ostateczności będzie skutkowało zatrzymaniem procesu podziałowego komórek nowotworowych na etapie mitozy (Januar i wsp., 2018).

Według innych badań, fukoksantyna uzyskiwana m.in. z *Eisenia bicyclis* czy *Undaria pinnatifida* ma duży potencjał przeciwcukrzycowy. Zostało to udowodnione poprzez badanie hamującego wpływu fukoksantyny na RLAR (reduktaza aldozowa szczura), HRAR (ludzka rekombinowana reduktaza aldozowa), zaawansowanego procesu tworzenia glikacji (AGE), PTP1B i α -glikozylazy (aktywność hamująca dla tego enzymu zaczyna się od dawki 200 µM fukoksantyny).

Inne substancje często występujące u wielu gatunków brunatnic pochodzą z grupy fluorotanin. Wykazują one działanie antyoksydacyjne oraz charakteryzują się dobrymi zdolnościami wychwytu wolnych rodników, w tym wewnątrzkomórkowych. Ponadto badania donoszą, że posiadają właściwości hepatoprotekcyjne. Fluorotaniny chronią komórki przed programowaną śmiercią w mechanizmie hamującym ekspresję tzw. „białek śmierci”, w którym uczestniczy receptor Fas. Oprócz tego hamują one uwalnianie cytochromu *c* z mitochondriów do cytozolu (Lee i wsp., 2012).

W ostatnim czasie trwają badania nad właściwościami sargachromanolu G. Wydobywana z *Sargassum siliquastrum* substancja może okazać się przydatna w leczeniu chorób neurodegeneracyjnych, w których

istotną rolę ma nadprodukcja cytokin przez mikroglej. Przeciwwapalne działanie sargachromanolu G polega na hamowaniu następujących szlaków: $\text{I}\kappa\text{B}-\alpha$ / $\text{NF}-\kappa\text{B}$ i ERK / JNK (Kim i wsp., 2014).

Żywnienie człowieka

Spożycie alg morskich w ostatnich latach znacznie wzrasta przez możliwość zyskania mnogich korzyści zdrowotnych, od wyleczenia przeziębienia aż po hamowanie rozwoju nowotworów. W celu uniknięcia wystąpienia skutków niepożądanych wynikających ze stosowania diet opartych na spożywaniu alg, należy rozważyć kilka kwestii. Po pierwsze, należy dokładnie poznać dany gatunek alg, a także sezon, w którym cechuje go najlepszej jakości wartość odżywcza dla człowieka. Zawartość polisacharydów w okresach letnich jest wyższa niż w zimowych, odwrotnie niż w przypadku białek. Po drugie należy rozważyć, która część glonu jest biodostępna dla człowieka i jakie czynniki wpłyną na uwalnianie czynników odżywczych, czy to już na etapie przygotowywania pokarmu (co może podnieść, jak i obniżyć wartość odżywczą potraw), czy wchłaniania w jelicie. Trzecia kwestia dotyczy tego, jak dana żywność wpłynie na zachowania metabolizmu, a więc można tu dyskutować również o kwestiach bliskich medycynie lub z nią bezpośrednio związanych. Rozważenie tych kwestii pozwoli na dobranie odpowiednich metod w obróbce alg, aby jak najlepiej przysłużyły się ludzkiemu zdrowiu oraz aby dostarczyły jak największej ilości substancji odżywczych (Wells i wsp., 2018).

Jadalne wodorosty morskie wykorzystywane są w tradycyjnej kuchni azjatyckiej od czasów starożytnych. W krajach europejskich i Stanach Zjednoczonych wodorosty są spożywane głównie ze względu na ich wartość odżywczą (Buschmann i wsp., 2017, Rioux i wsp., 2017). Wiele glonów wykorzystywanych jest jako skład-

niki potraw. Do najpopularniejszych należy undaria pierzastodzielna (*Undaria pinnatifida*), znana pod lokalną nazwą wakame. Jest to rodzaj brązowych wodorostów, który zyskał na popularności dzięki wysokiej zawartości błonnika i fukoksantyny oraz niskiej wartości energetycznej. Fukoksantyna znalazła zastosowanie w suplementach odchudzających jako tzw. spalacz tłuszczu. Badania dowodzą, że fukoksantyna obniża stężenie triglicerydów w osoczu oraz, że zwiększa stężenie lipidów w kale. Oprócz tego fukoksantyna wpływa na zwiększenie stężenia HDL (lipoproteina wysokiej gęstości) w osoczu. Badania dowodzą również, że fukoksantyna przeciwdziała hiperглиkemii. Fukoksantyna, zmniejsza agregację tłuszczów, wpływa ochronnie na układ krążenia. Wakame zawiera również duże ilości błonnika pokarmowego (40,95% z czego 28,4% to błonnik nierozpuszczalny, a 12,5% rozpuszczalny), prawie 12% stanowią białka, zawartość tłuszczu nie przekracza 1% (0,88%). Zawartość składników mineralnych wynosi aż 37% (Niu i wsp., 2015, López-López i wsp., 2010, Balbas i wsp., 2015).

W kuchni azjatyckiej powszechnie wykorzystywana jest również *Saccharina japonica* znana pod tradycyjną nazwą kombu. Jest to popularna, jadalna alga hodowana głównie w Chinach i Japonii. Światowa produkcja kombu w 2015 roku wynosiła 8 mln ton, z czego 90% zostało wyprodukowane w Chinach (Yo i wsp., 2018). Kombu zawiera duże ilości błonnika pokarmowego (30-40 g/100 g suchej masy), a także fukoidan oraz alginian (Kato i wsp., 2016). Alginiany należące do grup hydrokoloidów, są polisacharydami pozyskiwanymi z różnych rodzajów alg. Przez zdolność tworzenia żeli są szeroko stosowane jako środki zagęszczające i stabilizujące w różnych produktach spożywczych, jak galaretki czy napoje. Okazuje się on przydatny także w środkach odchudzających. Alginian jest stosowany w farmacji w produkcji leku Gaviscon mającego zahamować refluks.

W brunatnicach został również zidentyfikowany kwas dokozaheksaenowy (DHA). Jest to kwas tłuszczowy omega-3, który wykazuje w badaniach przeprowadzanych u osób starszych działanie poprawiające funkcjonowanie pamięci i zdolności uczenia się (Yurko-Mauro i wsp., 2010). Działanie to jednak nie zostało wykazane u osób cierpiących na chorobę Alzheimera (Quinn i wsp., 2010). Z badań prowadzonych u osób w średnim wieku wynika, że DHA wpływa pozytywnie na rozwój rozumowania niewerbalnego, elastyczności umysłowej, pamięci roboczej i słownictwa (Muldoon i wsp., 2010). W badaniach przeprowadzonych u mężczyzn, którzy przyjmowali DHA, odnotowano zmniejszone stężenie markerów zapalenia. DHA pozyskiwane z alg jest stosowane w wytwarzaniu olei roślinnych, które pod względem zawartości kwasów tłuszczowych omega-3 konkurują z olejami pozyskiwanymi z ryb. DHA z uwagi na duże znaczenie zdrowotne stanowi często skład suplementów diety.

Algi brunatne jako składnik kosmetyków

Brunatnice są źródłem wielu związków, które znalazły zastosowanie w kosmetyce. Składniki pozyskiwane z alg pełnią jedną z trzech głównych funkcji: mogą być stosowane jako dodatki polepszające właściwości organoleptyczne, używa się ich do stabilizacji i konserwacji produktów oraz wykorzystuje jako związki bioaktywne (Bedoux i wsp., 2014).

Dzięki zawartości polisacharydów, takich jak na przykład: alginiany, karageny i agary, glony są stosowane jako stabilizatory, środki zagęszczające i emulgatory w różnych sztyftach, kremach, płynach, mydłach, szamponach, pastach do zębów, piankach i żelach (Bedoux i wsp., 2014). Wyciągi z wodorostów prezentują szereg różnych funkcji związanych z przeciwdziałaniem starzeniu się skóry, ochroną przed promieniowaniem UV,

nawilżaniem, redukcją tkanki tłuszczowej. Związki zawarte w brunatnicach biorą udział w przeciwdziałaniu procesowi starzenia się skóry, uzależnionym od współdziałania m. in. takich czynników jak wiek, ekspozycja na światło słoneczne, zanieczyszczenia, dieta, leki, używki, których działanie prowadzi do wytwarzania nadmiernej ilości wolnych rodników tlenowych a w konsekwencji - do stresu oksydacyjnego (Masaki, 2010, Wang i wsp., 2015). Algi stosowane są do produkcji kosmetyków antystarzeniowych z uwagi m.in. na wysoką zawartość przeciwutleniaczy. Przed uszkodzeniami związanymi ze stresem oksydacyjnym chroni również zawarta w brunatnicach fukoksantyna. Inną ważną grupą antyoksydantów są polifenole występujące w glonach - grupa związków o szerokiej gamie właściwości leczniczych (Wang i wsp., 2015). Istotną właściwością brunatnic w kontekście zastosowania ich w kosmetologii jest zdolność do fotoprotekcji. Nadmiar promieniowania UV, prócz oczywistych skutków, jak poparzenia, może prowadzić do wytwarzania tlenowych rodników, do proliferacji onkogenów i mutacji powodujących nowotwory. U brunatnic rozwinęły się mechanizmy, które przeciwdziałają szkodliwemu wpływowi UVA i UVB, wytwarzając pigmenty, takie jak karotenoidy i związki fenolowe pochłaniające promieniowanie, które mogą chronić także ludzkie komórki fibroblastów przed śmiercią komórkową indukowaną przez UV i tłumić starzenie wywołane promieniowaniem UV w skórze (Bedoux i wsp., 2014).

W badaniu oceniającym wykorzystanie wyciągu z *Dictyota coriacea* jako składnika balsamu do ust, potwierdzono jego zdolności wychwytywania wolnych rodników i aktywność przeciwdrobnoustojową oraz potwierdzono istotne zwiększenie zatrzymywania wilgoci w skórze warg (Choi i wsp., 2014). Florotanina izolowana m.in. z *Ecklonia cava* przyczynia się do ochrony ludzkich fibroblastów przed uszkodzeniami związany-

mi z pominiowaniem UV (Dudkowska i Kucharewicz 2014, Cheo i wsp., 2009). Ponadto kilka florumanin, które pozyskiwane są z brązowych wodorostów morskich, takich jak *E. cava*, *E. kurome*, *E. bicyclis* i *H. fusiformis*, jest odpowiedzialnych za silne działanie przeciwutleniające i wykazuje działanie ochronne przeciwko uszkodzeniu komórek wywołanym nadtlenkiem wodoru (Ermakova i wsp., 2011, Yong-Xin i wsp., 2011).

Coraz popularniejsze na świecie staje się rozjaśnianie (wybielanie) skóry. Hamowanie tyrozynazy jest najczęstszym sposobem stosowanym do uzyskania efektu rozjaśnienia skóry, ponieważ enzym ten katalizuje etap ograniczający szybkość pigmentacji. Związki bioaktywne pochodzące z alg morskich wykazują potencjał do stosowania jako środki wybielające skórę. Fukoksantyna izolowana z alg tłumi aktywność tyrozynazy w napromieniowanych świnkach morskich i melanogenezę u myszy napromieniowanych UVB (Noel-Vinay i Se-Kwon, 2013). Doustne przyjmowanie fukoksantyny znacząco tłumi ekspresję mRNA skóry związanej z melanogenezą, co sugeruje, że fukoksantyna negatywnie reguluje aktywność melanogenezy w fazie transkrypcji (Noel-Vinay i Se-Kwon, 2013).

Możliwe jest stosowanie polifenoli z brązowych alg, florumanin, jako potencjalnych środków chemioterapeutycznych przeciwko fotokarcynogenezie i innym niekorzystnym skutkom ekspozycji na UVB.

Innym zastosowaniem brunatnic jest produkcja preparatów antycellulitowych i wyszczuplających. Celulit są to zmiany biochemiczne obejmujące zwiększoną lipogenezę, zmniejszoną lipolizę i zwiększone przechowywanie lipidów w adipocytach (Bedoux i wsp., 2014). Glony najczęściej stosowane w preparatach antycellulitowych i wyszczuplających to wodorosty brunatne. Używa się ich w celu zwiększenia przepływu mikrokrążenia, zmniejszenia lipogenezy i pobudzenia lipolizy, które przywracają normalną strukturę skóry właści-

wej i tkanki podskórnej oraz zmiatają wolne rodniki lub zapobiegają ich tworzeniu (Bedoux i wsp., 2014).

Podsumowanie

Brunatnice (*Phaeophyceae*) znalazły szerokie zastosowanie w wielu gałęziach gospodarki. Używane są m.in. w rolnictwie jako biostymulatory. Powszechnie stosowane są w różnego rodzaju preparatach kosmetycznych jako stabilizatory, konserwanty, środki zagęszczające, emulgatory i fotoprotektory. Spowalniają one proces starzenia, a także są wykorzystywane w preparatach zmniejszających ilość tkanki tłuszczowej. Niezwykle istotna jest rola wodorostów w medycynie. Wiele substancji produkowanych przez te glony jest biologicznie czynnych w różnych aspektach, co może być podstawą do produkcji nowych leków.

Literatura

- alam MZ, Braun G, Norrie J, Hodges DM (2013). Effect of Ascophyllum extract application on plant growth, fruit yield and soil microbial communities of strawberry. *Can J Plant Sci.* 93(1):23-36.
- Ali N, Farrell A, Ramsuhag A, Jayaraman A (2016). The effect of Ascophyllum nodosum extract on the growth, yield and fruit quality of tomato grown under tropical conditions. *J Appl Phycol.* 28(2):1353-1362.
- Bedeoux G., Hardouin K., Burlot A. S., Bourgougnon N. (2014) Bioactive Components from Seaweeds: Cosmetic Applications and Future Development. *Adv Bot Res.* 71: 345-378.
- Craigie J (2011). Seaweed extract stimuli in plant science and agriculture. *J Appl Phycol.* 23(3):371-393.
- Du Jardin P (2015). Plant biostimulants: Definition, concept, main categories and regulation. *Sci Hortic.* 196:3-14.
- Gupta S, Abu-Ghannam, N (2011). Bioactive potential and possible health effects of edible brown seaweeds. *Trends Food Sci Tech.* 22:315-326.
- Hayashi K, Nakano T, Hashimoto M, Kanekiyo K, Hayashi T (2008). Defensive effects of a fucoidan from brown alga *Undaria pinnatifida* against herpes simplex virus infection. *Int Immunopharmacol.* 8(1):109-16.
- Hwang H, Chen T, Nines RG, Gary HC, Stoner D (2006) Photoche-

- moprevention of UVB-induced skin carcinogenesis in SKH-1 mice by brown algae polyphenols. *Int J Cancer*. 119:2742–2749.
- Jang EJ, Kim SC, Lee JH, Lee JR, Kim IK, Baek SY, Kim YW (2018). Fucoxanthin, the constituent of *Laminaria japonica*, triggers AMPK-mediated cytoprotection and autophagy in hepatocytes under oxidative stress. *BMC Complement Altern Med*. 20:18(1):97.
- Januar HI, Dewi AS, Marraskuranto E, Wikanta T (2012). In silico study of fucoxanthin as a tumor cytotoxic agent. *J Pharm Bioalied Sci*. 4(1):56–59.
- Khan W, Rayirath UP, Subramanian S, Jithesh MN, Rayorath P, Hodges DM, Crithley AT, Craigie JS, Norrie J, Prithviraj B (2009). Seaweed extracts as biostimulants of plant growth and development. *J Plant Growth Regul*. 28(4):386–399.
- Khan W, Zhai R, Souleimanov A, Crithley AT, Smith DL, Prithviraj B (2012). Commercial extract of *Ascophyllum nodosum* improves root clonization of alfalfa by its bacterial symbiont *Sinorhizobium meliloti*. *Journal Communications in Soil Science and Plant Analysis*. 43(18).
- Kim EJ, Park SY, Lee JY, Park JH (2010). Fucoidan present in brown algae induces apoptosis of human colon cancer cells. *BMC Gastroenterology*. 10:96.
- Kim S, Lee MS, Lee B, Gwon WG, Joung EJ, Yoon NY (2014). Kimcorresponding H.R., Anti-inflammatory effects of sargachromenol-rich ethanolic extract of *Myagropsis myagroides* on lipopolysaccharide-stimulated BV-2 cells. *BMC Complement Altern Med*. 14:231.
- Krywejko J, Pokorna-Kałwak D, Czarny A, Zaczyńska E, Szymrka-Kaczmarek M, Wiland P, Steciwko A (2010). Ekspresja kinazy Jak3 i aktywacja białka Stat3 u chorych na reumatoidalne zapalenie stawów i spondyloartropatie zapalne. *Reumatologia*. 48, 4: 237–246.
- Kuznetsova TA, Besednova NN, Mamaev AN, Momot AP, Shevchenko NM, Zvyagintseva TN (2003). Anticoagulant activity of fucoidan from brown algae *Fucus evanescens* of the Okhotsk Sea. *Bull Exp Biol Med*. 136(5):471–3.
- Latique S, Chernane H, Mansori M, El Kaoua M (2013). Seaweed liquid fertilizer effect on physiological and biochemical parameters of bean plant (*Phaseolus vulgaris* variety *paulista*) under hydroponic system. *ESJ*. 9(30):174–191.
- Lee MS, Shin T, Utsuki T, Choi JS, Byun DS, Kim HR (2012). Isolation and identification of phlorotannins from *Ecklonia stolonifera* with antioxidant and hepatoprotective properties in tacrine-treated HepG2 cells. *J Agric Food Chem*. 30:60(21):5340–9.
- Manaf HH (2016). Beneficial effects of exogenous selenium, glycine betaine and seaweed extract on salt stressed cowpea plant. *Ann Agr Sci*. 61(1):41–48.
- Masaki H. (2010) Role of antioxidants in the skin: Anti-aging effects. *J Dermatol Sci*. 58(2): 85–90.
- Muldoon MF, Ryan CM, Sheu L, Yao JK, Conklin SM, Manuck SB (2010). Serum phospholipid docosahexaenoic acid is associated with cognitive functioning during middle adulthood. *J Nutr*. 140(4):848–53.
- Nabti E, Jha B, Hartmann A (2017). Impact of seaweeds on agricultural crop production as biofertilizer. *IJEST*. 14(5):1119–1134.
- Nair P, Kandasamy S, Zhang J, Ji X, Kirby C, Benkel B, Hodges MD, Crithley AT, Hitz D, Prithviraj B (2012). Transcriptional and metabolomic analysis of *Ascophyllum nodosum* mediated freezing tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Genomics*. 13:(643).
- Park MK, Jung U, Roh C (2011). Fucoidan from Marine Brown Algae Inhibits Lipid Accumulation. *Marine Drugs*, 9(8):1359–1367.
- Pereira L, (2018) Therapeutic and Nutritional Uses of Algae. CRC Press, ss. 672.
- Quinn JF, Raman R, Thomas RG, Yurko-Mauro K, Nelson EB, Van Dyck C, Galvin JE, Emond J, Jack CR, Weiner M, Shinto L, Aisen PS (2010). Docosahexaenoic acid supplementation and cognitive decline in Alzheimer disease: a randomized trial. *JAMA*. 3:304(17):1903–11.
- Rayorath P, Jithesh MN, Farid A, Khan W, Palanisamy R, Hankins SD, Crithley AT, Prithviraj B (2008). Rapid bioassays to evaluate the plant growth promoting activity of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. using a model plant, *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *J Appl Phycol*. 20(4):423–429.
- Rogowska A (2011). *Ascophyllum nodosum* – francuskie doświadczenia perspektywę dla polskiego rolnictwa. *Poradnik Gospodarski* 4.
- Rui X, Pan H, Shao S, Xu X (2017). Anti-tumor and anti-angiogenic effects of Fucoidan on prostate cancer: possible JAK-STAT3 pathway. *BMC Complement Altern Med*. 17:378.
- Sharma G, Naushad M, Al-Muhtaseb AH, Kumar A, Khan MR, Kalia S, Bala M, Sharma A (2017). Fabrication and characterization of chitosan-crosslinked-poly(alginate) nanohydrogel for adsorptive removal of Cr(VI) metal ion from aqueous medium. *Int J Biol Macromol*. 95:484–493.
- Wang H-M. D., Chen Ch-Ch., Huynh P., Chang J-S. (2010) Exploring the potential of using algae in cosmetics. *Bioresour Technol*. 184: 355–362.
- Wayda M., Glony. Dostęp online z dnia 01.05.2018 (tropheus.com.pl)
- Wells ML, Potin P, Craigie JS, Raven JA, Merchant SS, Helliwell KE, Smith AG, Camire ME, Brawley SH (2017). Algae as nutritional and functional food sources: revisiting our understanding. *J Appl Phycol*. 29(2):949–982.
- Yurko-Mauro K, McCarthy D, Rom D, Nelson EB, Ryan AS, Blackwell A, Salem NJ, Stedman M, MIDAS Investigators (2010). Beneficial effects of docosahexaenoic acid on cognition in age-related cognitive decline. *Alzheimers Dement*. 6(6):456–64.
- Niu J, Chen X, Lu X, Jiang SG, Lin HZ, Liu YJ, Huang Z, Wang J, Wang Y, Tian LX (2015). Effects of different levels of dietary wakame (*Undaria pinnatifida*) on growth, immunity and intestinal structure of juvenile *Penaeus monodon*. *AQUACULTURE*. 435:78–85.
- López-López I, Cofrades S, Yakan A, Solas MT, Jiménez-Colmenero F (2010). Frozen storage characteristics of low-salt and low-fat beef patties as affected by Wakame addition and replacing pork backfat with olive oil-in-water emulsion. *FOOD RES INT*. 43:1244–1254.
- Balbas J, Hamid N, Liu T, Kantono K, Robertson J, White WL, Ma Q, Lu J (2015). Comparison of physicochemical characteristics, sensory properties and volatile composition between commercial and New Zealand made wakame from *Undaria pinnatifida*. *FOOD CHEM*. Article in press.
- Buschmann AH, Camus C, Infante J, Neori A, Israel Á, Hernández-González MC, Pereda SV, Gomez-Pinchetti JL, Golberg A, Tadmor-Shalev N, Critchley AT (2017). Seaweed production: overview of the global state of exploitation, farming and emerging research activity. *EUR J PHYCOL*. 52(4):391–406.
- Rioux LE, Beaulieu L, Turgeon SL (2017). Seaweeds: a traditional ingredients for new gastronomic sensation. *Food Hydrocolloids*, 68:255–265.
- Yu X, Xiong C, Jensen KB, Glabonjat RA, Stiboller M, Raber G, Francesconi KA (2018). Mono-acyl arsenosugar phospholipids in the edible brown alga Kombu (*Saccharina japonica*). *FOOD CHEM*. 240:817–821.
- Kato K, Hayashi M, Umene S, Masunaga H (2016). A novel method for producing softened edible seaweed kombu. *LWT-FOOD SCI TECHNOL*. 65:618–623.
- Choi M, Yoo D, Shin Y (2014) Preparation of lip balm utilizing functionalities of colorants extracted from marine algae. *KSDF* 26(2): 124–130.
- Heo SJ, Ko SC, Cha SH, Kang DH, Park HS, Choi YU, Kim D, Jung WK, Jeon YJ (2009) Effect of phlorotannins isolated from *Ecklonia cava* on melanogenesis and their protective effect against photo-oxidative stress induced by UV-B radiation. *Toxicol In Vitro* 23: 1123–1130.
- Dudkowska M, Kucharewicz K (2014) Związki pochodzenia naturalnego modulujące starzenie i śmierć komórek. *Postępy biochemii* 60(2): 207–220.
- Yong-Xin L, Isuru W, Yong L, Se-Kwon K, Phlorotannins as bioactive agents from brown algae. *Process Biochemistry* 46(12): 2219–2224.
- Emakova S, Sokolova R, Sang-Min K, Byung-Hun Um A, Isakov V, Zvyagintseva T (2011) *Appl. Biochem. Biotechnol*. 164(6): 841–850.

Significance of brown algae (*Phaeophyceae*) – their influence on plants and animals

Dominika Rudawska, Joanna Wiśniewska, Paweł Drygaś, Agnieszka Szyszkowska, Barbara Drygaś

The aim of the present study was to show the importance of algae belonging to the class of brown algae (*Phaeophyceae*) in various branches of the economy. The article presents a short description of these organisms and indicates the most important substances produced by this group. The possibilities of using brown seaweeds in agriculture with particular emphasis on plant production are discussed. Attention was also paid to the possibility of using brown algae in medicine, pharmacy and cosmetology as well as their impact on the human body was explained.

Key words: brown algae, algae, seaweed

Biological, chemical and ecological properties of *Armillaria mellea* (Vahl)

P. Kumm

Agata Sośnicka, Sandra Górska, Jadwiga Turło

DOI: 10.24131/3247.180202

Streszczenie:

Armillaria mellea is a commonly occurring fungi species, belonging to the *Basidiomycota* division. As an edible fungus, *A. mellea*'s fruiting bodies and rhizomorphs are rich in high amounts of polysaccharides, proteins, fats and other elements. The species has also been found to be a medicinal fungus as its curing properties have been proven by results of many pieces of research. *A. mellea* shows a number of interesting abilities, mainly it is capable of bioluminescence and forms mycelial cords. These are a tool for conducting nutrients but also infecting adjacent plants, which makes the species a dangerous plant pathogen. Due to the ability of degrading wood components with the use of the enzymatic ligninolytic complex, the fungus has been classified as a member of a wide fungal group called *white-rot fungi*. Fungi belonging to this group are capable of breaking down many hazardous environment pollutants, which raises an argument to apply them in mycoremediation.

Słowa kluczowe: *Armillaria mellea*; Rhizomorphs; Bioluminescence; Medicinal fungi; Plant pathogen; White-rot fungi; Mycoremediation

otrzymano: 18.06.2018; przyjęto: 10.07.2018; opublikowano: 31.08.2018



mgr Agata Sośnicka: Master of Pharmacy, Department of Drug Technology and Pharmaceutical Biotechnology, Medical University of Warsaw

Introduction

The name *Armillaria* descends from the Latin word *armillaria* which means a bracelet, a bangle or an epaulette and which relates to a characteristic of most of *Armillaria* species, a broad, persistent, skin-like ring attached to the upper part of the stipe (Gębska, 2009).

Armillaria mellea, commonly known as a honey mushroom, belongs to a wide taxonomic group with the following classification: *Fungi*, *Dikarya*, *Basidiomycota*, *Agaricomycotina*, *Agaricomycetes*, *Agaricomycetidae*, *Agaricales*, *Tricholomataceae*, *Armillaria* (Kabulska, 2015).

Mellea, though it means honey, specifically refers to the appearance of caps, not to the flavour or scent that sometimes can be misled.

It is significant to point out that though the name *Armillaria mellea* is well established in literature, the forms of the honey fungus are variable and the taxonomists are not unanimous about the interpretation of the species, hence it is common to come across in literature the phrase *Armillaria* complex (Cha et al., 1994) (Bérubé and Dessureault, 1989). The *Armillaria* complex consists of several species that are very difficult to distinguish even by specialists.

The species (young fruiting bodies) is considered to be edible when thoroughly cooked and there are a few ways of culinary processing it. Though the cases of being allergic to the honey mushroom were reported and



mgr Sandra Górska: Master of Microbiology, Department of Drug Technology and Pharmaceutical Biotechnology, Medical University of Warsaw



prof. Jadwiga Turło: Professor, Doctor of Pharmacy, Department of Drug Technology and Pharmaceutical Biotechnology, Medical University of Warsaw

some people might have difficulties with digesting it, hence major care should be taken when preparing and consuming it (Gumińska and Wojewoda, 1988). Literature documents the fungus to taste mild to bitter with a rather sweet scent (Lisiewska and Szmid, 1972). Fruiting bodies of fungi owe their culinary popularity to their flavour and texture as well, but mostly to their nutritional values as they are known to be healthy, low in calories, high in proteins, vitamins, some micro- and macroelements and they contain chitin, fibres and minerals (Ouzouni et al., 2009).

A. mellea is a saprophytic, parasitic and mycorrhizal fungus that belongs to a wide group called white-rot fungi. Fungi that are members of this group have the ability to degrade cellulose and lignin in any wooden material. As a saprophytic fungus its fruiting body, also known as a stump, develops on hardwood although can grow on any wooden material. The second form is a parasitiform form that infects roots of living trees, causes mortality, wood decay and growth reduction. The last form is a mycorrhizal co-living with several species, e.g. *Gastrodia elata* (Kikuchi et al., 2008) (Redfern and Filip, 1991).

Species description

Morphology and characteristics

Among the fungi within *Armillaria* genus, *Armillaria mellea* belongs to the group of fungi whose fruiting bodies show regular macroscopic characteristics. The mentioned features involve the presence of gills on hymenium that can be either adnate or subdecurrent and a ring on a stipe. A cap can be convex or flat (O'Reilly, 2011). The pileus is usually honey coloured but can differ from almost white to dark reddish brown and the surface is smooth, with no squamule. The detailed characteristics of the species are listed in table 1.

Pileus (cap)	1.6-7.5 cm in diameter, abruptly conic to convex when young, plano-convex, finally plane; surface dry, yellow to olive brown, dark yellowish brown to dark olive brown at center, sometimes very dark grayish brown, pigments scattered on the surface, somewhat covered with dark yellowish-brown fine fibers toward the center. Margin usually inrolled when young then acute later, concolorous with a cap or somewhat darker later. Flesh firm, thin to thick at center; cortex white.
Lamellae (gills)	0.6-3.8 × 0.2-0.8 cm, white to yellow toward the margin when young then yellow to yellowish brown in age, close, decurrent to falcate-decurrent.
Stipe (stalk; stem)	Central, 3.6-10 × 0.4-1.0 cm, cylindric, equal to slightly tapered from base to apex, pale yellow to yellow at the apex and very dark grayish brown to very dark brown toward the base, longitudinally fibrillose-striate, covered with fibrous scales of yellow at the apex and pale yellow toward the base, solid. Annulus membranous, thick, usually unbroken and attached to the stipe, white with yellow fibers on the back-side. A broad persistent skin-like ring attached to the upper part of the stipe.
Spores	White in mass, subglobose, broadly elliptic, with an apiculus, 10-13.5 × 6-8 μm, smooth, hyaline, nonamyloid.

Table 1. Characteristics of *A. mellea* species (Majdańska, 2007) (Cha and Igarashi, 1995a) (Lisiewska and Szmíd, 1972)

What is more, *A. mellea* has the ability to produce tuber-like masses called sclerotia that are capable of sending out rhizomorphs (mycelial cords), linear aggregations of parallel-oriented hyphae resembling of cylindrical shape strands (Marshall, 2003). These branches-like flaps are 1-3 mm in diameter with a reddish brown to black outer cortex layer mostly in the upper 30 cm soil layer (Lamour et al., 2007). The mature cords are

composed of wide, empty vessel hyphae surrounded by narrower sheathing hyphae. Cords may look similar to plant roots, and also often have similar functions- are capable of conducting nutrients over long distances though this is not the only function they have. Parasitic fungi, such as *A. mellea*, use rhizomorphs to invade the soil and attack the roots of the trees, this being the reason of forest's destruction as the direct contact between a diseased and a healthy tree it not needed to spread the infection within mycelial cords.

Another interesting property of *A. mellea* is bioluminescence. The light produced by *Armillaria* has been recognized and therefore documented for more than a century (Murrill, 1915). Although the mycelia and rhizomorphs of *Armillaria* are bioluminescent, light has not been observed in fruiting bodies (Mihail and Bruhn, 2007) (Mihail, 2015). The luminescence of the fungal organs is a physiological phenomenon dependent on the intracellular processes as well as the environmental conditions such as the oxygen and humidity levels (Stasiak, 2008). Fungal bioluminescence has been linked to metabolic activity due to suggestions for it to be a NAD(P)H-dependent system in *A. mellea* (Weitz et al., 2002). Some researchers believed that bioluminescence is performed to attract the spore-dispersing invertebrates or predators of fungivores (Desjardin et al., 2008) (Weitz, 2004), however, this was only a hypothesis and it seems more now that this process has no ecological value and it is just a by-product of lignin degradation (Bermudes et al., 1992).

Habitat

The literature shows that most of the *Armillaria* genus species tend to grow in the forestry regions that contain great content of the organic matter and are sufficient in humidity. *A. mellea* is a thermophilic organism, it was documented that its north border of range

is most likely the Dutch coast and south border is Sicily (Majdańska, 2007) *A. mellea* is distributed on all continents but most widely in temperate regions: Britain, Ireland, North America and throughout mainland Europe, though rarely found in Scandinavia.

There are over 40 species in the genus *Armillaria* described worldwide and 5 of them can be found in Poland such as *Armillaria borealis*, *A. gallica*, *A. cepistipes*, *A. ostoyae* and *A. mellea* (Stasiak, 2008). It was reported that in these regions the highest growth of fruiting bodies is observed between July and November.

Life cycle

Among the *Basidiomycetes* it is common for the vegetative stage to be dikaryotic, nevertheless, *Armillaria* genus tend to have it diploid (Korhonen and Hintikka, 1974).

The life cycle of *Armillaria* begins with the fusion of two hyphae of different mating types (“+” and “-“) of the haploid primary mycelium. During the interaction in the plasmogamy process, the hyphal cells become dikaryotic and they give a start for the growth of the dikaryotic secondary mycelium, which with time forms a fully grown dikaryotic fruiting body. Gills of the fruiting body's cap are lined with dikaryotic basidia, forming basidiocarps. There, in basidiocarps, the next stage, karyogamy, takes place. The fusion of nuclei occurring in basidia of a basidiocarp results in each of them having a single haploid nucleus. When this stage is finished, the basidia undergo meiosis forming four haploid nuclei which soon after give a start to four haploid basidiospores. After basidiospores being released and after meeting suitable conditions, they are ready to germinate and form again the haploid primary mycelium (Nowak, 2005).

Most *Armillaria* species are heterothallic though the results of much research show populations of *Armillaria*

laria (including *A. mellea*) that are homothallic or secondary homothallic (a type of homoheteromixis) (Abomo-Ndongo et al., 1997). The difference between heterothallism and homothallism is that in homothallic strains the four haploid nuclei fuse into two pairs of diploid nuclei which migrate to two of four basidiospores whereas, in heterothallic strains, the four haploid nuclei do not fuse, each of them locates to four uninucleate basidiospores (Wilson et al., 2015).

Components and their medicinal use

Fungi have a long well-documented history of being used for food and some traditional medicine purposes due to their components of high nutrition values and non-poisonous nature (Chang and Wasser, 2012). They found their use in herbal medicine to cure dizziness, headache, insomnia, limbs numbness and infantile convulsions and many other symptoms (Chi et al., 2013) (Zavastin et al., 2015) and they are regarded to have prophylactic properties in addition to coronary heart disease and hypertension (Bobek et al., 1995).

The discovery of penicillin has widened horizons of many researches and combined such scientific fields as mycology, chemistry, pharmacy and medicine showing that fungi have a lot to offer to the world of science (Sułkowska-Ziaja et al., 2005). Although only recently it has become a common knowledge that mushrooms are also a good material for producing any dietary supplements as well as they play an increasing role in the prevention of many dysfunctions and diseases (Phan et al., 2014).

Carbohydrates

The research data shows that *Armillaria mellea*'s fruiting bodies and rhizomorphs are rich in the amount of carbohydrates (16,44 g per 100 g of a dry matter)

Protein type	Albumins	Globulins	Prolamines	Gluteins
Content (g / 100 g of a dry matter)	55.62	26.80	11.82	3.75

Table 2. The content of total nitrogen in proteins fractions (g/100 g of a dry matter) (Stasiak, 2008)

(Stasiak, 2008). Among this wide group polysaccharides seem to be the best-known fungal metabolites due to their pharmacologic properties. Early studies on the polysaccharides obtained from *A. mellea* fruiting bodies revealed the antitumor activity of the fraction containing β -glucan with a peptide component (Amar et al., 1976) (Vaz et al., 2001). β -glucans (along with phenols and flavonoids) are also considered to have an antioxidant potential due to inhibitory activity against DPPH free radicals of its methanol and water extracts (Strapáč et al., 2016).

Further components of polysaccharides present in *A. mellea* fruiting bodies such as glycogen, cellulose, mannans and chitin were studied and the research results showed these compounds to reduce the risk of cardiovascular disease by lowering LDL cholesterol and triglyceride concentration (Muszynska et al., 2011). Chitins and glucans are documented to be capable of lowering blood pressure, influencing the immune system and performing hypoglycemic, antibacterial, antiviral and anti-inflammatory actions (Muszynska et al., 2011) (Pochanavanich and Suntornsuk, 2002). As well it has been reported for the polysaccharides isolated from *A. mellea* to have a protective effect on bone marrow cell damage caused by the immunosuppressant cyclophosphamide (Kim et al., 2008).

The remaining components of *A. mellea* within carbohydrates group that were not described to have any

medicinal properties are trehalose, mannitol, xylose and D-erythritol (Kalač, 2009).

Proteins

Protein is another constituent of *Armillaria mellea* reported to be found in high concentrations in its fruiting bodies (23.0 g per 100 g of a dry matter) (Stasiak, 2008). Protein compounds contain more than a half of total nitrogen and their content varies in higher fungi between 19.0 and 39.0 g per 100 g of a dry matter (Żródłowski, 1995) (Florczak and Lasota, 1995).

The data shows (Table 2) that *A. mellea*'s fruiting bodies contain mostly water-soluble proteins- albumins (50%). Globulins constitute about 25% of total nitrogen, prolamines and gluteins fractions respectively about 10% and 5% of total nitrogen (Karkocha, 1964).

Sesquiterpene aryl esters

Sesquiterpene aryl esters (sesquiterpenoids) are described in the literature as the major constituents of *Armillaria mellea* fruiting bodies and mycelium. Studies conducted on this group proved most of these compounds to have antibiotic and antifungal activity (Gao et al., 2009). The strength of antimicrobial activity depends on the amount of carbon atoms within the particle and the type of the substituent (Donnelly et al., 1985). The first isolated sesquiterpene aryl ester from *A. mellea* that showed antibiotic activity was melleolide (Midland et al., 1982). Later on armillaridin and armillaridin were obtained and since then more than 50 different sesquiterpenoids were isolated including armillaricin, armillaribin, armillarigin and judeol (Yang et al., 1984) (Yang et al., 1989) (Yang et al., 1990).

Sterols and Sphingolipids

Although total lipid content in *Armillaria mellea* is rather low (1.8% in comparison to 5-8% average

in mushrooms) it is still documented to have use in medicine. Ergosterol (provitamin D) being the most common of sterols present in higher *Basidiomycetes* occurs as well in *A. mellea* along with ergosterol peroxide showing antitumor activity (Florczak et al., 2004) (Muszynska et al., 2011).

Recent studies reported the discovery of a compound isolated from *A. mellea* and within the group of sphingolipids, armillaramide. (Muszynska et al., 2011) Though sphingolipids are not a well-studied group of compounds yet they became the subject of interest for many researchers due to their promising biological properties. The results of research already conducted on some of the sphingolipids show their antihepatotoxic, antitumor and immunostimulatory activities (Gao et al., 2001).

Fatty Acids

As described before, the content of fats in mushrooms is generally low, however, the unsaturated fatty acids constitute over 70% of the total content of fatty acids (Bernaś et al., 2006). Studies conducted on *A. mellea* identified 17 fatty acids present in its fruiting bodies out of which 4 were unsaturated C18 compounds and the rest saturated fatty acids (Muszynska et al., 2011) (Cox et al., 2006).

Unsaturated fatty acids remain, precursors of bile constituents, are indispensable for the synthesis of prostaglandin and prostacyclin and show antiatherogenic properties, therefore, are crucial for the functioning of humans (Muszynska et al., 2011) (Bernaś et al., 2006).

Indole Compounds

The studies focused on *Armillaria mellea*'s indole compounds content shows that the fruiting bodies of the species contain L-tryptophan (4.47 mg/100 g d.w.)

tryptamine (2.73 mg/100 g d.w.) and serotonin (2.21 mg/100 g d.w.) (Muszyńska et al., 2001) (Zavastin et al.). These compounds are common to be found in extracts of fruiting bodies or mycelium of higher *Basidiomycetes* (Muszyńska et al., 2011) (Muszyńska et al., 2009).

Tryptamine acts as a non-selective serotonin receptor agonist and serotonin-norepinephrine-dopamine releasing agent (SNDRA), by interacting with MAO inhibitors can lead to death due to poisoning (Isbister et al., 2004).

Some metabolites of tryptophan were reported to injure the nervous system by having a role in the development of degenerative diseases, therefore, the doses of this drug should be monitored when administered (Stone et al., 2003).

In the brain, serotonin plays a significant role in regulating several important functions including sleep, appetite, body temperature, cell regeneration and body weight. Abnormal serotonin levels can cause problems such as suicidal tendency, obsessive compulsive disorder, alcoholism and anxiety, hence depression is treated with medications influencing serotonin reuptake in synaptic clefts (Muszynska et al., 2011) (Chattopadhyay et al., 1996).

Enzymes

Mycelia of fungi contain a high amount of enzymes due to their method of osmotic nutrition, most of the higher *Basidiomycetes* synthesise hemicellulases, cellulases and ligninases that take part in cell walls decomposition of plant tissues (Muszynska et al., 2011).

It is documented that the fruiting body of *A. mellea* is capable of producing a lysine-specific proteinase which is a member of a novel class of metalloendopeptidases (Gao et al., 2009). This enzyme is a subject of interest because of its potential fibrinolytic activity and

it is claimed to be a potential drug in the treatment of thrombosis (Lewis et al., 1978) (Healy et al., 1999).

What is more, *A. mellea* as a member of *white-rot fungi* group is capable of lignin degradation, that occurs with the use of several redox enzymes such as lignin peroxidases (LiP), Mn-dependant peroxidases (MnP), versatile peroxidases (VP) and other peroxidases, lacases and tyrosinases (Singh, 2006a).

Mineral compounds and vitamins

The high content of mineral compounds of higher fungi is a well-known fact. Though they constitute a rich source of sufficient minerals, they also accumulate heavy metals and radioactive elements, especially when growing in polluted areas next to the highways (Svoboda et al., 2006) (Kemp, 2002). The level of well assimilable mineral constituents is dependent on many factors, but mostly on the age of fungi, substratum and the diameter of a cap as the highest concentrations of all these compounds and elements can be found within a fungus' pileus (Przybyłowicz and Donoghue, 1988) (Muszynska et al., 2011).

The studies conducted on *A. mellea*'s fruiting bodies collected in Poland revealed the presence of such elements as Na, K, Mg, Ca, Fe, Mn, Zn, Pb, Cu, Cd, Hg, Ag, and Se (Falandysz et al., 2002) (Falandysz et al., 1992).

The vitamin content is extremely valuable since the vitamins play an important role in the human and animal organisms and fungi are reported to be one of the best sources of vitamins, especially vitamin B (Furlani and Godoy, 2008) (Mattila et al., 2001). Research on *A. mellea* showed that comparing to other *Basidiomycetes* it contains a great amount of niacin and vitamins B1, however, the vitamin's B2 content was lower in the comparison to other fungi (Majdańska, 2007) (Podlewska, 2006).

Ecological aspects

Armillaria mellea is considered to be one of the most common and dangerous species of fungal root pathogens worldwide (Baumgartner et al., 2011) (Mańka, 1953). For a long time, it has been recognized as an important plant parasite mostly attacking trees, but also affecting fruit and nut crops resulting in root rot. It can also colonize several orchids, however, in such cases, the orchid is considered a parasite and the host is the mushroom. *A. mellea* attacks both deciduous and coniferous trees of all ages and class range (Sierota, 2001) (Lech and Sierota, 2000) and is considered to have the widest host range among all the *Armillaria* genus, though the ability of spread by means of rhizomorphs is not that well developed as observed in a different *Armillaria* species (e.g. *A. bulbosa*) (Rishbeth, 1982).

Yet there is no effective way of dealing with *Armillaria* root disease. Although the researchers from all over the world work on developing a mean of controlling it, the task is complex because the mushroom feeds itself not only with trees it kills but also other stumps of trees which have died naturally or killed by different factors. Another issue is that the mycelium can survive saprophytically for years in the soil within woody residual roots even after clearing the remains of infected trees and so it contributes as inoculum for infection of the next crop (Redfern and Filip, 1991) (Baumgartner et al., 2011).

As mentioned earlier *A. mellea* can act as a parasite, saprophyte or in a mycorrhizal relationship.

Armillaria mellea as a pathogen

The pathogenic mechanism of *Armillaria mellea*'s action can be dual- it can occur as a parasite colonizing the cambium of living roots or as a saprophyte it can feed on the dead tissue of defeated trees (Hasegawa et al., 2010) (Baumgartner et al., 2011). Most of the *Armil-*

laria species are reported to be facultative necrotrophs, which means that within their life cycle they become both. In the literature, it has been described as going through two phases, firstly through the parasitic phase including colonizing of living roots. The phase is finished once the fungus kills the cambium and shortly after the saprophytic phase begins in which the fungus utilizes the dead tissue using it as nourishment (Rishbeth, 1985).

A. mellea invades already injured and weakened trees by entering through the wound but also has an ability to penetrate the root without the presence of any damages. The *Armillaria* infection can occur in three ways. The most commonly investigated infections due to their dominant occurrence were infections via mycelium and rhizomorphs, the short-range means of dispersal.

A. mellea uses its rhizomorphs that can attach themselves to the root and can go through the corky layer that protects the root. Firstly the entrance is conducted by mechanical force applied by the tip of a rhizomorph, the host cells being slightly pushed and compressed without a damage (Zelter, 1926). Only later the tip of the penetrating branch secretes enzymes that act upon root bark degrading them and when the penetration is completed it only takes time for the fungus to invade the host and take it over (Harold, 1934).

While the rhizomorphs grow through soil producing wide and long branches that are capable of spreading the infection between diseased and healthy trees without any direct contact between them, the mycelium grows by direct contact with uninfected trees (Redfern and Filip, 1991). The mycelium of *Armillaria* develops not only in tree roots but also spreads along the tree trunk reaching even up to a few metres high (Mańka, 1998).

The last mean of infection that is the least mentioned in the literature is a basidiospore-based infection. This occurs when the basidiospores are being released from the basidiocarp and wind-dispersed to new uninfected areas. Basidiospores seem to be an ideal tool to widespread the infection through the greater distance but due to the difficulties with stumps colonizing they are not and this kind of infections happens quite rarely (Rishbeth, 1985).

Armillaria mellea in a mycorrhizal relationship

Armillaria mellea is capable of performing a quite different and unique kind of plant symbiosis which is known as myco-heterotrophy, a relationship between the majority of plants and some fungi (*Basidiomycota*, *Ascomycota*, *Glomeromycota*), when the fungi host plants (Merckx et al., 2009). This type of symbiosis is exhibited by *A. mellea* with the orchids *Galeola* and *Gastrodia* and in this rare case, the plants are considered to be parasitizing the fungus (Kikuchi et al., 2008). The orchid benefits from the mushroom by drawing a carbon from the mycelium and also it lacks chlorophyll, however it has been not reported for the orchid to develop any root disease while being in a mycorrhizal symbiosis with the fungus hence it is supposed that *A. mellea* does not use the orchid as a source of nourishment. It might be that besides that the mushroom is involved too in a typical pathogenic relationship with a second host plant and feeds itself by remaining consolidated with it using its rhizomorphs (Baumgartner et al., 2011) however this interaction with respect to the fungus is yet poorly understood (Cha and Igarashi, 1995b) (Sekizaki et al., 2008).

White-rot fungi's decomposing abilities

As mentioned earlier *Armillaria mellea*'s ability to degrade root bark is achieved by applying mechanical

force but mostly by secreting specific enzymes. These powerful extracellular oxidative ligninolytic enzymes digest any wooden material by acting upon main structural components of it, lignin and cellulose (Zhang et al., 2016) They first decompose the cambium underlying the root bark and then xylem (Misiak and Hoffmeister, 2008). This ability is characteristic for all the mushrooms within the *white-rot fungi* group, however, white rotters of the *Basidiomycetes* and *Ascomycetes* class are unique to break down lignin completely, leaving the cellulose mostly intact, hence the white stains on the wood can be noticed.

It was documented that the same digestive enzymes of white rotters that decompose lignin and cellulose are also effective in breaking down a surprisingly wide range of recalcitrant compounds which are held together by the same chemical bonds that are these present in wood, hydrogen-carbon bonds. The mentioned toxins arise from a variety of industrial operations, petroleum being released into environment and tools used for plant protection and they include polycyclic aromatic hydrocarbons (PAH), polychlorinated biphenyls (PCB), polychlorinated phenols, organophosphorus compounds and neuroparalytic VX gasses (Turło and Turło, 2013).

Enzymes secreted by this group of fungi extracellularly include lignin peroxidases, manganese-dependent peroxidases, pectin lyases, pectin methylesterases, polygalacturonases, phenol oxidases, proteinases and metalloproteinases, tyrosinases and laccases (Barry et al., 1981) (Lee et al., 2005) (Mwenje and Ride, 1997) (Mwenje and Ride, 1999) (Robene-Soustrade et al., 1992). Manganese-dependent peroxidases along with laccases are documented to play a critical role in lignin degradation, what is more, manganese-dependant peroxidases are enzymes that only *white-rot fungi* can synthesise (Baldrian, 2006) (Schliephake et al., 2003). This

complex mix of enzymes allows the fungi to disassemble several materials produced by humans or by nature that are resistant to other ways of degradation and this leads to using white rotters as a tool in mycoremediation.

Mycoremediation

The Environmental Protection Agency gives the definition according to which mycoremediation is a form of bioremediation that uses conditioned native fungi or fungal mycelium to remove and degrade contaminants, to break down hazardous long-chained compounds into less toxic or non-toxic ones (Turło and Turło, 2013). Mycoremediation also holds promise to be capable of removing heavy metals from the environment. The process includes applying mycelium to the contaminated soil, placing mycelial mats over toxic sites or a combination of both techniques (Stamets, 2005). The technologies the mycoremediation uses can be divided into *in situ* methods that treat the contaminated material at the site or *ex situ* methods which involve removing the material and treat it in a specific apparatus used for the cultivation of fungi, a bioreactor (Turło and Turło, 2013). There are three phases of strategies that are anticipated for the successful implementation of mycoremediation with use of *white-rot fungi* and these are inoculum preparation techniques (the first phase), preparing clear technical protocols for the final design and associated engineering process (the second phase), preparation of the remediation protocols for the monitoring, adjustment, continuity and maintenance of the engineering system (the third phase) (Singh, 2006b). Since *A. mellea* remain a member of *white-rot fungi* group within the *Basidiomycota* class it is believed that the species could be successfully applied to mycoremediation technique.

Conclusion

Armillaria mellea is considered as a commonly known fungi species, edible and spread worldwide, nevertheless its various properties and applications could surprise many. As literature shows, there have been plenty of studies regarding species description, covering such topics as morphology, habitat, life cycle and components of the fungus body.

When discovering *A. mellea*'s components, also their medicinal and biological use have been described and applied to number of disciplines or disease entities with positive effects, showing that the world of fungi is offering not only culinary sensations or purely scientific results, but also treatment solutions.

Recently, scientists are focused on investigating a new application for fungi which has been called mycoremediation. This form of bioremediation uses *Basidiomycota* fungi, which *A. mellea* belongs to, to deal with environmental pollution issues. The topic is still not explored well enough, but holds a great promise to be applied worldwide in ecology sector and to be the main tool used in environmental protection.

Acknowledgements

I wish to acknowledge the help provided by my supervisor Jadwiga Turło and support given by the colleagues from the Department of Drug Technology and Pharmaceutical Biotechnology, Medical University of Warsaw.

References

- Abomo-Ndongo S, Mohammed C, Guillaumin JJ (1997). Sexual behaviour of *Armillaria heimii* and *A. mellea* isolates. Africa. For. Pathol. 27: 207–224.
- Amar C, Delaumeny J, Vilkas E (1976). Chemical and biological properties of peptido-glucan fraction from *Armillaria mellea* (*Basidiomycetes*). Biochim. Biophys. Acta BBA - Gen. Subj. 421: 263–271.

- Baldrian P (2006). Fungal laccases – occurrence and properties. *FEMS Microbiol. Rev.* 30: 215–242.
- Barry FP, Doonan S, Ross CA (1981). Cleavage by trypsin and by the proteinase from *Armillaria mellea* at ϵ -N-formyl-lysine residues. *Biochem. J.* 193: 737–742.
- Baumgartner K., Coetzee M, Hoffmeister D (2011). Secrets of the subterranean pathosystem of *Armillaria*. *Mol. Plant Pathol.* 12: 515–534.
- Bermudes D, Petersen R, Nealon K (1992). Low-level bioluminescence detected in *Mycena haematopus* basidiocarps. *Mycologia*. 84: 799.
- Bernaś E, Jaworska G, Lisiewska, Z (2006). Edible mushrooms as a source of valuable nutritive constituents. *Acta Sci. Pol.* 5: 5–20.
- Bérubé J, Dessureault M (1989). Morphological studies of the *Armillaria mellea* complex: two new species, *A. gemina* and *A. calvescens*. *Mycologia*. 81: 216–225.
- Bobek P, Ozdin L, Kuniak L (1995). The effect of oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*), its ethanolic extract and extraction residues on cholesterol levels in serum, lipoproteins and liver of rat. *Food Nahr.* 39: 98–99.
- Cha JY, Igarashi T (1995a). A note on *Armillaria mellea* subsp. *nipponica* subsp. nov. in Japan. *Mycoscience*. 36: 143–146.
- Cha JY, Igarashi T (1995b). *Armillaria* species associated with *Gastrodia elata* in Japan. *For. Pathol.* 25: 319–326.
- Cha JY, Sung JM, Igarashi, T (1994). Biological species and morphological characteristics of *Armillaria mellea* complex in Hokkaido: *A. sinapina* and two new species, *A. jezoensis* and *A. singula*. *Mycoscience*. 35: 39–47.
- Chang ST, Wasser SP (2012). The role of culinary-medicinal mushrooms on human welfare with a pyramid model for human health. *Int. J. Med. Mushrooms.* 14: 95–134.
- Chattopadhyay A, Rukmini R, Mukherjee S (1996). Photophysics of a neurotransmitter: Ionization and spectroscopic properties of serotonin. *Biophys. J.* 71: 1952–1960.
- Chi CW, Chen CC, Chen YJ (2013). Therapeutic and radiosensitizing effects of armillaridin on human esophageal cancer cells. *Evid. Based Complement. Alternat. Med.* 2013: 1–8.
- Cox KD, Scherm H, Riley MB (2006). Characterization of *Armillaria spp.* from peach orchards in the southeastern United States using fatty acid methyl ester profiling. *Mycol. Res.* 110: 414–422.
- Desjardin DE, Oliveira AG, Stevani, CV (2008). Fungi bioluminescence revisited. *Photochem. Photobiol. Sci.* 7: 170.
- Donnelly D, Abe F, Coveney D, Fukuda N, O'Reilly J, Polonsky J, Prangé T (1985). Antibacterial sesquiterpene aryl esters from *Armillaria mellea*. *J. Nat. Prod.* 48: 10–16.
- Falandysz J, Sicińska B, Bona H, Kohonen D (1992). Metals in Honey mushroom *Armillariella mellea*. *Bromatol Toxycol Chem.* 25: 171–176.
- Falandysz J, Gucia M, Skwarzec B, Frankowska A, Klawikowska K (2002). Total mercury in mushrooms and underlying soil substrate from the Borecka Forest, Northeastern Poland. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 42: 145–154.
- Florczak J, Lasota W (1995). Wchłanianie i wiązanie kadmu przez *boczniaka ostrogowatego* w warunkach uprawy. *Bromatol Chem Toksykol.* 28: 17–23.
- Florczak J, Karmańska A, Wędzisz A (2004). Comparison of the chemical contents of selected wild growing mushrooms. *Bromatol Toxycol Chem.* 37: 365–371.
- Furlani RP, Godoy HT (2008). Vitamins B1 and B2 contents in cultivated mushrooms. *Food Chem.* 106: 816–819.
- Gao JM, Yang X, Wang CY, Liu JK (2001). Armillaramide, a new sphingolipid from the fungus *Armillaria mellea*. *Fitoterapia.* 72: 858–864.
- Gao LW, Li WY, Zhao YL, Wang JW (2009). The cultivation, bioactive components and pharmacological effects of *Armillaria mellea*. *Afr. J. Biotechnol. Vic. Isl.* 8: 7383–7390.
- Gębska AK (2009). Wpływ selenu na własności antyoksydacyjne grzybni *Armillaria mellea*. *Warszawski Uniwersytet Medyczny. Praca dyplomowa.*
- Gumińska B, Wojewoda W (1988). Grzyby i ich oznaczanie. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.
- Harold TE (1934). Studies on *Armillaria mellea* (Vahl) Quel., Infection, Parasitism And Host Resistance. *J. Agric. Res.* 48: 187–218.
- Hasegawa E, Ota Y, Hattori T, Sahashi N, Kikuchi T (2010). Ecology of *Armillaria* species on conifers in Japan. *For. Pathol.* 41: 429–437.
- Healy V, O'Connell J, McCarthy TV, Doonan S (1999). The Lysine-Specific Proteinase from *Armillaria mellea* is a member of a novel class of Metalloendopeptidases located in *Basidiomycetes*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 262: 60–63.
- Isbister GK, Bowe SJ, Dawson A, Whyte IM (2004). Relative toxicity of selective serotonin reuptake inhibitors (SSRIs) in overdose. *J. Toxicol. Clin. Toxicol.* 42: 277–285.
- Kabulska, A.P. (2015). Biosynteza, izolacja i badanie struktury analogu lentinanu - polisacharydowego leku z grupy modyfikatorów odpowiedzi biologicznej. *Warszawski Uniwersytet Medyczny. Praca dyplomowa.*
- Kalać P (2009). Chemical composition and nutritional value of European species of wild growing mushrooms: A review. *Food Chem.* 113: 9–16.
- Karkocha I (1964). Badania wartości odżywczej *gąski zielonej* (*Tricholoma equestre*) i *opieńki miodowej* (*Armillaria mellea*). *Rocz. PZH.* 15: 311–315.
- Kemp K (2002). Heavy metals in edible mushrooms. *Int. J. PIXE.* 12: 117–124.
- Kikuchi G, Higuchi M, Yoshimura H, Morota T, Suzuki A (2008). In vitro symbiosis between *Gastrodia elata* Blume (*Orchidaceae*) and *Armillaria* (*Tricholomataceae*) species isolates from the orchid tuber. *Jpn Bot.* 83: 77–87.
- Kim SK, Im J, Yun CH, Son JY, Son CG, Park DK, Han SH (2008). *Armillariella mellea* induces maturation of human dendritic cells without induction of cytokine expression. *J. Ethnopharmacol.* 119: 153–159.
- Korhonen K, Hintikka V (1974). Cytological evidence for somatic diploidization in dikaryotic cells of *Armillariella mellea*. *Arch. Microbiol.* 95: 187–192.
- Lamour A, Termorshuizen AJ, Volker D, Jeger MJ (2007). Network formation by rhizomorphs of *Armillaria lutea* in natural soil: Their description and ecological significance. *FEMS Microbiol. Ecol.* 62: 222–232.
- Lech P, Sierota Z (2000). Poziom zagrożenia lasów grzybami patogenicznymi. In: Stan uszkodzenia lasów w Polsce w 1999 roku na podstawie badań monitoringowych. Warszawa: Biblioteka Monitoringu Środowiska; 59–65.
- Lee SY, Kim JS, Sapkota K, Shen MH, Kim S, Chun HS, Yoo JC, Choi HS, Kim MK (2005). Purification and characterization of fibrinolytic enzyme from cultured mycelia of *Armillaria mellea*. *Protein Expr. Purif.* 43: 10–17.
- Lewis WG, Basford JM, Walton PL (1978). Specificity and inhibition studies of *Armillaria mellea* protease. *Biochim. Biophys. Acta BBA - Enzymol.* 522: 551–560.
- Lisiewska M, Szmíd M (1972). Przewodnik grzyboznawczy. Poznań: PWN.
- Majdańska M (2007). Badanie właściwości redukcyjnych i antyoksydacyjnych wyciągów wodnych i metanolowych otrzymanych z grzybni *Armillaria mellea* nieselenowanej i selenowanej. *Warszawski Uniwersytet Medyczny. Praca dyplomowa.*
- Mańka K (1953). Badania terenowe i laboratoryjne nad *opieńką miodową*- *Armillaria mellea* (Vahl) Quel. *Pr. Inst Bad Śn.* 94: 1–96.
- Mańka K (1998). Fitopatologia leśna. Warszawa: PWRiL.
- Marshall NL (2003). Mushroom book. Montana: Kessinger Publishing.
- Mattila P, Könkö K, Eurola M, Pihlava JM, Astola J, Vahteristo L, Hietaniemi V, Kumpulainen J, Valtonen M, Piironen V (2001). Contents of vitamins, mineral elements, and some phenolic compounds in cultivated mushrooms. *J. Agric. Food Chem.* 49: 2343–2348.
- Merckx V, Bidartondo MI, Hynson NA (2009). Myco-heterotrophy: When fungi host plants. *Ann. Bot.* 104: 1255–1261.
- Midland SL, Izac RR, Wing RM, Zaki AI, Munnecke DE, Sims, JJ (1982). Melleolide, a new antibiotic from *Armillaria mellea*. *Tetrahedron Lett.* 23: 2515–2518.
- Mihail JD (2015). Bioluminescence patterns among north American *Armillaria* species. *Fungal Biol.* 119: 528–537.

- Mihail JD, Bruhn JN (2007). Dynamics of bioluminescence by *Armillaria gallica*, *A. mellea* and *A. tabescens*. *Mycologia*. 99: 341–350.
- Misiek M, Hoffmeister D (2008). Processing sites involved in intron splicing of *Armillaria* natural product genes. *Mycol. Res.* 112: 216–224.
- Murrill W (1915). Luminescence in the fungi. In: *Mycologia*. 7: 131–133.
- Muszyńska B, Maślanka A, Ekiert H, Sułkowska-Ziaja K (2001). Analysis of indole compounds in *Armillaria mellea* fruiting bodies. *Acta Pol. Pharm.* 68: 93–97.
- Muszyńska B, Ziaja K, Ekiert H (2009). Indole compounds in fruiting bodies of some selected *Macromycetes* species and their mycelia cultured in vitro. *Pharmazie*. 64: 479–480.
- Muszyńska B, Sułkowska-Ziaja K, Ekiert H (2011). Indole compounds in fruiting bodies of some edible *Basidiomycota* species. *Food Chem.* 125: 1306–1308.
- Mwenje E, Ride JP (1997). The use of pectic enzymes in the characterization of *Armillaria* isolates from Africa. *Plant Pathol.* 46: 341–354.
- Mwenje E, Ride JP (1999). Purification and characterization of an endo-polygalacturonase (PG1) from a zimbabwean species of *Armillaria*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 55: 131–139.
- Nowak M (2005). Optymalizacja warunków wzrostu *opieńki miodowej* oraz porównanie składu uzyskanej grzybni i owocników pochodzących ze środowiska naturalnego. Uniwersytet Medyczny w Warszawie. Praca dyplomowa.
- O'Reilly P (2011). Fascinated by fungi: Exploring the history, mystery, facts, and fiction of the underworld kingdom of mushrooms. United Kingdom: First Nature.
- Ouzouni PK, Petridis D, Koller WD, Riganakos KA (2009). Nutritional value and metal content of wild edible mushrooms collected from West Macedonia and Epirus, Greece. *Food Chem.* 115: 1575–1580.
- Phan CW, David P, Naidu M, Wong KH, Sabaratnam V (2014). Therapeutic potential of culinary-medicinal mushrooms for the management of neurodegenerative diseases: Diversity, metabolite, and mechanism. *Crit. Rev. Biotechnol.* 35: 355–368.
- Pochanavanich P, Suntornsuk W (2002). Fungal chitosan production and its characterization. *Lett. Appl. Microbiol.* 35: 17–21.
- Podlewska A (2006). Porównanie właściwości biobójczych wyciągów alkoholowych i wodnych otrzymanych z grzybni *Armillaria mellea*. Uniwersytet Medyczny w Warszawie. Praca dyplomowa.
- Przybyłowicz P, Donoghue J (1988). Nutritional and health aspects of shiitake. In: *Shiitake Growers Handbook*. Dubuque, IA: Kendall Hunt Publishing Co.
- Redfem DB, Filip GM (1991). Inoculum and Infection. In: *Agricultural Handbook*. Washington D.C.: USDA Forest Service; 48–61.
- Rishbeth J (1982). Species of *Armillaria* in southern England. *Plant Pathol.* 31: 9–17.
- Rishbeth J (1985). Infection cycle of *Armillaria* and host response. *For. Pathol.* 15: 332–341.
- Robene-Soustrade I, Lung-Escarmant B, Bono JJ, Taris B (1992). Identification and partial characterization of an extracellular manganese-dependent peroxidase in *Armillaria ostoyae* and *Armillaria mellea*. *For. Pathol.* 22: 227–236.
- Schliephake K, Baker WL, Longergan GT (2003). Decolorization of industrial wastes and degradation of dye water. In: *Fungal Biotechnology in Agricultural, Food and Environmental Applications*. New York: Marcel Dekker.
- Sekizaki H, Kuninaga S, Yamamoto M, Asazu SN, Sawa S, Kojoma M, Yokosawa R, Yoshida N (2008). Identification of *Armillaria nabsnona* in *Gastrodia* tubers. *Biol. Pharm. Bull.* 31: 1410–1414.
- Sierota Z (2001). Choroby lasu. Warszawa: Centrum Informacyjne Lasów Państwowych.
- Singh H (2006a). Fungal metabolism of polycyclic aromatic hydrocarbons. In: *Mycoremediation: Fungal Bioremediation*. New York, NY, United States: Wiley-Interscience; 283–356.
- Singh H (2006b). Mycoremediation: Fungal Bioremediation. In: *Mycoremediation*. New Jersey: Wiley-Interscience; 17–18.
- Stamets P (2005). Mycoremediation. In: *Mycelium Running. How Mushrooms Can Help Save the World*. New York: Ten Speed Press; 86–113.
- Stasiak AA (2008). Badanie właściwości antyoksydacyjnych i stopnia zmiatania wolnych rodników wyciągów metanolowych i wodnych otrzymanych z grzybni nieselenowanej i selenowanej *Armillaria mellea*. Warszawski Uniwersytet Medyczny. Praca dyplomowa.
- Stone TW, Mackay GM, Forrest CM, Clark CJ, Darlington LG (2003). Tryptophan metabolites and brain disorders. *Clin. Chem. Lab. Med.* 41: 852–859.
- Strapáč I, Baranová M, Smrčová M, Bedlovičová Z (2016). Antioxidant activity of honey mushrooms (*Armillaria mellea*). *Folia Vet.* 60: 37–41.
- Sułkowska-Ziaja K, Muszyńska B, Końska G (2005). Biologically active compounds of fungal origin displaying antitumor activity. *Acta Pol Pharm.* 62: 153–159.
- Svoboda L, Havlíčková B, Kalač P (2006). Contents of cadmium, mercury and lead in edible mushrooms growing in a historical silver-mining area. *Food Chem.* 96: 580–585.
- Turło J, Turło A (2013). Application of mushroom cultures and isolated enzymes for biodegradation of organic environmental pollutants. *Mil. Pharm. Med.* 3: 27–35.
- Vaz JA, Barros L, Martins A, Santos-Buelga C, Vasconcelos MH, Ferreira IC (2001). Chemical composition of wild edible mushrooms and antioxidant properties of their water soluble polysaccharidic and ethanolic fractions. *Food Chem.* 126: 610–616.
- Weitz HJ (2004). Naturally bioluminescent fungi. *Mycologist.* 18: 4–5.
- Weitz HJ, Campbell CD, Killham K (2002). Development of a novel, bioluminescence-based, fungal bioassay for toxicity testing. *Environ. Microbiol.* 4: 422–429.
- Wilson AM, Wilken PM, van der Nest MA, Steenkamp ET, Wingfield MJ, Wingfield BD (2015). Homothallism: An umbrella term for describing diverse sexual behaviours. *IMA Fungus.* 6: 207–214.
- Yang J, Yuwu C, Xiaozhang F, Dequan Y, Xiaotian L (1984). Chemical constituents of *Armillaria mellea* mycelium I. Isolation and characterization of Armillaridin and Armillaridin. *Planta Med.* 50: 288–290.
- Yang J, Su Y, Wang Y, Feng X, Yu D, Cong P, Tamai M, Obuchi T, Kondoh H, Liang X (1989). Isolation and structures of two new sesquiterpenoid aromatic esters: Armillarigin and Armillarikin. *Planta Med.* 55: 479–481.
- Yang J, Su Y, Wang Y, Feng X, Yu D, Liang X (1990). Studies on the chemical constituents of *Armillaria mellea* mycelium. V. Isolation and characterization of Armillarilin and Armillarinin. *Acta Pharm.* 25.
- Zavastin D, Mircea C, Aprotosoae AC, Miron A (2015). *Armillaria mellea*: phenolic content, in vitro antioxidant and antihyperglycemic effects. *Med Chir Soc Med Nat.* 119.
- Zelter SM (1926). Observations on infections of apple and prune roots by *Armillaria mellea* Vahl. *Phytopathology.* 16: 479–484.
- Zhang L, You T, Zhou T, Xu F (2016). Synergistic effect of white-rot fungi and alkaline pretreatments for improving enzymatic hydrolysis of poplar wood. *Ind. Crops Prod.* 86: 155–162.
- Żródłowski Z (1995). The influence of washing and peeling of mushrooms *Agaricus bisporus* on the level of heavy metal contaminations. *Pol J Food Nutr Sci.* 4/45: 26–33.

Przegląd właściwości biologicznych, chemicznych i ekologicznych gatunku Opieńka miodowa (łac. *Armillaria mellea*)

Agata Sośnicka, Sandra Górka, Jadwiga Turło

Opieńka miodowa (łac. *Armillaria mellea*) jest powszechnie występującym gatunkiem grzyba, który przynależy do typu Podstawczaków. Opieńka jest jadalna- jej owocniki i ryzomorfy są bogatym źródłem polisacharydów, białek, tłuszczów oraz innych makroelementów. Gatunek znalazł również zastosowanie w medycynie, jego właściwości lecznicze zostały przebadane i opisane w wielu publikacjach. Opieńka miodowa posiada wachlarz interesujących właściwości, z czego najbardziej widowiskowymi są bioluminescencja i zdolność do wytwarzania ryzomorf. Ryzomorfy umożliwiają transport związków mineralnych, a także służą jako narzędzie do atakowania i infekowania sąsiadujących roślin, dzięki czemu gatunek jest klasyfikowany jako niebezpieczny patogen roślin. Opieńka miodowa jest wyposażona w enzymatyczny kompleks ligninolityczny, który odgrywa kluczową rolę w degradacji drewna i jest cechą charakterystyczną gatunków należących do grupy grzybów zwaną w języku angielskim *white-rot fungi*, której opieńka jest członkiem. W związku z tym, grzyby z tej grupy okazały się być także zdolne do degradacji wielu niebezpiecznych, zanieczyszczeń środowiska, co pokazuje zasadność użycia grzybów *white-rot* w mykoremediacji.

Key words: *Armillaria mellea*; Opieńka miodowa; Ryzomorfy; Bioluminescencja; Medyczne grzyby; Patogen roślin, White-rot fungi; Mykoremediacja

W jaki sposób rośliny pobierają i asymilują azot?

Magdalena Zboińska

DOI: 10.24131/3247.180203

Streszczenie:

Dostępność azotu w glebie jest jednym z głównych czynników limitujących wzrost i rozwój roślin, ponieważ pierwiastek ten buduje tak podstawowe dla funkcjonowania komórek związki jak kwasy nukleinowe, białka czy chlorofil. Rośliny pobierają azot z roztworu glebowego przede wszystkim w postaci azotanów i jonów amonowych, ale także mocznika, aminokwasów, a nawet krótkich oligopeptydów. Ponadto, niektóre gatunki w procesie ewolucji przystosowały się do wzrostu na glebach o niskiej zawartości przyswajalnych form azotu. Są to rośliny tworzące układy symbiotyczne z bakteriami zdolnymi do wiązania azotu atmosferycznego oraz gatunki mięsożerne. W prezentowanej publikacji podsumowano wiedzę dotyczącą pobierania i asymilacji azotu przez rośliny.

Słowa kluczowe: pobieranie azotu, transport przez błonę, asymilacja azotu, rośliny mięsożerne, rośliny motylkowe

otrzymano: 18.04.2018; przyjęto: 27.05.2018; opublikowano: 31.08.2018



mgr Magdalena Zboińska: Zakład Fizjologii Molekularnej Roślin, Instytut Biologii Eksperymentalnej, Wydział Nauk Biologicznych, Uniwersytet Wrocławski

Wprowadzenie

Azot jest składnikiem mineralnym potrzebnym roślinom w największych ilościach (Kraiser i wsp., 2011). Wchodzi on w skład aminokwasów, a więc peptydów i białek, oraz stanowi składnik organicznych zasad azotowych. Zasady te budują nukleotydy, które są nie tylko monomerami kwasów nukleinowych (RNA, DNA), lecz służą także przenoszeniu energii (ATP, GTP, elektronów i kationów wodorowych (NADH, NADPH, FADH₂) czy reszt acylowych (koenzym A). Ponadto azot jest składnikiem innych niezwykle istotnych dla komórki roślinnej związków, takich jak chlorofil, cytochromy, cytokininy niektóre witaminy. Azot zawiera także część metabolitów wtórnych: alkaloidy, betalainy, olejki gorczyczne czy glikozydy cyjanogenne (Czerwiński 1976; Kopcewicz i Lewak, 2007). Pierwiastek ten bierze więc udział w niemal wszystkich przemianach zachodzących w komórkach roślinnych.

Azot występuje w glebie w wielu formach, lecz większość z nich to złożone związki organiczne będące niedostępnym dla roślin źródłem azotu (Jones i wsp., 2005). Ponieważ korzenie są w stanie pobierać jedynie niewielkie cząsteczki rozpuszczone w roztworze glebowym, rośliny korzystają przede wszystkim z mineralnych form azotu: azotanów (Dechorgnat i wsp., 2011) i jonów amonowych (Yuan i wsp., 2007) oraz z prostych związków organicznych, czyli mocznika (Liu i wsp., 2003; Wang W-H i wsp., 2012), aminokwasów (Svennerstam i wsp., 2011) i ewentualnie oligopeptydów (Komarova i wsp., 2008; Hill i wsp., 2011). Nieliczne gatunki roślin przystosowały się do wzrostu na glebach szczególnie ubogich w azot, dzięki możliwości korzystania z alternatywnych źródeł tego pierwiastka. Są to rośliny mięsożerne (Krasuska i wsp., 2012) oraz te, które żyją w symbiozie z organizmami prokariotycznymi wiążącymi azot atmosferyczny (Prell i Poole, 2006; Oldroyd

i wsp., 2011). Celem niniejszej pracy jest przybliżenie czytelnikowi podstawowych informacji dotyczących pobierania i (w mniejszym stopniu) asymilacji azotu przez rośliny.

Dlaczego naukowcy są zainteresowani procesem pobierania i asymilacji azotu przez rośliny?

Niedostateczna ilość przyswajalnych form azotu w glebach uprawnych stanowi ogromne wyzwanie ekonomiczne i ekologiczne dla współczesnego rolnictwa. Ze względu na bardzo duże zapotrzebowanie roślin na azot, jego dostępność stanowi często główny czynnik limitujący wzrost i rozwój roślin (Elser i wsp., 2007; Kraiser i wsp., 2011), dlatego na pola uprawne corocznie wprowadza się ponad 110 milionów ton azotu (raport FAO 2017). Światowe, roczne zużycie nawozów azotowych zwiększyło się prawie 9-krotnie w ciągu ostatnich 50 lat i pochłania obecnie około 1% wykorzystywanej przez ludzi energii (McAllister i wsp., 2012). Niestety, w zależności od sposobu uprawy, uprawianego gatunku, warunków atmosferycznych czy aktywności mikroorganizmów glebowych od 50 do ponad 80% tej ogromnej ilości azotu dostarczanego na pola nie jest asymilowane przez rośliny, lecz trafia do hydrosfery lub zostaje przekształcone w materię organiczną przez mikroorganizmy glebowe (Smil, 2011; McAllister i wsp., 2012). Jak się szacuje, doprowadziło to do dwukrotnego zwiększenia ilości azotu krążącego w biosferze (Elser i wsp., 2007) i niesie za sobą długofalowe skutki dla środowiska, wśród których wymienia się powiększenie dziury ozonowej, przyspieszenie efektu cieplarnianego oraz zmniejszenie różnorodności biologicznej (Elser i wsp., 2007; Smil, 2011; Sutton i wsp., 2011; McAllister i wsp., 2012; Good 2018).

Walka z negatywnymi efektami stosowania nawozów azotowych jest niezwykle trudna i kosztowna.

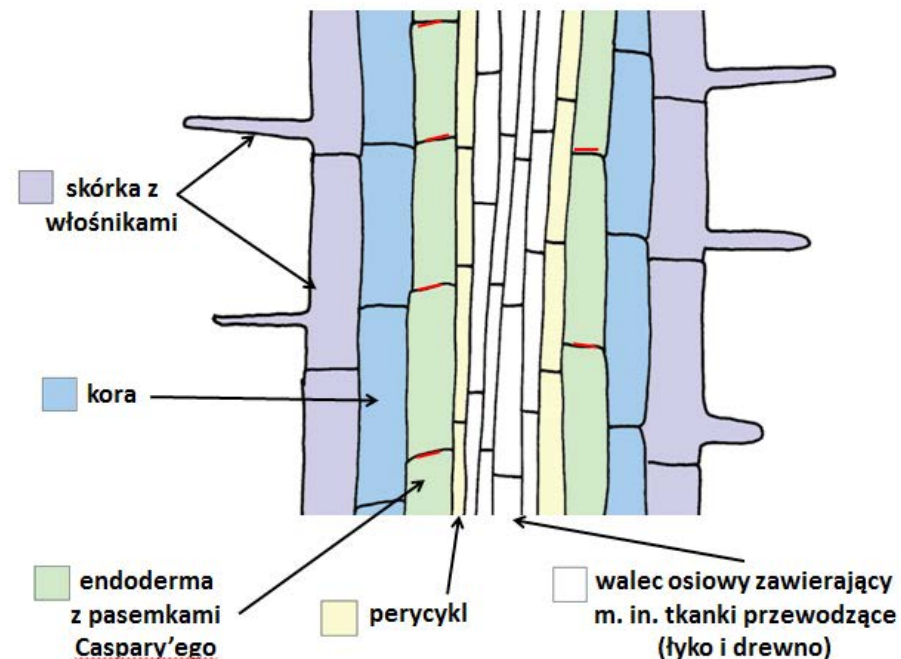
W 2011 roku koszty te w Unii Europejskiej szacowane były na 70 do 320 miliardów euro (Sutton i wsp., 2011). Co więcej, badania Sebito i wsp. (2013) z użyciem znakowanego izotopowo azotu pokazały, że w naszym klimacie skutki jednorazowej aplikacji standardowej ilości nawozu azotanowego na pole uprawne będą możliwe do zmierzenia jeszcze przez około 100 lat (Sebito i wsp., 2013). Jednocześnie szacuje się, że całkowite zaprzestanie stosowania nawozów azotowych doprowadziłoby do niemożności wykarmienia 45% populacji ludzkiej (Smil, 2011), a jej liczebność ciągle rośnie i w 2050 roku osiągnie prawdopodobnie około 9,1 miliarda (Blanco, 2011). Stwierdzono również, że tak znaczny przyrost naturalny będzie skutkował 70–110% wzrostem produkcji żywności i w zależności od dynamiki tych zmian (tj. zmian w powierzchni upraw oraz w wydajności nawożenia) pociągnie za sobą konieczność zwiększenia produkcji nawozów o 50 do 100 % w latach 2005–2050 (Blanco, 2011). Z drugiej strony, aż 85% azotu znajdującego się w zbożach jest konsumowane nie przez ludzi, lecz przez zwierzęta wykorzystywane do produkcji mleka, mięsa i jajek. Dlatego przejście Europejczyków na dietę wegańską zmniejszyłoby zużycie nawozów azotowych aż o 70% (Sutton i wsp., 2011).

Z tych powodów ostatnimi laty znacząco wzrosło zainteresowanie stworzeniem roślin uprawnych, lepiej przystosowanych do korzystania z dostępnego w glebie azotu (NUE, ang. *nitrogen use efficient*). Naukowcy intensywnie badają procesy pobierania, akumulacji, remobilizacji¹ i asymilacji związków azotu przez rośliny, poszukując genów, które można by poddać ukierunkowanym modyfikacjom genetycznym mającym na celu stworzenie roślin wydajniej pobierających azot z gleby lub o wydajniejszym metabolizmie azotowym.

1 Remobilizacja azotu – wycofywanie związków azotu ze starych, zamierających organów rośliny (przede wszystkim liści) i ich transport do młodych, rozwijających się organów.

Rys. 1. Przekrój podłużny przez korzeń

Czerwonym kolorem w sposób schematyczny zaznaczono pasemka Caspariego. Zmodyfikowano z: Näsholm i wsp., 2009.



Dzięki temu zmniejszeniu uległoby stosowanie nawozów, a tym samym zanieczyszczenie środowiska (Kant i wsp., 2011; McAllister i wsp., 2012; Wang Y-Y i wsp., 2012; Krapp, 2015; Gojon, 2017; Wang Y-Y i wsp., 2018).

W jaki sposób rośliny pobierają azot?

Pobieranie przez rośliny związków odżywczych z roztworu glebowego zachodzi dzięki obecności specjalnych białek transporterowych w błonach komórkowych komórek korzenia. Rośliny w tym procesie muszą konkurować o azot i inne pierwiastki między sobą oraz z mikroorganizmami glebowymi, których znaczna liczba bytuje w ryzosferze². Obszar ten obfituje bowiem

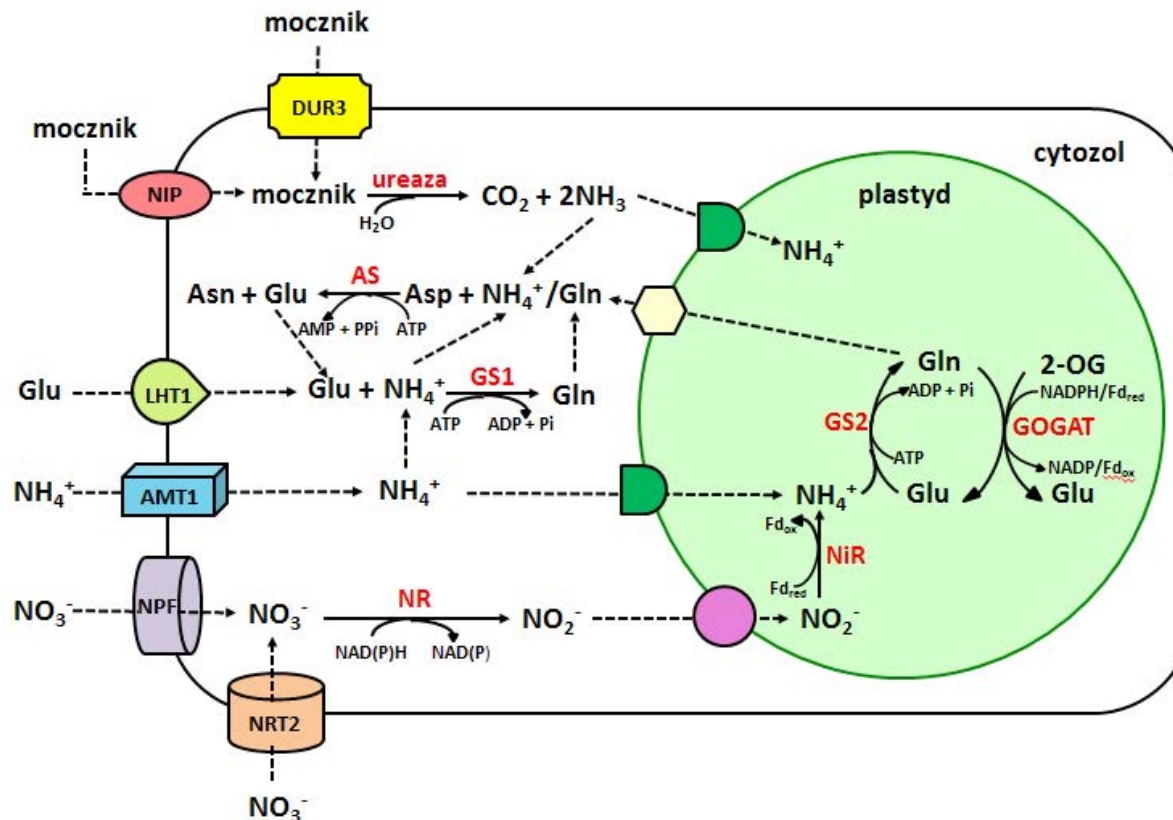
2 Ryzosfera – część gleby znajdująca się w bezpośrednim sąsiedztwie systemu korzeniowego i podlegająca jego wpływom.

w łatwo dostępne substancje pokarmowe, jakimi są obumierające fragmenty korzeni, a także wydzielane przez roślinę do gleby kwasy organiczne, polisacharydy i aminokwasy (Lambers, 2008). Aby jak najlepiej wykorzystać znajdujący się w glebie azot i plastycznie odpowiadać na zmiany zachodzące w środowisku rośliny wykształciły kilkanaście białek nośnikowych odpowiedzialnych za pobieranie z gleby różnych form tego pierwiastka. Transportery te charakteryzują się odmienną specyficznością substratów, powinowactwem do przenoszonych związków lub lokalizacją w tkankach korzenia (Miller i Cramer, 2004; Kraiser i wsp., 2011; Nacry i wsp., 2013).

Jony i proste cząsteczki organiczne są pobierane bezpośrednio z ryzosfery przez komórki skórki, w tym komórki włosnikowe bądź wnikają wraz z wodą szla-

kiem apoplastycznym (wzdłuż ścian komórkowych i przestrzeni międzykomórkowych) do głębiej położonych tkanek (kory, endodermy) (Rys. 1.). Tam są pobierane do wnętrza komórek przez odpowiednie białka transporterowe. Ponieważ w ścianach komórkowych endodermy obecne są zgrubienia przesycone posiadającymi hydrofobowy charakter suberyną i ligninami (tzw. pasemka Caspary'ego), dalszy transport wody wraz z rozpuszczonymi w niej substancjami szlakiem apoplastycznym nie jest możliwy. Dlatego endoderma jest najgłębiej położoną tkanką korzenia, która może brać udział w pobieraniu związków azotu z roztworu glebowego (Tegeeder 2014; Krapp 2015). Jak wspomniano we Wprowadzeniu, do związków tych należą: jony amonowe, azotany, mocznik, aminokwasy oraz oligopeptydy.

Prócz zdolności do pobierania odmiennych form azotu i zróżnicowanej lokalizacji w korzeniu, białka transporterowe posiadają różne powinowactwo do przenoszonych substancji. Jest to istotne, gdyż zawartość związków azotu w glebie może wahać się silnie w krótkim okresie czasu lub na niewielkiej przestrzeni. Widać to szczególnie wyraźnie na przykładzie azotanów, których stężenie w roztworze glebowym może osiągać wartości od kilku μM do ponad 70 mM na glebach nawożonych (Dechorgnat i wsp., 2011; Nacry i wsp., 2013). W przypadku jonów azotanowych badania fizjologiczne wykazały istnienie dwóch systemów transportu: systemu wysokiego powinowactwa HATS (ang. *high-affinity transport system*) oraz systemu niskiego powinowactwa LATS (ang. *low-affinity transport system*). Transportery azotanów należące do systemu HATS odpowiadają za transport jonów przy ich niskich, mikromolowych stężeniach w roztworze glebowym. Ich właściwe funkcjonowanie jest szczególnie istotne dla przeżycia roślin w czasie niedoboru azotu w glebie. Transportery te działają jednak bardzo wolno i szybko ulegają wysyceniu (Crawford i Glass, 1998).



Rys. 2. Schematyczne przedstawienie procesów pobierania i asymilacji azotu w komórce roślinnej

Przerywanymi strzałkami oznaczono procesy transportu, ciągłymi przemiany enzymatyczne. Czerwone napisy odnoszą się do nazw enzymów. Użycie znaku „/” oznacza, że dany enzym może wykorzystywać do reakcji dwa różne substraty (w przypadku AS) lub też istnieją dwie izofomy enzymu, które korzystają z odmiennych substratów (w przypadku GOGAT). Użyte skróty: NR – reduktaza azotanowa, NiR – reduktaza azotynowa, GS1 i GS2 – izofomy syntetazy glutaminowej, GOGAT – syntaza glutaminianowa, AS – syntetaza asparaginy, Asn – asparagina, Asp – kwas asparaginowy, Gln – glutamina, Glu – kwas glutaminowy, 2-OG – 2-oksoglutaran, Fd_{red} – ferredoksyna zredukowana, Fd_{ox} – ferredoksyna utleniona.

Opracowanie własne na podstawie publikacji cytowanych w tekście.

Gdy stężenie jonów azotanowych w glebie przekroczy 1 mM, istotny staje się działający z dużą wydajnością system transportu niskiego powinowactwa. Dodatkowo, w obu systemach można odnaleźć białka, których

geny ulegają wzmożonej transkrypcji w odpowiedzi na obecność azotanów (czyli są indukowane azotanami – białka iHATS oraz iLATS, ang. *inducible*) oraz takie, których ekspresja jest od ich obecności niezależna (tzw.

system konstytutywny cHATS i cLATS, ang. *constitutive*) (Crawford i Glass, 1998; Nacry i wsp., 2013). Podobnie, dwa systemy transportu opisano w przypadku jonów amonowych (Yuan i wsp., 2007).

Asymilacja związków azotu w komórkach roślinnych

Związki azotu pobrane przez komórki korzenia, w zależności od ich rodzaju, gatunku rośliny oraz jej zapotrzebowania metabolicznego, mogą zostać zmagazynowane w niezmienionej formie w wakuolach lub ulec asymilacji. Oba procesy zachodzą mogą zarówno w korzeniu, jak i w częściach nadziemnych rośliny, do których azot transportowany jest przede wszystkim ksylemem (Crawford i Glass, 1998). Akumulowanie w wakuoli azotu, głównie w formie NO_3^- , jest nie tylko gwarancją stałego dostępu do tego pierwiastka w przypadku jego chwilowego niedoboru w środowisku, lecz pełni również ważną funkcję w utrzymaniu turgoru komórki oraz w regulacji cytoplazmatycznego stężenia tych jonów, które powinno pozostać stałe (Wojtaszek i wsp., 2008). Asymilacja azotu to natomiast proces jego przyswajania. Polega on na wytworzeniu z prostych form azotu złożonych cząsteczek organicznych, niezbędnych do funkcjonowania ustroju, czyli na włączeniu pobranego azotu w struktury komórkowe (Baturó, 2005).

Asymilacja jonów azotanowych jest procesem kilkuetapowym, który przebiega w dwóch przedziałach komórkowych: cytoplazmie i plastydach. Pobrane do wnętrza komórki azotany (jony azotanowe V) są wprawdzie przekształcane do azotynów (jonów azotanowych III) przez obecną w cytoplazmie reduktazę azotanową, a powstałe w tym procesie toksyczne dla komórki jony NO_2^- transportowane są do plastydów. W tym organelum dzięki działaniu reduktazy azotynowej jony NO_2^-

są zredukowane do jonów amonowych. Ostatni etap procesu polega na włączeniu NH_4^+ w strukturę szkieletów węglowych i wytworzeniu aminokwasów w tzw. cyklu GS-GOGAT (syntetazy glutaminowej-syntazy glutaminianowej) (Masclaux-Daubresse i wsp., 2010; Krapp, 2015) (Rys. 2.). Jak widać, ten cykl przemian łączy się ze szlakiem asymilacji innych przyswajanych przez rośliny form azotu glebowego, tj. jonów amonowych i aminokwasów, ale także mocznika. Ten ostatni związek po pobraniu do komórek hydrolizowany jest bowiem w cytoplazmie przez ureazę do dwutlenku węgla i amoniaku (Witte, 2011). Powstałe w tym procesie jony amonowe mogą zostać przetransportowane do plastydów i włączone w cykl GS-GOGAT lub zostać przekształcone do glutaminy przez cytoplazmatyczną izoformę³ syntetazy glutaminowej (GS1), a następnie do asparaginy i kwasu glutaminowego dzięki syntetazie asparaginowej (Witte, 2011; Krapp, 2015; Pinton i wsp., 2016) (Rys. 2.).

Pobieranie związków azotu dostępnych w roztworach glebowych

Mineralne formy azotu

Azotany i jony amonowe stanowią podstawowe źródło azotu glebowego. Ich stężenie w roztworach glebowych zależy od równowagi pomiędzy procesami mineralizacji, nityfikacji i denityfikacji, prowadzonymi przez mikroorganizmy glebowe i silnie uzależnionymi od warunków środowiska: pH, natlenienia, dostępności źródeł węgla, temperatury (Lambers i wsp., 2008). Mineralizacja to dekompozycja łatwo rozkładających się związków organicznych do prostych związków nie-

³ Izoforymy enzymu (izoenzymy) – różne postacie tego samego enzymu, katalizujące tę samą reakcję, lecz różniące się właściwościami fizykochemicznymi, np. strukturą lub powinowactwem do substratu. Izoenzymy są kodowane przez odrębne geny, które często ulegają ekspresji w różnych tkankach organizmu.

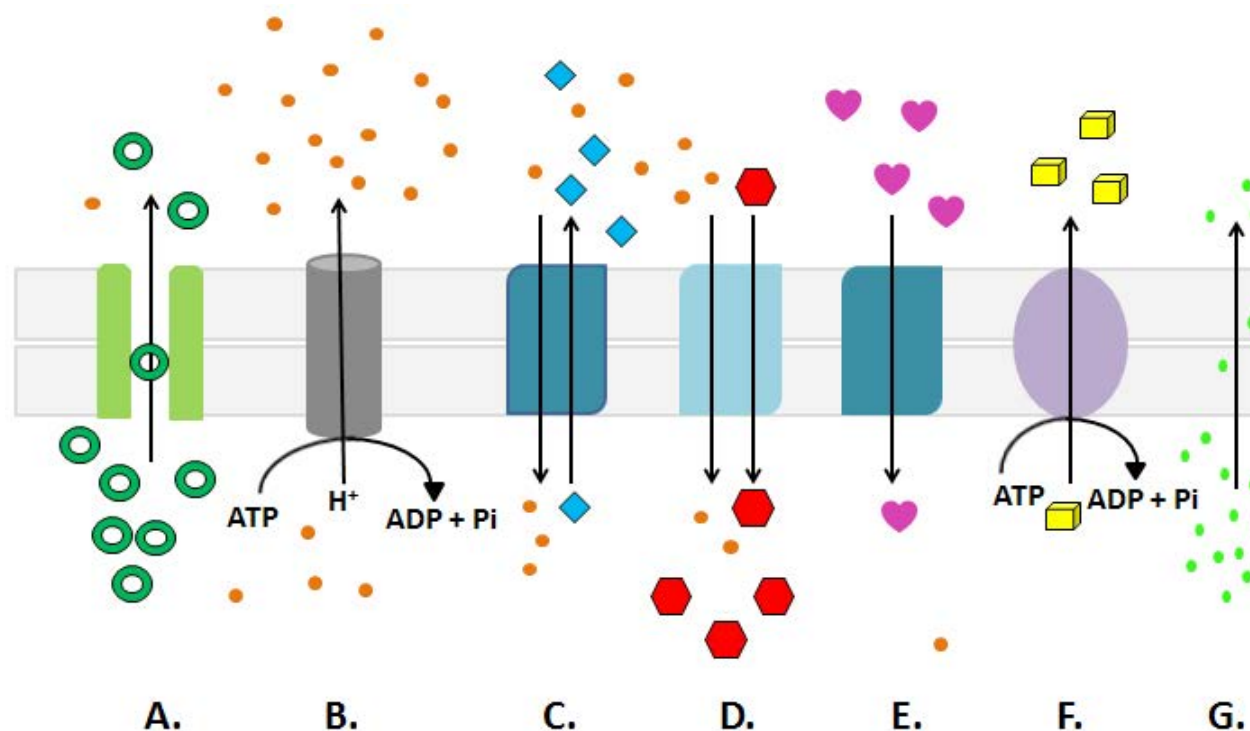
organicznych, takich jak dwutlenek węgla, woda, siarkowódór i amoniak (Czerwiński, 1976). W glebie jest ona prowadzona głównie przez grzyby i promieniowce (Błaszczuk, 2010), których aktywność jest stosunkowo stabilna w zmiennych warunkach środowiska (Miller i Cramer, 2004). Uwolnione w procesie mineralizacji jony amonowe mogą zostać utlenione do azotanów przez bakterie nityfikacyjne. Proces ten jest dwuetapowy (najpierw powstają jony azotanowe III), które utleniane są do azotanów V przez inną grupę bakterii, a oba etapy są bardzo czułe na panujące w glebie warunki: wymagają neutralnego pH, dobrego natlenienia gleby, a jednocześnie odpowiedniej jej wilgotności (Paul i Clark, 2000).

Dlatego, w przypadku gleb uprawnych, które z reguły są wilgotne, o pH zbliżonym do obojętnego i dobrze natlenione, dominującą formą azotu i głównym jego źródłem dla roślin są azotany. Natomiast na glebach kwaśnych, np. leśnych nityfikacja zostanie zahamowana i najpowszechniejszą formę stanowić będzie jon amonowy (Miller i Cramer, 2004). To samo dotyczy gleb zasadowych (Lambers i wsp., 2008) oraz podmokłych pól uprawnych, na których uprawiany jest np. ryż (Britto i Kronzucker, 2002). Ponadto bakterie nityfikacyjne są bardziej wrażliwe na niską temperaturę i suszę niż mikroorganizmy prowadzące mineralizację resztek organicznych, stąd przewaga NH_4^+ na glebach suchych lub chłodnych, ale natlenionych (Błaszczuk, 2010). Jeśli jednak w środowisku obecne są obydwie formy azotu mineralnego, to jak wykazały doświadczenia, wiele gatunków roślin najpierw wykorzystuje jony NH_4^+ (Miller i Cramer, 2004).

Pobieranie znacznych ilości kationów amonowych, gdy są one dostępne oraz ich preferencyjne wykorzystywanie w stosunku do azotanów wcale nie przemawia na korzyść tych pierwszych. Niektórzy autorzy porównują tę preferencję roślin do ujemnych skutków objadania się

przez dzieci słodyczami (Miller i Cramer, 2004). Jony amonowe w większym stężeniu są bowiem toksyczne, a większość roślin uprawnych (z rodziny psiankowatych, dyniowatych, kapustowatych, bobowatych czy różowatych) należy do gatunków szczególnie wrażliwych na ich działanie. (Britto i Kronzucker, 2002). Nawet bardziej odporne gatunki przy wysokich stężeniach NH_4^+ wykazują symptomy jego toksyczności: zahamowanie wzrostu, chlorozę, więdnienie. Wydaje się, że jony amonowe nie są toksyczne same w sobie, lecz generują procesy niekorzystne dla metabolizmu roślin: zakwaszenie ryzosfery, obniżenie pH cytoplazmy komórek korzenia oraz zaburzenie równowagi jonowej rośliny (Britto i Kronzucker, 2002; Miller i Cramer, 2004).

Z drugiej strony, większość roślin uprawnych rozwija się najlepiej na glebach zawierających zarówno azotany, jak i kationy amonowe. Do optymalnego wzrostu pomidorów stosunek azotanów do kationów amonowych w glebie powinien wynosić 3:1, a dopiero przy wyższych stężeniach NH_4^+ w stosunku do NO_3^- rośliny charakteryzują się osłabionym wzrostem (Crawford i Glass, 1998). Bardzo wysokie stężenia azotanów w podłożu również wpływają negatywnie na rośliny. Dla przykładu, kukurydza uprawiana przez 45 dni przy stężeniu NO_3^- większym niż 5 mM charakteryzuje się zmniejszoną masą i powierzchnią liści, a zwiększonym stężeniem cytokinin i substancji będącej prekursorem stresowego hormonu etyleny (Saiz-Fernández i wsp., 2015). Podsumowując powyższe, dla optymalnego wzrostu roślin najważniejsze jest zachowanie równowagi pomiędzy zawartością azotanów i jonów amonowych w podłożu. Ponadto, zgodnie z prawem Liebiga, zarówno zbyt niskie jak i zbyt wysokie stężenie któregośkolwiek z tych jonów będzie wpływać na rośliny negatywnie, z powodu niedostatecznej ilości azotu w podłożu lub też toksycznego efektu zbyt wysokich stężeń NO_3^- i NH_4^+ .



Rys. 3. Mechanizmy transportu przez błony biologiczne

Transport substancji przez błony może być bierny (A., E. i G.) lub zachodzić z nakładem energii – transport aktywny (B., C., D. i F.). Transport bierny substancji dotyczy przemieszczania się cząsteczek zgodnie z gradientem ich stężenia w poprzek błony. Do tego typu transportu należy dyfuzja prosta, czyli samoistne przemieszczanie się substancji przez błonę (G.) oraz tzw. dyfuzja ułatwiona, w którą zaangażowane są białka błonowe o charakterze kanałów (A.) lub przenośników (permeaz, E.). Permeazy wiążą substancje po jednej stronie błony, a następnie uwalniają je po stronie przeciwnej (uniport). Do transporterów aktywnych zalicza się transportery pierwotne napędzane ATP (B. i F.), pirofosforanem (PP_i) lub światłem (te ostatnie występują u bakterii) oraz transportery wtórne (C. i D.). Przykładem transporterów pierwotnych są pompy protonowe, czyli białka przenoszące protony - jony H^+ (przedstawione na rysunku jako małe, pomarańczowe kółka) w poprzek błony wbrew gradientowi stężenia tych jonów (B.). W wyniku ich działania dochodzi do asymetrycznego rozmieszczenia jonów wodorowych po obu stronach błony, czyli generowany jest gradient potencjału elektrochemicznego protonów. Jony H^+ powracając przez nośniki błonowe do komórki zgodnie z gradientem stężenia, napędzają transport innych substancji przez błonę (C. i D.). Ten sposób transportu klasyfikowany jest jako transport aktywny wtórny i może mieć on charakter symportu (D.) lub antyportu (C.). W pierwszym przypadku zarówno proton, jak i transportowana substancja przemieszczają się w tym samym kierunku (D.), natomiast antyport polega na dyfuzji H^+ i odwrotnie ukierunkowanym przenoszeniu jonów lub cząsteczek przez błonę (C.). W komórkach zwierzęcych siłą napędową transportu wtórnego stanowi gradient elektrochemiczny jonów Na^+ .

Opracowanie własne.

Zakres tolerancji poszczególnych gatunków będzie się jednak między sobą różnił.

Pobieranie azotanów

Białka błonowe odpowiedzialne za pobieranie azotanów ze środowiska należą do białek symporterowych. Oznacza to, że transportują one do wnętrza komórki jony NO_3^- wspólnie z protonem (jonem H^+ , Rys. 3C.), a siła protonomotoryczna (gradient elektrochemiczny protonów)⁴ potrzebna do tego procesu generowana jest przez plazmolemową H^+ -ATPazę (Rys. 3B.) (Tsay i wsp., 2007). Transportery azotanowe obecne w błonie komórkowej korzeni należą do dwóch rodzin: rodziny NRT2 (ang. *nitrate transporter 2*) oraz rodziny NPF (ang. *nitrate transporter 1 (NRT1)/peptide transporter (PTR) family*) (Rys. 4.) (Léran i wsp., 2014; Wang Y-Y i wsp., 2018).

Białka NRT2 to transportery wysokiego powinowactwa do azotanów. Najprawdopodobniej w większości przypadków występują one w formie heterotetramerów, zawierających obok dwóch monomerów NRT2 dwa monomery NAR2 (Kotur i wsp., 2012; Kotur i Glass, 2015). Białko AtNAR2.1 (ang. *nitrate assimilation related*, nazywane także AtNRT3.1) było intensywnie badane u modelowej rośliny rzodkiewnika pospolitego (*Arabidopsis thaliana*). Stwierdzono, że nie uczestniczy ono bezpośrednio w transporcie azotanów, ale wydaje się niezbędne do wbudowania białek AtNRT2 w błonę komórkową, a możliwe także, że stabilizuje już obecne z błonie cząsteczki transporterów (Laugier i wsp., 2012). Z tego powodu, u mutantów *Arabidopsis* z niefunkcyjnym genem *NAR2.1* pobieranie azotanów do komórek korzenia, przy ich niskim stężeniu w środowisku, praktycznie nie zachodzi (Okamoto i wsp., 2006).

4 Siła protonomotoryczna (inaczej gradient elektrochemiczny protonów) – różnica stężeń jonów H^+ (liczby jonów i ich ładunków) po obu stronach błony biologicznej.

U rzodkiewnika w pobieranie NO_3^- z gleby zaangażowane są cztery białka NRT2: AtNRT2.1, AtNRT2.2, AtNRT2.4 i AtNRT2.5 (Rys. 4.) (Wang Y-Y i wsp., 2012; Lezhneva i wsp., 2014), ale ich udział w tym procesie nie jest równocenny. Transportery AtNRT2.1 i AtNRT2.2 są elementami systemu indukowanego obecnością azotanów (iHATS), choć badania sugerują, że odgrywają one także pewną rolę w systemie cHATS (Orsel i wsp., 2006; Kotur i Glass, 2015). W przypadku mutacji genu *NRT2.1* dochodzi do zmniejszenia pobierania NO_3^- przez roślinę aż o 72%, podczas gdy mutanty *atnrt2.2* charakteryzuje 19% redukcja, a u roślin z jednoczesną mutacją obu genów aktywność systemu iHATS osiąga jedynie 20% kontroli (Li i wsp., 2007; patrz także niżej). Białka AtNRT2.4 i AtNRT2.5 należą natomiast do systemu konstytutywnego i charakteryzują się większym powinowactwem do azotanów niż dwa wcześniej wymienione transportery (Kiba 2012; Kotur i Glass, 2015; Lezhneva i wsp., 2014). Oznacza to, że w przypadku długotrwałego niskiego stężenia azotanów w środowisku za jego dostarczanie do rośliny odpowiadają przede wszystkim transportery AtNRT2.4 i AtNRT2.5, których geny są silnie stymulowane głodzeniem azotowym i hamowane obecnością azotanów bądź kationów amonowych. Można więc przypuszczać, że AtNRT2.4 i AtNRT2.5 umożliwiają roślinie szybkie pobranie azotanów z roztworu glebowego w przypadku ich długotrwałego braku w środowisku, a jony, które zostaną tą drogą przetransportowane do komórek korzeni rośliny wpłyną na wzrost ekspresji bardziej wydajnych, ale cechujących się mniejszym powinowactwem do NO_3^- białek iHATS (Kiba i wsp., 2012; Kotur i Glass, 2015; Lezhneva i wsp., 2014). Współdziałanie wszystkich wymienionych białek AtNRT2 jest niezwykle istotne dla adaptacji rośliny do zmiennych warunków środowiska. Jak pokazują badania, zmutowanie genów *AtNRT2.1* i *AtNRT2.2* przyczynia się do zmniejszenia masy ro-

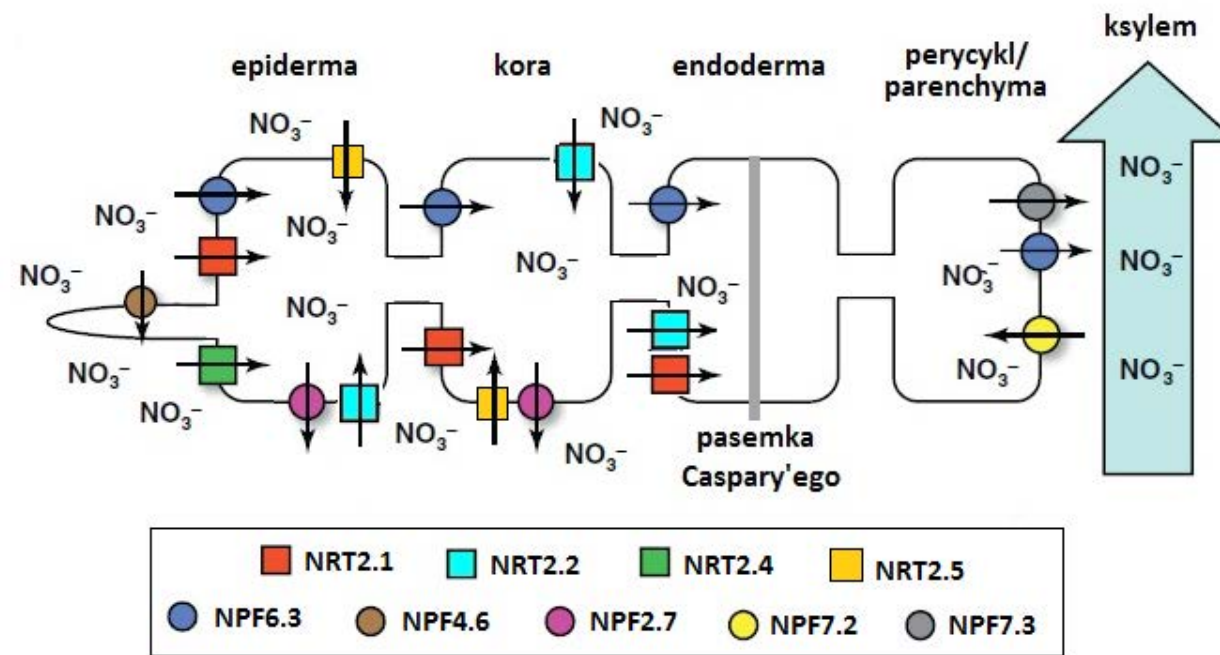
ślin (uprawianych przez miesiąc przy 0,5 mM stężeniu azotanów) aż o 80%; potrójny mutant *nrt2.1-nrt2.2-nrt2.5* charakteryzuje się masą wynoszącą 10% masy roślin kontrolnych, natomiast zmutowanie wszystkich czterech genów *AtNRT2* pociąga za sobą dalszą redukcję masy roślin, które osiągają jedynie 2,2% masy roślin typu dzikiego (Lezhneva i wsp., 2014). Do transporterów HATS odpowiedzialnych za pobieranie azotanów z gleby, prócz białek NRT2, należy białko AtNPF6.3 (dawniej AtNRT1.1 lub CHL1 od ang. *chlorate resistance mutant 1*), aczkolwiek jego udział w tym procesie nie jest tak znaczny jak AtNRT2.1 i AtNRT2.2 (Glass i Kotur, 2013). Transporter ten jest o tyle nietypowy, że jego powinowactwo do jonów NO_3^- uzależnione jest od modyfikacji posttranslacyjnej, a dokładniej od fosforylacji treoniny w pozycji 101. Km (stała Michaelisa) dla białka pozbawionego reszty fosforanowej wynosi 4 mM, a dla formy ufosforylowanej 50 μM . Fosforylacja zachodzi przy niskim zewnętrznym stężeniu jonów azotanowych, przy wysokim stężeniu następuje proces odwrotny (Tsay i wsp., 2007). Drugim białkiem *Arabidopsis* należącym do systemu LATS jest AtNPF4.6 (wcześniej AtNRT1.2). NPF6.3 występuje w ryzodermie oraz w komórkach kory i endodermy, a ekspresja jego genu podlega indukcji azotanami, choć w przypadku długotrwałego traktowania NO_3^- dochodzi do spadku ilości transkryptu. Ekspresja *NPF4.6* jest natomiast konstytutywna i zachodzi w komórkach skórki korzenia (Rys. 4.). Stąd AtNPF6.3 klasyfikowany jest jako transporter o podwójnym powinowactwie i element dwóch systemów: iHATS i iLATS, natomiast białko AtNPF4.6 do systemu cLATS (Tsay i wsp., 2007; Wang Y-Y i wsp., 2012).

Jak wspomniano we wcześniejszej części pracy, pobrane przez korzenie jony azotanowe mogą zostać zasymilowane, zmagazynowane w wakuoli lub przetransportowane do innych organów rośliny. Za daleki

transport azotanów i ich dalszą dystrybucję w roślinie odpowiadają transportery z rodziny NPF, z których niektóre przedstawiono na Rysunku 4. Ponadto, w niektórych sytuacjach, zwłaszcza w przypadku stresów środowiskowych, pobrane przez roślinę jony mogą zostać z powrotem wydalone do apoplastu. W procesie tym u rzodkiewnika pośredniczy białko AtNPF2.7 (wcześniej NAXT1 od ang. *nitrate excretion transporter 1*) zlokalizowane w błonie komórkowej komórek epidermy i kory korzenia (Kollist i wsp., 2011). Badania sugerują także, że za wypływ azotanów z komórek może odpowiadać NPF6.3, który jest zdolny do dwukierunkowego transportu NO_3^- . Z tego powodu uważa się, że białko to, wspólnie z transporterem AtNPF7.3 (AtNRT1.5) może być odpowiedzialne za załadunek ksylemu. Jednak, o ile transport NO_3^- przez to białko do wnętrza komórek jest uzależniony od siły protonomotorycznej, to transport azotanów poza komórkę, czyli np. do naczyń, przebiega na drodze niezależnej od gradientu pH w poprzek błony (Léran i wsp., 2013). Rozmieszczenie plazmolemowych białek transportujących azotany w korzeniu rzodkiewnika przedstawiono na Rysunku 4.

Jony amonowe

Tak jak w przypadku azotanów, rośliny posiadają dwa systemy umożliwiające pobieranie jonów amonowych z roztworu glebowego: wysokiego i niskiego powinowactwa do kationu. Pierwszy system opowiadający za absorpcję jonów amonowych z gleby przy niskim stężeniu stanowią transportery z rodziny AMT/MEP/Rh (ang. *ammonium transporter/ methyloammonium permease/ rhesus*). W genomie *A. thaliana* wykryto pięciu przedstawicieli podrodziny AMT (białka AtAMT1.1 – AtAMT1.5) oraz przedstawiciela podrodziny MEP – AtAMT2.1 (Rys. 5). Białka AMT działają jako uniportery NH_4^+ (co przedstawiono schematycznie na Rys. 3E) lub kotransportery NH_3/H^+ , czyli transportują do ko-



Rys. 4. Rozmieszczenie plazmolemowych białek transportujących azotany w korzeniu *Arabidopsis thaliana*

Na rysunku przedstawiono białka odpowiedzialne za pobieranie azotanów z gleby, wypływ NO_3^- do środowiska oraz za załadunek ksylemu i jego rozładunek. Transportery NRT2.1, NRT2.2, NRT2.4 i NRT2.5 należą do białek wysokiego powinowactwa do azotanów, NPF6.3 charakteryzuje się zmiennym powinowactwem, a pozostałe białka są elementami systemu LATS.

Zmodyfikowano z: Wang Y-Y i wsp., 2012.

mórki jony NH_4^+ lub jednocześnie amoniak wspólnie z protonem (Rys. 3C). AtAMT2.1 jest natomiast białkiem kanałowym (Rys. 3A). Z wymienionych białek jedynie gen transportera AMT1.4 nie ulega ekspresji w systemie korzeniowym, natomiast w przypadku AtAMT2.1, mimo obecności białka w korzeniach, nie stwierdzono jego udziału w pobieraniu jonów amonowych przez roślinę (Yuan i wsp., 2007).

Za bezpośrednie pobieranie jonów NH_4^+ z gleby odpowiadają białka AtAMT1.1, AtAMT1.3 oraz AtAMT1.5. Wszystkie one lokują się błonie komórkowej

komórek włóknikowych i są indukowane w warunkach deficytu jonów amonowych. Poza włóknikami ekspresję genów *AtAMT1.1* i *AtAMT1.3* odnotowano również w komórkach kory pierwotnej korzeni i to te dwa białka wydają się mieć największy udział w pobieraniu kationów amonowych z gleby. Każde z nich odpowiadają za pobieranie około 30-35% jonów NH_4^+ , podczas gdy transport zależny od *AtAMT1.5* to jedynie 10% jonów amonowych pozyskanych przez roślinę. Transporter ten cechuje się jednak wyjątkowo wysokim powinowactwem ($K_m = 4,5 \mu\text{M}$). Funkcją białka *AtAMT1.2* zlo-

kalizowanego w błonie komórek endodermy oraz komórek kory jest najprawdopodobniej kierowanie jonów amonowych znajdujących się w apoplacie (w ścianach komórkowych) na szlak symplastyczny (biegnący przez żywe elementy komórek) oraz asymilacja jonów amonowych powstających jako produkt uboczny metabolizmu w starszych tkankach korzenia (Yuan i wsp., 2007) (Rys. 5).

Przy wysokim stężeniu kationów amonowych w glebie za ich pobieranie odpowiada system o niskim powinowactwie, ale wysokiej wydajności, oparty o białka kanałowe. Natura tych białek nie jest poznana. Niektórzy badacze uważają, że są to akwaporyny przewodzące NH_4^+ i/lub NH_3 lub specyficzne kanały potasowe przepuszczalne także dla jonów amonowych (Yuan i wsp., 2007). Inni (Szczerba i wsp. 2008), postulują udział w tym procesie nieselektywnych kanałów kationowych oraz niezidentyfikowanych jeszcze kanałów specyficznych dla NH_4^+ .

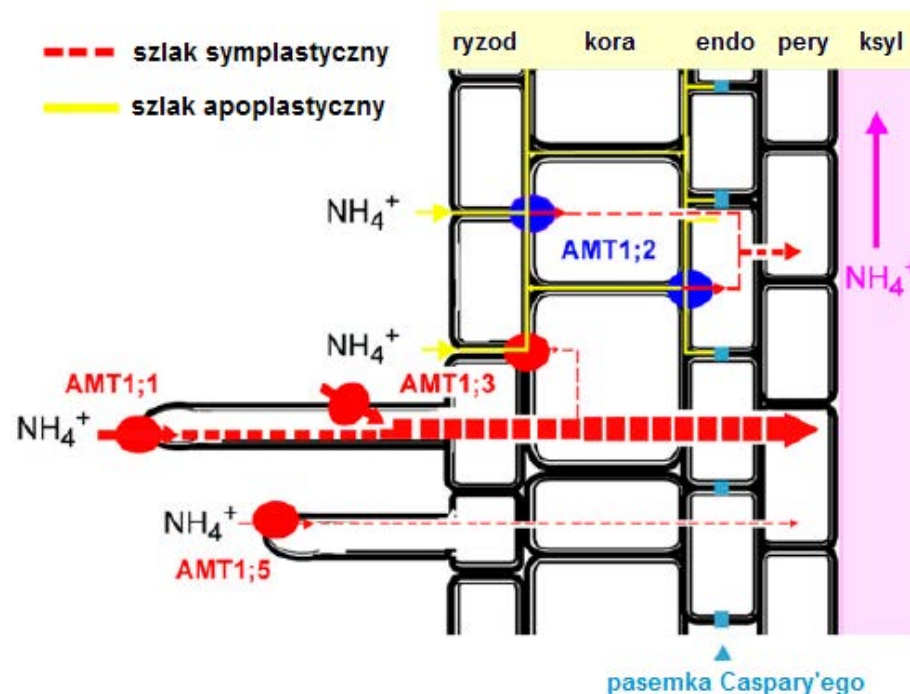
Istotną różnicą pomiędzy systemami wysokiego i niskiego powinowactwa dla jonów amonowych jest sposób regulacji. Transkrypcja genów kodujących transportery AMT jest hamowana przez glutaminę, pierwszy produkt asymilacji amonu (Yuan i wsp., 2007). Także jony amonowe mogą bezpośrednio inaktywować białko AtAMT1.1 poprzez indukcję jego fosforylacji (Lanquar i wsp., 2009). W przypadku białek systemu LATS nie wykazano negatywnej regulacji (Yuan i wsp., 2007; Szczerba i wsp., 2008).

Organiczne formy azotu

Kwasy humusowe, białka, aminokwasy i inne związki organiczne stanowią ponad 90% azotu obecnego w glebie. Znaczna większość tej puli jest jednak niedostępna dla roślin. Wynika to ze zbyt złożonej struktury tych związków lub ich adsorpcji na koloidach glebowych, a stąd niemożności ich pobrania przez system

Rys. 5. Lokalizacja i udział białek AMT1 w transporcie jonów amonowych w korzeniu rzodkiewnika

Użyte skróty: ryzod – ryzoderma, endo – endoderma, pery – perycykl, ksył – ksylem. Zmodyfikowano z: Yuan i wsp., 2007.



korzeniowy. Z drugiej strony, w wielu ekosystemach charakteryzujących się niską temperaturą, zwłaszcza na glebach kwaśnych, poziom mineralizacji związków organicznych jest za niski, aby mógł zapewnić roślinom przeżycie bez bezpośredniego wykorzystania organicznych form azotu (Jones i wsp., 2005). Ponadto wszystkie zbadane do tej pory rośliny, w tym gatunki uprawne, wykazały zdolność do poboru wolnych aminokwasów z roztworu glebowego (Miller i Cramer, 2004; Näsholm i wsp., 2009), a dla kilku z nich zdołano opisać białka przenośnikowe zaangażowane w ten proces (Tegeer i Rentsch, 2010). Dlatego przyjmuje się, że organiczne związki azotu mogą być pobierane i wykorzystywane przez rośliny, ale nie stanowią dla nich podstawowego źródła tego pierwiastka.

Jedynym organicznym związkiem azotu stosowanym jako nawóz jest mocznik. Jego stężenie w glebach nawożonych może wynosić nawet $70 \mu\text{M}$, a w miejscach nienawożonych jest około 30-krotnie mniejsze (Kojima i wsp., 2006). Mocznik ulega w glebie szybkiej degradacji dzięki ureazom wydzielanym przez bakterie glebowe, a w wyniku tego rozkładu uwalniane są jony NH_4^+ stanowiące, jak już wspomniano, jedno z głównych źródeł azotu dla roślin. Rośliny są również w stanie pobierać mocznik bezpośrednio z gleby i metabolizować go w komórkach dzięki własnej, endogennej ureazie (Witte i wsp., 2011; Yang i wsp., 2015). Do białek odpowiedzialnych za pobieranie mocznika z roztworu glebowego należą transportery wysokiego powinowactwa DUR3 oraz akwagliceroporyny NIP (ang. NOD26-like

intrinsic protein) (Liu i wsp., 2003, Kojima i wsp. 2007; Yang i wsp., 2015; Zhang i wsp., 2016) (Rys. 2.). Roślinne transportery DUR są białkami symporterowymi, których działanie napędzane jest siłą protonomotoryczną (Liu i wsp. 2003), białka NIP są natomiast białkami kanałowymi (Zhang i wsp. 2016).

Transportery odpowiedzialne za pobieranie aminokwasów z gleby, zostały dobrze scharakteryzowane u rzodkiewnika, u którego zidentyfikowano kilka białek zaangażowanych w ten proces. Należą do nich transportery CAT6 i CAT8 (ang. *cationic amino acid transporter*), AAP1 i AAP5 (ang. *amino acid permease*), LTH1 i LHT6 (ang. *lysine-histidine-like transporter*) oraz ProT2 (ang. *proline transporter*) (Rentsch i wsp., 2007, Tegeder i Rentsch, 2010, Yang i wsp., 2010, Perchlik i wsp., 2014). AAP1 może przenosić wszystkie aminokwasy białkowe oprócz lizyny, argininy i kwasu asparaginowego (Lee i wsp., 2007), ale działa przy wysokich, rzadko spotykanych w roztworze glebowym stężeniach aminokwasów (Svennerstam i wsp., 2011). Przy niskich stężeniach substratu zastępują go cechujące się wysokim powinowactwem do aminokwasów neutralnych i kwaśnych transportery LHT1 i LHT4 (Svennerstam i wsp., 2007; Svennerstam i wsp., 2011; Perchlik i wsp., 2014), a także oba białka CAT specyficzne wobec glutaminy (Hammes i wsp., 2006, Yang i wsp., 2010). AAP5 jest natomiast transporterem aminokwasów zasadowych: argininy i lizyny (Svennerstam i wsp., 2008; Svennerstam i wsp., 2011), a ProT2 proliny (Lehmann i wsp., 2011). Oprócz transporterów aminokwasowych w tkankach korzenia rzodkiewnika wykryto również transporter dipeptydów - AtPTR1 (Dietrich i wsp., 2004). Aminokwasy transportowane są pomiędzy organami rośliny zarówno strukturami ksylemu, jak i floemu (Tegeder, 2014).

6. Alternatywne źródła azotu

6.1. Rośliny mięsożerne

Rośliny mięsożerne to specyficzna grupa roślin, które w procesie ewolucji wykształciły liście pułapkowe umożliwiające przywabianie i łapanie drobnych zwierząt, a następnie ich trawienie i wchłanianie powstałych w wyniku rozkładu związków. Jest to adaptacja umożliwiająca im wzrost w środowiskach szczególnie ubogich w substancje mineralne, gdyż tą drogą gatunki mięsożerne uzupełniają niedobory azotu oraz innych makro- i mikroelementów. Do gatunków mięsożernih należą nasze rodzime rosiczki i tłustosze, znane wszystkim amerykańskie muchołówki oraz kapturnice (Rys. 6.), azjatyckie dzbaneczniki czy występujące w wodach słodkich całego świata pływacze (Johnson, 2005; Adamiec, 2011; Król i wsp., 2012).

Rozkład substancji organicznych zawartych w ciele ofiary, a więc uwolnienie zawartego w niej azotu następuje dzięki wydzielaniu przez roślinę do wnętrza pułapki enzymów trawiennych, przede wszystkim proteaz. Uwolnione w procesie rozkładu związki są następnie wchłaniane przez liście (Eilenberg i Zilberstein, 2008). Zarówno wydzielanie enzymów, jak i wchłanianie substancji zachodzi przez specjalne gruczoły, gdyż stanowią one jedyne miejsca w liściach pułapkowych, które nie są pokryte hydrofobową kutikulą (Adlasing i wsp., 2012). W gruczołach dzbanecznika stwierdzono obecność transporterów jonów amonowych AMT, natomiast transportery aminokwasów z rodziny AAP oraz transporter peptydów z rodziny NRT1 (PTR) odnaleziono dopiero w wewnętrznych elementach liścia pułapkowego (Schulze i wsp., 1999). Dlatego sugeruje się, że przynajmniej u niektórych gatunków białka i peptydy dostają się do wnętrza komórek gruczołów na



Rys. 6. Kapturnica żółta

Gatunek ten należy do roślin mięsożernih i wytwarza pułapki w kształcie długich lejków, do których wpadają zwabione nektarem owady.

drodze endocytozy, gdzie ulegają trawieniu w fagolizosomach (Adlasing i wsp., 2012). Z drugiej strony pobieranie aminokwasów bezpośrednio z pułapki opisano np. u kapturnicy purpurowej (Karagatzides i wsp., 2009). W trawieniu zwierząt, rośliny mięsożerne są niekiedy wspomagane przez symbiotyczne bakterie zamieszkujące pułapki. U niektórych gatunków stwierdzono także obecność gatunków wiążących azot atmosferyczny (Adlasing i wsp., 2011). Adaptacje umożliwiające roślinom

mięsożernym łapanie i trawienie zwierząt, a także inne drogi pozyskiwania przez nie azotu dzięki istnieniu liści pułapkowych opisano szczegółowo w pracy opublikowanej w numerze 2/2017 Edukacji Biologicznej i Środowiskowej (Zboińska, 2017).

Symbioza z bakteriami wiążącymi azot atmosferyczny

Najbardziej powszechną formę azotu obecną w środowisku stanowi azot atmosferyczny, którego rośliny nie są w stanie samodzielnie asymilować. Niektóre gatunki „znalazły” jednak sprytnie wyjście z tej sytuacji i zawiązują obopólnie korzystną relację z bakteriami wiążącymi N_2 . W tym „układzie” diazotrofy dostarczają roślinie azot w przyswajalnej dla niej formie, natomiast gospodarz zapewnia im źródło węgla (Prell i Poole, 2006).

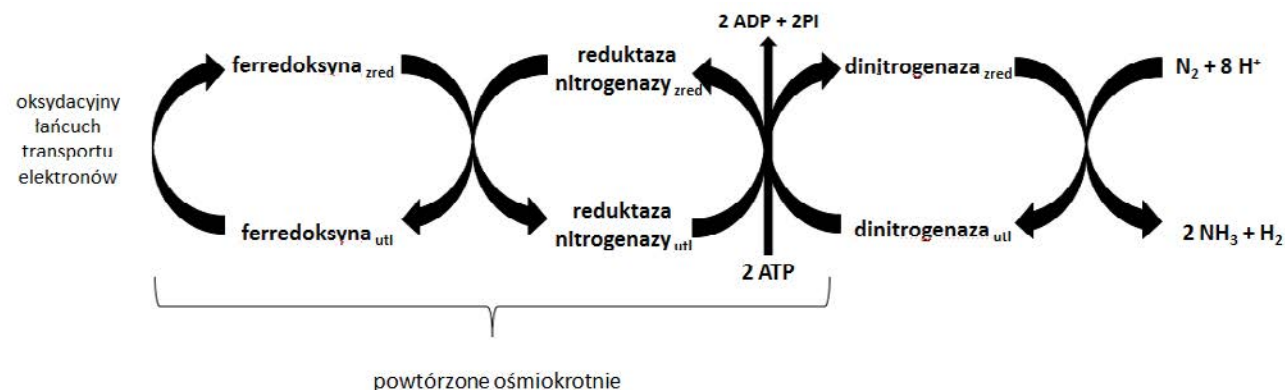
Do najszerzej poznanych symbioz tego typu należą relacje między kojarzonymi z powstawaniem brodawek korzeniowych rizobiami (*Rhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Azorhizobium* i in.) i ich gospodarzami - roślinami motylkowymi, ale rozwój brodawek może być też indukowany przez promieniowce z rodzaju *Frankia*, które infekują drzewa i krzewy, m.in. olszę, rzewnię, woskownicę czy oliwnik. Ponadto opisano związki cyjanobakterii *Nostoc* z gatunkami *Gunnera*, które prowadzą do powstania zgrubienia łodygi zwanego gruczołem lub brodką, a także udział innej sinicy, *Anabaena azollae*, w dostarczaniu azotu wodnej paproci *Azolla*. Znane są też nietypowe asocjacje *Azospirillum* z jednoliściennymi: trzciną cukrową, kukurydzą, ryżem, pszenicą i innymi gatunkami. Bakterie te przylegają do korzeni, penetrują warstwę korową, ale nigdy nie wnikają do tkanek rośliny (Paul i Clark, 2000).

Infekcja roślin motylkowych przez rizobia zaczyna się od wymiany cząsteczek sygnałowych między bakterią i jej przyszłym gospodarzem. Przywabia to bakterie do korzenia oraz uruchamia kaskadę zapisanych

w genomie roślinnym przemian. Po adhezji rizobiów do powierzchni włókników roślina zaczyna tworzyć tzw. nić infekcyjną – tunel, którym bakterie zostaną wprowadzone do zawiązanego wcześniej w korze korzenia primodium brodawki. W tym miejscu bakterie są uwalniane, w wyniku czego w cytoplazmie komórki roślinnej powstają obłonione struktury zwane symbiosomami (Prell i Poole, 2006; Oldroyd i wsp., 2011). Wewnątrz symbiosomu komórki bakteryjne ulegają przekształceniu z formy pałeczkowatej w formę rozgałęzioną zwaną bakteroidem (Kopcewicz i wsp., 2007). Przekształceniu w bakteroid towarzyszą zmiany w ekspresji wielu genów bakteryjnych związanych z przejściem przez bakterię nowej funkcji, jaką jest wiązanie N_2 (Prell i Poole, 2006; Terpolilli i wsp., 2012).

W procesie wiązania N_2 w brodawkach uczestniczy bakteroidowy kompleks enzymatyczny nitrogenazy. W jego skład wchodzi dwie metaloproteiny: zawierająca Fe i Mo dinitrogenaza, która odpowiada za sześć-elektronową redukcję N_2 oraz niezwykle wrażliwa na tlen reduktaza nitrogenazy z klastrem żelazowo-siarko-

wym 4Fe-4S, dostarczająca dinitrogenazie niezbędne do redukcji elektrony. Ich źródłem jest zredukowana ferredoksyna. Ponadto do działania białko to wymaga ATP i jonów magnezu. Proces redukcji jednej cząsteczki N_2 prowadzi do powstania dwóch cząsteczek amoniaku oraz jednej cząsteczki gazowego wodoru, stąd też sumaryczna reakcja wiązania azotu wymaga aż ośmiu elektronów ($N_2 + 8 e^- + 16 ATP + 8 H^+ \rightarrow 2 NH_3 + H_2 + 16 ADP + 16 P_i$) (Rys. 7). Wodór zostaje szybko utleniany przez obecne w komórce hydrogenazy (Kopcewicz i wsp., 2007; Hames i Hooper, 2006), natomiast wydzielany z symbiosomu amoniak jest asymilowany w komórce roślinnej, w wyniku czego tworzy się glutamina i asparagina. W przypadku roślin motylkowych strefy umiarkowanej, aminokwasy te trafiają do sąsiednich, niezainfekowanych komórek, a stamtąd do ksylemu. U roślin pochodzących z obszarów tropikalnych eksportowaną formą azotu są ureidy syntetyzowane w niezainfekowanych komórkach z azotu dostarczonego z komórek zawierających bakteroid (Prell i Poole, 2006; Kopcewicz i wsp., 2007; White i wsp., 2007). Wydaje się,



Rys. 7. Mechanizm działania kompleksu nitrogenazy prowadzący do redukcji N_2 i wytworzenia NH_3 i gazowego wodoru

Podczas reakcji zużywane jest 16 cząsteczek ATP. Zastosowane skróty: utl - forma utleniona, zred - forma zredukowana. Na podstawie: Hames i Hooper, 2006.

że oprócz amoniaku z symbiosomu do komórki trafiają też inne związki azotu: alanina i kwas asparaginowy (Prell i Poole, 2006; White i wsp., 2007). Natomiast komórka roślinna dostarcza do symbiosomu źródło węgla w postaci jabłczanu, niezbędne do działania kompleksu nitrogenazy jony (Fe^{2+} , MoO_4^{2-} , SO_4^{2-} , Mg^{2+}), homocystynian (potrzebny dinitrogenazie), niektóre aminokwasy, a także inne związki (Oldroyd i wsp., 2011).

Stworzenie dowolnych roślin uprawnych mogących samodzielnie asymilować powszechnie dostępny azot cząsteczkowy stanowi jednocześnie ogromne wyzwanie dla współczesnej biotechnologii oraz ogromną nadzieję dla przyjaznego środowiska i tańszego rolnictwa. Pierwotnie koncepcja ta zrodziła się ponad 100 lat temu mając w zamyśle zaindukowanie rozwoju układu symbiotycznego między bakteriami brodawkowymi i roślinami, które w normalnych warunkach nie tworzą symbiozy. Rozwój inżynierii genetycznej przyczynił się jednak do zmiany podejścia do tego problemu i obecnie prowadzone badania opierają się na próbie wprowadzenia do roślinnych genomów chloroplastowych lub mitochondrialnych bakteryjnych genów nitrogenazy. Choć w latach 2016-2018 naukowcy poczynili znaczne postępy na tej drodze (Good, 2018), od powszechnej uprawy pszenicy lub kukurydzy asymilującej N_2 dzieli nas zapewne jeszcze wiele lat pracy.

Podsumowanie

W trakcie ewolucji rośliny wykształciły mechanizmy umożliwiające im korzystanie z różnorodnych źródeł azotu dostępnych w środowisku. Jest to cała gama białek transporterowych przystosowanych do przenoszenia przez błony różnych form azotu, zarówno nieorganicznych, jak i organicznych, a także szereg enzymów umożliwiających jego asymilację. Ponadto, rośliny mięsożerne, czyli gatunki zasiedlające gleby

(oraz wody) o niskiej zawartości przyswajalnych form azotu, posiadają zmodyfikowane liście, umożliwiające im przywabianie, łapanie, trawienie i wchłanianie substancji, w tym związków azotu z ciał małych zwierząt, przede wszystkim owadów. Inne gatunki, jak np. rośliny motylkowe, wchodzą w asocjacje z diazotrofami i tą drogą pozyskują potrzebny im azot.

Dokładne poznanie podłoża wymienionych procesów stwarza możliwość praktycznego wykorzystania tej wiedzy w agronomii i biotechnologii roślin. Jest to niezwykle istotne w dobie niedoborów żywności i znacznego zanieczyszczenia środowiska związkami azotu (Masclaux-Daubresse i wsp., 2010; Kant i wsp., 2011; McAllister i wsp., 2012). Niniejsza publikacja nie porusza jednak wielu skomplikowanych zagadnień, m. in. molekularnych podstaw przekazywania informacji o dostępności poszczególnych form azotu w środowisku oraz ich wpływu na fizjologię i rozwój roślin. Dlatego szczególnie zainteresowanych czytelników odsyłam do fachowej literatury anglojęzycznej (Ho i Tsay, 2010; Vidal i wsp., 2010; Canales i wsp., 2014; Krapp i wsp., 2014; Medici i Krouk, 2014; Ruffel i wsp., 2014; Vidal i wsp., 2014; Vidal i wsp., 2015; Wang i wsp., 2018).

Literatura

- Adamec L (2010). Ecophysiological look at plant carnivory. In: Seckbach J, Dubinsky Z, eds. *All flesh is grass*. Netherlands: Springer; 455–489.
- Adlansnig W, Koller-Peroutka M, Bauer S, Koshkin E, Lendl T, Lichtscheidl IK (2012). Endocytotic uptake of nutrients in carnivorous plants. *Plant J*. 71:303-13.
- Adlansnig W, Peroutka M, Lendl T (2011). Traps of carnivorous pitcher plants as a habitat: composition of the fluid, biodiversity and mutualistic activities. *Ann. Bot*. 107:181–194.
- Baturo W (2005). *Biologia. Encyklopedia szkolna PWN*. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Blanco M (2011). Report: Supply of and access to key nutrients NPK for fertilizers for feeding the world in 2050. Dostępny na: https://www.researchgate.net/publication/236272173_Supply_of_and_access_to_key_nutrients_NPK_for_fertilizers_for_feeding_the_world_in_2050

- of_and_access_to_key_nutrients_NPK_for_fertilizers_for_feeding_the_world_in_2050. Dostęp: 7.07.2018
- Błaszczak MK (2010). *Mikrobiologia środowisk*. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Britto DT, Kronzucker HJ (2002). NH_4^+ toxicity in higher plants: a critical review. *J Plant Physiol*. 159:567–584.
- Canales J, Moyano TC, Villarroel E, Gutiérrez RA (2014). Systems analysis of transcriptome data provides new hypotheses about *Arabidopsis* root response to nitrate treatments. *Front Plants Sci*. 5:1-14.
- Crawford NM, Glass ADM (1998). Molecular and physiological aspects of nitrate uptake in plants. *Trends Plant Sci*. 3:389–395.
- Czerwiński W (1976). *Fizjologia roślin*. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Dechorgnat J, Nguyen CT, Armengaud P, Jossier M, Diatloff E, Filleur S, Daniel-Vedele F (2011). From the soil to the seeds: the long journey of nitrate in plants. *J Exp Bot*. 62:1349-1359.
- Dietrich D, Hammes U, Thor K, Suter-Grotemeyer M, Flückiger R, Slusarenko AJ, Ward JM, Rentsch D (2004). AtPTR1, a plasma membrane peptide transporter expressed during seed germination and in vascular tissue of *Arabidopsis*. *Plant J*. 40:488–499.
- Eilenberg H, Zilberstein A (2008). Carnivorous pitcher plants—towards understanding the molecular basis of prey digestion. *Floriculture, ornamental and plant biotechnology. advances and topical issues*. Isleworth: Global Science Books; 287-294.
- Elser JJ, Backen MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*. 10:1135–1142.
- Glass ADM, Kotur Z (2013). A Reevaluation of the Role of *Arabidopsis* NRT1.1 in High-Affinity Nitrate Transport. *Plant Physiol*. 163:1103–1106.
- Gojon A (2017). Nitrogen nutrition in plants: rapid progress and new challenges. *J Exp Bot*. 68:2457–2462.
- Good A (2018). Toward nitrogen-fixing plants. A concerted research effort could yield engineered plants that can directly fix nitrogen. *Science*. 359:869–870.
- Hames BD, Hooper NM (2006). *Krótkie wykłady. Biochemia*. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Hammes U, Nielsen E, Honaas L, Taylor C, Schachtman D (2006). AtCAT6, a sink-tissue-localized transporter for essential amino acids in *Arabidopsis*. *Plant J*. 48:414–426.
- Hill P, Farrar F, Roberts P, Farrell M, Grant H, Newsham K, Hopkins D, Bardgett R, Jones D (2011). Vascular plant success in a warming Antarctic may be due to efficient nitrogen acquisition. *Nat. Clim. Change*. 1:50–53.
- Ho C-H, Tsay Y-F (2010). Nitrate, ammonium, and potassium sens-

- ing and signalling. *Curr Opin Plant Biol.* 13:604–610.
- Johnson PD (2005). Carnivorous Plants and Their Prey, Pollinators, and Peculiar Partners. <https://www.yumpu.com/en/document/view/12263620/carnivorous-plants-and-their-prey>. Dostęp: 22.03.2017.
- Jones DL, Healey JR, Willetta VB, Farrar JB, Hodge A (2005). Dissolved organic nitrogen uptake by plants—an important N uptake pathway? *Soil Biol Biochem.* 37:413–42.
- Kant S, Bi Y-M, Rothstein SJ (2011). Understanding plant response to nitrogen limitation for the improvement of crop nitrogen use efficiency. *J Exp Bot.* 62:1499–1509.
- Karagatzides JD, Butler JL, Ellison AM (2009). The pitcher plant *Sarracenia purpurea* can directly acquire organic nitrogen and short-circuit the inorganic nitrogen cycle. *PLoS One.* 4:e6164.
- Kiba T, Feria-Bourrellier AB, Lafouge F, Lezhneva L, Boutet-Mercey S, Orsel M, Bréhaut V, Miller A, Daniel-Vedele F, Sakakibara H, Krapp A (2012). The Arabidopsis nitrate transporter NRT2.4 plays a double role in roots and shoots of nitrogen-starved plants. *Plant Cell.* 24:245–258.
- Kojima S, Bohner A, Gassert B, Yuan L, von Wirén N (2007). AtDUR3 represents the major transporter for high-affinity urea transport across the plasma membrane of nitrogen-deficient Arabidopsis roots. *Plant J.* 52:30–40.
- Kojima S, Bohner A, von Wirén N (2006). Molecular mechanisms of urea transport in plants. *J Membr Biol.* 212:83–91.
- Kollist H, Jossier M, Laanemets K, Thomsen S (2011). Anion channels in plant cells. *FEBS J.* 278:4277–4292.
- Komarova NY, Thor K, Gubler A, Mejer S, Dietrich D, Weichert A, Suter Grottemeyer M, Tegeder M, Rentsch D (2008). AtPTR1 and AtPTR5 transport dipeptides in planta. *Plant Physiol.* 148:856–869.
- Kopcewicz J, Lewak S, Gabryś H, Kacperska A, Starck Z, Strzałka K, Trętyn A (2007). *Fizjologia roślin*. Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Kotzur Z, Glass ADM (2015). A 150 kDa plasma membrane complex of AtNRT2.5 and AtNAR2.1 is the major contributor to constitutive high-affinity nitrate influx in Arabidopsis thaliana. *Plant Cell Environ.* 38:1490–1502.
- Kotzur Z, Mackenzie N, Ramesh S, Tyerman SD, Kaiser BN, ADM, Glass (2012). Nitrate transport capacity of the Arabidopsis thaliana NRT2 family members and their interactions with AtNAR2.1. *New Phytol.* 194:724–731.
- Kraiser T, Gras DE, Gutiérrez AG, González B, Gutiérrez RA (2011). A holistic view of nitrogen acquisition in plants. *J Exp Bot.* 62:1455–66.
- Krasuska U, Glinka A, Gniazdowska A (2012). Menu roślin mięsożernych. *Kosmos.* 61:635–646.
- Król E, Płachno BJ, Adamec L, Stolarz M, Dziubińska H, Trębacz K (2012). Quite a few reasons for calling carnivores ‘the most wonderful plants in the world. *Ann Bot.* 109:47–64.
- Krapp A (2015). Plant nitrogen assimilation and its regulation: a complex puzzle with missing pieces. *Curr Opin Plant Biol.* 25:115–122.
- Krapp A, David LC, Chardin C, Girin T, Marmagne A, Leprince A-S, Chaillo S, Ferrario-Méry S, Christian Meyer C, Daniel-Vedele F (2014). Nitrate transport and signalling in Arabidopsis. *J Exp Bot.* 65:789–798.
- Lambers H, Chapin FS III, Pons TL (2008). *Plant Physiological Ecology*. 2nd ed. New York: Springer.
- Lanquar V, Loqué D, Hörmann F, Yuan L, Bohner A, Engelsberger WR, Lalonde S, Schulze WX, von Wirén N, Frommer WB (2009). Feedback inhibition of ammonium uptake by a phosphor-dependent allosteric mechanism in Arabidopsis. *Plant Cell.* 21:3610–3622.
- Laugier E, Bouguyon E, Mauriès A, Tillard P, Gojon A, Lejay L (2012). Regulation of high-affinity nitrate uptake in roots of Arabidopsis depends predominantly on posttranscriptional control of the NRT2.1/NAR2.1 transport system. *Plant Physiol.* 158:1067–1078.
- Lee YH, Foster J, Chen J, Voll LM, Weber AP, Tegeder M (2007). AAP1 transports uncharged amino acids into roots of Arabidopsis. *Plant J.* 50:305–19.
- Lehmann S, Gumy C, Blatter E, Boeffel S, Fricke W, Rentsch D (2011). In planta function of compatible solute transporters of the AtProT family. *J Exp Bot.* 62:787–796.
- Léran S, Varala K, Boyer J-C, Chiurazzi M, Crawford N, Daniel-Vedele F, David L, Dickstein R, Fernandez E, Forde B, Gassmann W, Geiger D, Gojon A, Gong J-M, Halkier BA, Harris JM, Hedrich R, Limami AM, Rentsch D, Seo M, Tsay Y-F, Zhang M, Coruzzi G, Lacombe B (2014). A unified nomenclature of NITRATE TRANSPORTER 1/PEPTIDE TRANSPORTER family members in plants. *Trends Plant Sci.* 19:5–9.
- Léran S, Muñoz S, Brachet S, Tillard P, Gojon A, Lacombe B (2013). Arabidopsis NRT1.1 Is a Bidirectional Transporter Involved in Root-to-Shoot Nitrate Translocation. *Mol Plant.* 6:1984–1987.
- Lezhneva L, Kiba T, Feria-Bourrellier AB, Lafouge F, Boutet-Mercey S, Zoufan P, Sakakibara H, Daniel-Vedele F, Krapp A (2014). The Arabidopsis nitrate transporter NRT2.5 plays a role in nitrate acquisition and remobilization in nitrogen-starved plants. *Plant J.* 80:230–241.
- Li W, Wang Y, Okamoto M, Crawford NM, Siddiqi MY, Glass ADM (2007). Dissection of the AtNRT2.1: AtNRT2.2 Inducible High-Affinity Nitrate Transporter Gene Cluster. *Plant Physiol.* 143:425–433.
- Liu LH, Ludewig U, Frommer WB, von Wirén N (2003). AtDUR3 encodes a new type of high-affinity urea/H⁺ symporter in Arabidopsis. *Plant Cell.* 15:790–800.
- Masclaux-Daubresse C, Daniel-Vedele F, Dechognat J, Chardon F, Gaufichon L, Suzuki A (2010). Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges for sustainable and productive agriculture. *Ann Bot.* 105:1141–1157.
- McAllister CH, Beatty PH, Good AG (2012). Engineering nitrogen use efficient crop plants: the current status. *Plant Biotech J.* 10:1011–1025.
- Medici A, Krouk G (2014). The Primary Nitrate Response: a multifaceted signalling pathway. *J Exp Bot.* 65: 5567–5576.
- Miller AJ, Cramer MD (2004). Root nitrogen acquisition and assimilation. *Plant Soil.* 274: 1–36.
- Nacry P, Bouguyon E, Gojon A (2013). Nitrogen acquisition by roots: physiological and developmental mechanisms ensuring plant adaptation to a fluctuating resource. *Plant Soil.* 370:1–29.
- Näsholm T, Kielland K, Ganeteg U (2009). Uptake of organic nitrogen by plants. *New Phytol.* 182:31–48.
- Okamoto M, Kumar A, Li W, Wang Y, Siddiqi MY, Crawford NM, Glass AD (2006). High-affinity nitrate transport in roots of Arabidopsis depends on expression of the NAR2-like gene AtNRT3.1. *Plant Physiol.* 140:1036–46.
- Oldroyd GED, Murray JD, Poole PS, Downie JA (2011). The rules of engagement in the legume-rhizobial symbiosis. *Annu Rev Genet.* 45:119–144.
- Orsel M, Chopin F, Leleu O, Smith SJ, Krapp A, Daniel-Vedele F, Miller AJ (2006). Characterization of a two-component high-affinity nitrate uptake system in Arabidopsis. Physiology and protein-protein interaction. *Plant Physiol.* 142:1304–1317.
- Paul EA, Clark FE (2000). *Mikrobiologia i biochemia gleb*. Lublin: Wydawnictwo Uniwersytetu Marii Curie-Skłodowskiej.
- Perchlik M, Foster J, Tegeder M (2014). Different and overlapping functions of Arabidopsis LHT6 and AAP1 transporters in root amino acid uptake. *J Exp Bot.* 65:5193–5204.
- Pinton R, Tomasi N, Zanin L Pinton (2016). Molecular and physiological interactions of urea and nitrate uptake in plants. *Plant Signal Behav.* 11: e1076603.
- Prell J, Poole P (2006). Metabolic changes of rhizobia in legume nodules. *Trends Microbiol.* 14:161–168.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (2017). World fertilizer trends and outlook to 2020. Summary report. <http://www.fao.org/3/a-i6895e.pdf>. Dostęp: 6.06.2018.
- Rentsch D, Schmidt S, Tegeder M (2007). Transporters for uptake and allocation of organic nitrogen compounds in plants. *FEBS Lett.* 581:2281–2289.
- Ruffel S, Gojon A, Lejay L (2014). Signal interactions in the regulation of root nitrate uptake. *J Exp Bot.* 65:5509–5517.
- Saiz-Fernández I, De Diego N, Sampedro MC, Mena-Petite A, Ortiz-Barredo A, Lacuesta M (2015). High nitrate supply reduces growth in maize, from cell to whole plant. *J Plant Physiol.* 173:120–129.
- Schulze W, Frommer WB, Ward JM (1999). Transporters for ammo-

- nium, amino acids and peptides are expressed in pitchers of the carnivorous plant *Nepenthes*. *Plant J.* 17:637-646.
- Sebilo M, Mayer B, Nicolardot B, Pinay G, Mariotti A (2013). Long-term fate of nitrate fertilizer in agricultural soils. *PNAS.* 110:18185-18189.
- Smil V (2011). Nitrogen cycle and world food production. *World Agriculture* 2:9-1.
- Sutton MA, Oenema O, Erisman JW, Leip a, van Grinsven H, Winwarter W (2011). Too much of a good thing. *Nature.* 472:159-161.
- Svennerstam H, Ganeteg U, Bellini C, Näsholm T (2007). Comprehensive screening of Arabidopsis mutants suggests the lysine histidine transporter 1 to be involved in plant uptake of amino acids. *Plant Physiol.* 143:1853-1860.
- Svennerstam H, Ganeteg U, Näsholm T (2008). Root uptake of cationic amino acids by Arabidopsis depends on functional expression of amino acid permease 5. *New Phytol.* 180:620-630.
- Svennerstam H, Jämtgård S, Ahmad I, Huss-Danell K, Näsholm T, Ganeteg U (2011). Transporters in Arabidopsis roots mediating uptake of amino acids at naturally occurring concentrations. *New Phytol.* 191:459-467.
- Szczerba MW, Britto DT, Balkos KD, Kronzucker HJ (2008). Alleviation of rapid, futile ammonium cycling at the plasma membrane by potassium reveals K⁺-sensitive and -insensitive components of NH₄⁺ transport. *J Exp Bot.* 59:303-313.
- Tegeeder M, Rentsch D (2010). Uptake and partitioning of amino acids and peptides. *Mol Plant.* 3:997-1011.
- Tegeeder (2014). Transporters involved in source to sink partitioning of amino acids and ureides: opportunities for crop improvement. *J Exp Bot.* 65:1865-1878.
- Terpolilli JJ, Hood GA, Poole PS (2012). What determines the efficiency of N₂-fixing Rhizobium-legume symbioses? *Adv Microb Physiol.* 60:325-389.
- Tsay YF, Chiu CC, Tsai CB, Ho CH, Hsu PK (2007). Nitrate transporters and peptide transporters. *FEBS Lett.* 581:2290-2300.
- Vidal EA, Álvarez JM, Moyano TC, Gutiérrez RA (2015). Transcriptional networks in the nitrate response of Arabidopsis thaliana. *Curr Opin Plant Biol.* 27:125-132.
- Vidal EA, Moyano TC, Canales J, Gutiérrez RA (2014). Nitrogen control of developmental phase transitions in Arabidopsis thaliana. *Curr Opin Plant Biol.* 65:5611-5618.
- Vidal EA, Tamayo KP, Gutiérrez RA (2010). Gene networks for N-sensing, signaling and response in Arabidopsis thaliana. *Wiley Interdiscip Rev Syst Biol Med.* 2:683-693.
- Wang WH, Köhler B, Cao FQ, Liu GW, Gong YY, Sheng S, Song QC, Cheng XY, Garnett T, Okamoto M, Qin R, Mueller-Roeber B, Tester M, Liu LH (2012). Rice DUR3 mediates high-affinity urea transport and plays an effective role in improvement of urea acquisition and utilization when expressed in Arabidopsis. *New Phytol.* 193:432-444.
- Wang YY, Hsu PK, Tsay YF (2012). Uptake, allocation and signaling of nitrate. *Trends Plant Sci.* 17:458-467.
- Wang Y-Y, Cheng Y-H, Chen K-E, Tsay Y-F (2018). Nitrate Transport, Signaling, and Use Efficiency. *Annu. Rev. Plant Biol.* 69:85-122.
- White J, Prell J, James EK, Poole P (2007). Nutrient sharing between symbionts. *Plant Physiol.* 144:604-614.
- Witte CP (2011). Urea metabolism in plants. *Plant Sci.* 180:431-438.
- Wojtaszek P (red.), Woźny A (red.), Ratajczak L (red.), Guzik G, Jackowski G, Jarmuszkiewicz W, Małuszyńska J, Samardakiewicz S, Tretyn A, Zagórska-Marek B (2008). *Biologia komórki roślinnej. Tom 1 Struktura.* Warszawa: Wydawnictwo Naukowe PWN.
- Yang H., Bogner M., Stierhof Y-D., Ludewig U., (2010). H⁺-independent glutamine transport in plant root tips. *PLoS One.* 5:e8917.
- Yang H., Menz J., Häussermann I., Benz M., Fujiwara T., Ludewig U., (2015). High and low affinity urea root uptake: involvement of NIP5;1. *Plant Cell Physiol.* 56:1588-1597.
- Yuan L, Loqué D, Kojima S, Rauch S, Ishiyama K, Inoue E, Takahashi H, von Wirén N (2007). The organization of high-affinity ammonium uptake in Arabidopsis roots depends on the spatial arrangement and biochemical properties of AMT1-type transporters. *Plant Cell.* 19:2636-2652.
- Zboińska M (2017). Niezwykły sposób pozyskiwania azotu przez rośliny mięsożerne. *Edukacja biologiczna i środowiskowa.* 2:10-19.
- Zhang L, Yan J, Vatamaniuk O, Du X (2016). CsNIP2;1 is a plasma membrane transporter from Cucumis sativus that facilitates urea uptake when expressed in Saccharomyces cerevisiae and Arabidopsis thaliana. *Plant Cell Physiol.* 57:616-29.

How plants uptake and assimilate nitrogen?

Magdalena Zboińska

Nitrogen availability in the soil is one of the main factors limiting plant growth and development. Nitrogen builds such important for cell functioning compounds as nucleic acids, proteins and chlorophyll. Plants uptake nitrogen from the soil solution mainly in the nitrate and ammonium form, but also as urea, amino acids and even small oligopeptides. Moreover, some species during the evolution adapted to growth in the low nitrogen concentration. These are plants creating symbiotic relationships with nitrogen-fixing bacteria and carnivorous plants. This paper summarizes the knowledge about nitrogen uptake and assimilation by plants.

Key words: nitrogen uptake, transport across the membrane, nitrogen assimilation, carnivorous plants, legumes

Helminy mistrzami modulacji układu odpornościowego żywiciela

Marta Maruszewska-Cheruiyot, Katarzyna Donskow-Łysoniewska,
Maria Doligalska

DOI: 10.24131/3247.180204

Streszczenie:

Choroby pasożytnicze, w tym helmintozy obok zakażeń bakteryjnych i wirusowych stanowią znaczący problem epidemiologiczny na całym świecie. Helminy zawdzięczają swój sukces zdolności do długotrwałego utrzymywania się w organizmie żywicielskim, która jest efektem modulacji odpowiedzi immunologicznej. Pasożytnicze robaki wykorzystują wiele strategii, które chronią je przed atakiem układu odpornościowego. Helminy unikają, hamują i zmieniają przebieg reakcji, co przekłada się na osłabienie obrony a nawet tolerancję obecności patogena. Dzięki tym właściwościom, helminy i ich produkty wydalniczo-wydzielnicze mogą być wykorzystane w opracowaniu nowych terapii chorób o podłożu autoimmunizacyjnym i alergii.

Słowa kluczowe: helminy, immunomodulacja, układ immunologiczny, *Helimgosomoides polygyrus*

otrzymano: 23.03.2018; przyjęto: 27.07.2018; opublikowano: 31.08.2018



mgr Marta Maruszewska-Cheruiyot: Zakład Parazytologii, Wydział Biologii, Uniwersytet Warszawski



dr Katarzyna Donskow-Łysoniewska: Zakład Parazytologii, Wydział Biologii, Uniwersytet Warszawski

Wprowadzenie

Pasożytnictwo to antagonistyczna interakcja dwóch gatunków, w której jeden organizm czerpie korzyści, a drugi ponosi straty. Pasożyty są wszechobecne i mają swoich przedstawicieli w każdym z królestw organizmów. Ogromne znaczenie w medycynie człowieka mają helminy pasożytnicze: wielokomórkowe robaki, do których zalicza się między innymi tasiemce (*Cestoda*), przywry (*Trematoda*) oraz nicienie (*Nematoda*). Nicieniami zarażającymi człowieka są powszechnie występujące: glista (*Ascaris lumbricoides*), włosogłówka (*Trichuris trichiura*) oraz tęgoryjce (*Necator americanus* i *Ancylostoma duodenale*) (wg Światowej Organizacji Zdrowia). Nicienie jelitowe wywołują objawy związane z zaburzeniem funkcji przewodu pokarmowego, takie jak biegunka i bóle brzucha oraz ogólne osłabianie organizmu. W przypadku współwystępowania dużej liczby robaków w jednym żywicielu, zarażenie pasożytem może prowadzić do śmierci. Człowiek zaraża się formami inwazyjnymi nicieni – jajami (*Ascaris lumbricoides* i *Trichuris trichiura*), larwami (*Ancylostoma duodenale*) obecnymi w skażonym pożywieniu lub po aktywnej inwazji larw tęgoryjczyków z gleby do skóry. Najbardziej niebezpiecznymi przywrami dla człowieka są przywry krwi z rodzaju *Schistosoma*, do zarażenia tymi pasożytami dochodzi w środowisku wodnym.

Dzięki rozwojowi medycyny, powszechności stosowania leków oraz przestrzegania zasad higieny w krajach rozwiniętych ograniczono występowanie helmintoz. Natomiast w krajach rozwijających się liczba zarażeń jest nadal bardzo wysoka. Helminy zarażają



prof. dr hab. Maria Doligalska: Zakład Parazytologii, Wydział Biologii, Uniwersytet Warszawski

miliardy ludzi i udomowione zwierzęta, stwarzając problemy ekonomiczne na całym świecie (Colley i wsp. 2001). Szacuje się, że nawet 24% populacji ludzkiej jest zarażonych tylko przez nicienie jelitowe, a schistosomatoza występuje nawet u 100 mln osób. Schorzenia wywołane przez robaki jelitowe są zaliczane do tak zwanych „zaniedbanych chorób tropikalnych” (ang. *neglected tropical diseases*), wyróżnionych przez Światową Organizację Zdrowia (ang. *World Health Organization*, WHO). Helminy swój niebывały sukces zawdzięczają nie tylko łatwemu rozprzestrzenianiu się, ale także kontrolowaniu odpowiedzi immunologicznej żywiciela, czyli immunomodulacji. Wiele patogenów ukrywa się przed układem odpornościowym żywiciela, z którego zasobów korzystają. Z tego powodu helminy uważane są za mistrzów immunoregulacji, zmieniających warunki środowiska, w których żyją. Skutecznie zahamowana reakcja zapalna oszczędza pasożyty i wskazuje na uruchomienie mechanizmów, które mogą być wykorzystane do opracowania terapii chorób autoimmunizacyjnych lub alergii.

Immunomodulacja

Cechą układu pasożyt-żywiciel jest długi czas ewolucyjnego rozwoju umożliwiającą dopasowanie molekularne i metaboliczne pasożyta do żywiciela. Tak ścisła interakcja między patogenem i żywicielem jest regulowana zarówno przez produkty genów pierwszego jak i drugiego. Immunosupresja, czyli hamowanie odpowiedzi immunologicznej oraz immunoregulacja przynoszą znaczne korzyści pasożytom i są decydujące w ich walce o przetrwanie. Hamowanie reakcji obronnej żywiciela ułatwia inwazję pasożyta, zwiększa jego przeżywalność, co przekłada się na większy sukces rozrodczy, a zatem możliwość zamknięcia cyklu życiowego.

Odpowiedź immunologiczna przeciwko helmintom może mieć różny przebieg i zależy od gatunku pasożyta. Najczęściej wzbudzana jest odpowiedź Th2, czyli związana z aktywnością limfocytów T pomocniczych typu drugiego, które mają za zadanie wspierać odpowiedź humoralną – produkcję przeciwciał. Cytokiny wydzielane przez limfocyty Th2: IL-4, IL-5, IL-13, IL-9 i IL-10 pobudzają limfocyty B do produkcji przeciwciał klasy IgE oraz wzbudzają odpowiedź eozynofili i komórek tucznych, których zadanie polega na usunięciu pasożyta. (MacDonald *et al.*, 2002). Chroniąc się przed atakiem układu odpornościowego żywiciela, helminty uruchamiają szereg różnorodnych strategii, które hamują fazę ostrą a następnie kontrolują poziom reakcji w fazie przewlekłej zarażenia.

Unikanie indukcji odpowiedzi immunologicznej

Helminty potrafią skutecznie ukrywać się przed odpowiedzią immunologiczną żywiciela. Jedną z metod unikania ataku ze strony układu odpornościowego, jest utrudnienie dostępu do ciała pasożyta komórkom efektorowym żywiciela. Strategia ta jest szczególnie efektywnie wykorzystywana przez tasiemce, które mogą być niewidzialne dla żywiciela przez lata a nawet dziesięciolecia. Przykładem takiego pasożyta może być *Echinococcus granulosus*. Stadium larwalne tego tasiemca jest czynnikiem chorobotwórczym echinokokozy nazywanej również bąblowicą czy hydatidozą. Choroba ta może rozwinąć się u bydła, jak również u człowieka jako żywiciela przypadkowego (Brunetti *et al.*, 2012). Larwy bąblowca mają postać pęcherzy wypełnionych płynem, które najczęściej lokują się w narządach o największej odpowiedzi immunologicznej: wątroby i płuc. W ciągu dziesięcioleci mogą osiągnąć rozmiany sięgające nawet 30 cm średnicy. Przez ten czas są praktycznie nierozpoznawane przez układ odpornościowy żywicie-

la. Dodatkowo larwę otacza kapsuła kolagenowa, którą wytwarza żywiciel pod wpływem substancji produkowanych przez tasiemca. Twór ten w znaczący sposób utrudnia migrację komórek immunologicznie kompetentnych, co dodatkowo utrudnia pozbycie się pasożyta (Díaz *et al.*, 2011).

Mimikra molekularna

Jednym z głównych zadań układu odpornościowego jest odróżnianie jego własnych cząsteczek od pochodzących z zewnątrz i nieprawidłowych, które mogą stanowić zagrożenie. Cząsteczki rozpoznawane przez układ odpornościowy nazywane są antygenami. Za rozpoznawanie „własnych” antygenów od „obcych” odpowiada główny układ zgodności tkankowej MHC (ang. *major histocompatibility complex*); jest to zespół białek odpowiedzialny za prezentację antygenów limfocytom T. Pasożyty upodabniają się do organizmu, w którym żyją, poprzez ekspresję cząstek identycznych bądź podobnych do cząstek żywiciela. Odtwarzanie związków wytwarzanych przez żywiciela, np. białek pełniących istotne funkcje obronne, w celu unikania ataku ze strony układu immunologicznego nazywa się mimikrą molekularną. Helminty mogą produkować białka identyczne z białkami żywiciela, w tym ssaków. Możemy wyróżnić tu białka strukturalne takie jak miozynę i tropomiozynę, enzymy oraz białka regulatorowe, receptory czy czynniki wzrostu. Identyczna sekwencja aminokwasowa niektórych białek wynikać może nie tylko z ewolucyjnego utrwalenia, ale także mechanizmów obronnych pasożyta. Występowanie analogicznych sekwencji genów kodujących białka strukturalne pomiędzy pryzmami z rodzaju *Schistosoma* i ślimakami, które są żywicielami pośrednimi dla tego pasożyta jest przykładem mimikry molekularnej (Dissous i Capron, 1995). Dodatkowo zaobserwowano, że pasożyty mogą wytwa-

zać homologi cytokin, za pomocą których regulują odpowiedź żywiciela. Przykładem mogą być filarie produkujące TGF- β (Gomez-Escobar *et al.*, 2000), cytokiny o aktywności przeciwzapalnej. Gen kodujący homolog TGF- β zidentyfikowano także u *Schistosoma mansoni* (Shoemaker *et al.*, 1992). Wśród wielu pasożytniczych nicieni rozpoznano homologi czynnika hamującego migrację makrofagów MIF (ang. *macrophage migration inhibitory factor*), który pełni istotną rolę w kontroli rozwoju stanu zapalnego u ssaków. *Brugia malayi*, *Trichinella spiralis* czy *Ancylostoma ceylanicum* to tylko kilka przykładów nicieni, które wykorzystują homologi MIF w obronie przed atakiem ze strony układu odpornościowego żywiciela (Vemire *et al.*, 2008).

Zmienność antygenowa

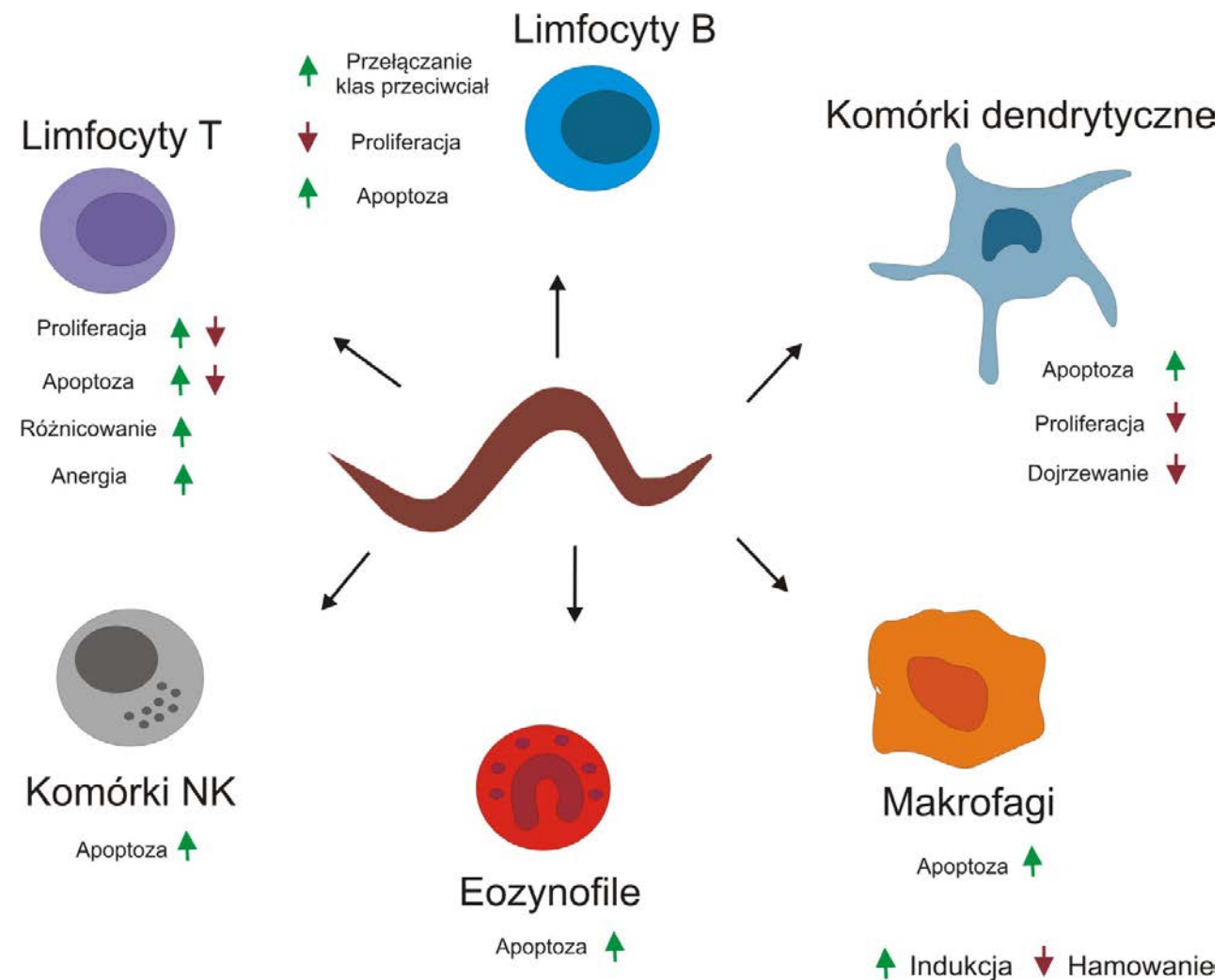
W cyklu życiowym wielu helmintów często dochodzi do zmiany żywiciela, lokalizacji w organizmie, co związane jest z pojawieniem się kolejnego stadium rozwojowego pasożyta. Każde z tych stadiów cechuje indywidualny wzór molekularny stanowiący o zmiennej antygenowości pasożyta podczas rozwoju. Przemieszczenie się przez tkanki żywiciela pasożyta często wiąże się ze zmianą antygenów powierzchniowych, co znacznie utrudnia rozwinięcie skuteczniejszej reakcji obronnej. Układ odpornościowy wytwarza swoiste cząsteczki i komórki w określonym czasie. Jeśli pasożyt dokonuje szybszej wymiany antygenów nim rozwinię się odpowiedni poziom reakcji obronnej, wówczas żywiciel nie nadąży za zmianami, co przekłada się na sukces inwazji. U mikrofilarii zaobserwowano, że różne osobniki prezentują odmienne antygeny powierzchniowe. W rezultacie, część z nich zostaje usunięta z organizmu, a część unika ataku ze strony układu odpornościowego żywiciela i przeżywa (Ravindran, *et al.*, 1994). Dodatkowo te same mikrofilarie potrafią w bardzo krótkim czasie

wymienić antygeny powierzchniowe i ponownie stać się niewidocznymi dla układu odpornościowego żywiciela (Maizels i wsp., 2002).

Zjawisko zmienności antygenowej stanowi duże wyzwanie dla wakcynologii. Konstrukcja skutecznej szczepionki przeciwko helmintom w obliczu tak szerokiego wachlarza antygenów pojawiających się na ich powierzchni jest w tej chwili nieosiągalnym celem.

Hamowanie odpowiedzi immunologicznej

Helminy są także mistrzami hamowania odpowiedzi immunologicznej, co skutkuje blokowaniem reakcji przeciwzapalnej i rozwinięciem tolerancji na pasożyta. Oddziaływania te mogą zachodzić na poziomie odpowiedzi komórkowej. Filarie hamują proliferację limfocytów oraz indukują anergię komórek układu immunologicznego, czyli brak aktywności w odpowiedzi na dany antygen, co skutkuje znacznym ograniczeniem reakcji odpornościowej. Dodatkowo niektóre helminy indukują proces apoptozy, czyli zaprogramowanej śmierci różnych populacji komórek efektorowych układu odpornościowego. Filaria Bancrofta (*Wuchereria bancrofti*), czynnik etiologiczny słoniowaczyny wzbudza apoptozę ludzkich limfocytów T CD4+ (Mishra i wsp., 2017). Tasiemiec *Echinococcus multicularis* wywołuje programowaną śmierć komórek dendrytycznych, które jako główna grupa komórek zdolnych do prezentacji antygeny, pełni kluczową rolę w rozwinięciu odpowiedzi przeciw pasożytniczej (Nono i wsp., 2012). Natomiast przywra, motylca wątrobowa (*Fasciola hepatica*) indukują apoptozę eozynofili, które odgrywają zasadniczą rolę w odpowiedzi przeciw wielokomórkowym pasożytom (Serradell i wsp., 2010). Jedną z istotnych strategii walki żywiciela z helmintami jest produkcja przeciwciał. Niektóre helminy wpływają na poziom produkcji przeciwciał, poprzez przełączenie ekspresji genów ko-



Ryc. 1. Schemat przedstawiający wpływ helmintów na komórki układu immunologicznego (wybrane mechanizmy)

dujących przeciwciała klasy IgE na przeciwciała IgG4. Te drugie, w przeciwieństwie do IgE nie biorą udziału indukcji procesów związanych z usunięciem pasożytów, a ich obecność świadczy o rozwinięciu tolerancji

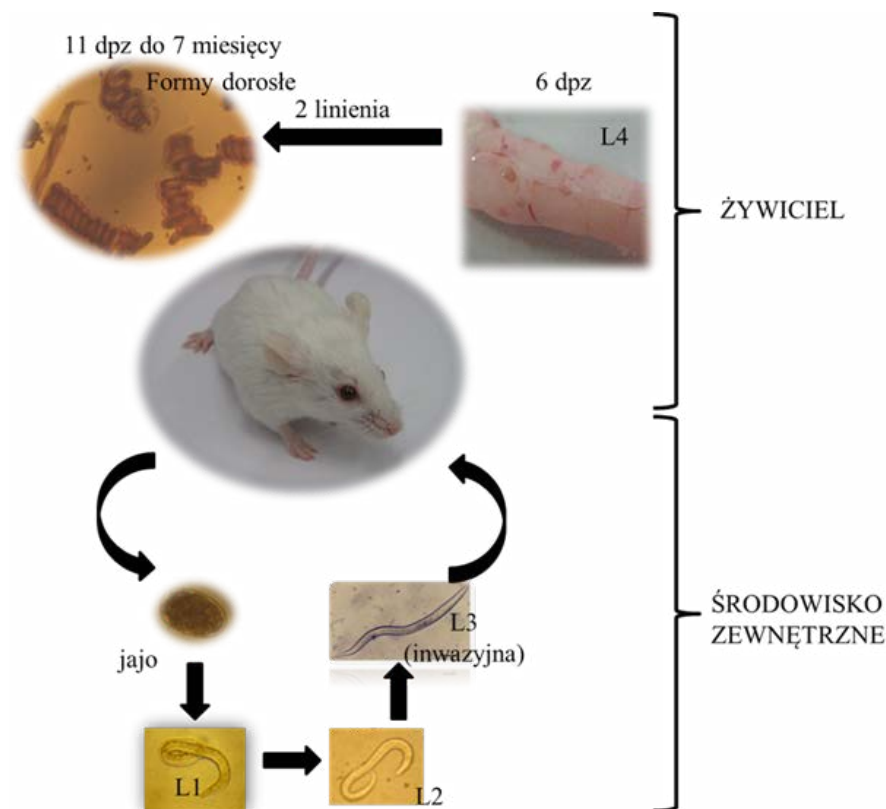
(Adjobimey i wsp., 2010). W trakcie zarażenia filariami notuje się znacznie większą produkcję przeciwciał IgG4 skierowanych przeciwko antygenom tych pasożytów w porównaniu do IgE (Hussin i wsp., 1987; Kurniawan

i wsp., 1993). Produkcja przeciwciał klasy IgE przez limfocyty B wynika ze wzrostu stężenia IL-4 i IL-13. Natomiast obecność cytokin regulatorowych IL-10 i TGF- β skutkuje przełączeniem klasy przeciwciał na IgG (Satoquina i wsp., 2008). Niektóre pasożyty hamują także aktywację limfocytów T. Inhibitory proteaz wytwarzane przez helminty zaburzają przetwarzanie peptydów w procesie prezentacji antygenów (Manoury i wsp., 2001). U filarii natomiast zidentyfikowano substancje – enzymy odpowiadające za ochronę nicieni przed reaktywnymi formami tlenu oraz elastazami, wydzielanymi przez neutrofile (Maizels i wsp., 2001).

Modyfikacja odpowiedzi immunologicznej

Pasożyty nie tylko unikają, ale także modyfikują odpowiedź immunologiczną. Przekierowanie reakcji obronnej może zachodzić bezpośrednio za pomocą cząstek powierzchniowych prezentowanych na powierzchni ciała helmintów lub związków wydzielanych przez pasożyty wchodzących w skład tzw. antygeny wydalniczo-wydzielniczego. Niektóre antygeny helmintów stymulują różnicowanie limfocytów T regulatorowych, które poprzez wydzielanie cytokin supresorowych (IL-10 i TGF- β) ograniczają rozwój odpowiedzi zapalnej (Maizels i wsp., 2004). Z drugiej strony obniżają proliferację i aktywność limfocytów Th2, wyspecjalizowanych w odpowiedzi na zarażenia pasożytnicze. Obserwuje się obniżenie poziomu produkcji cytokin IL-4 i IL-5 (Taylor i wsp., 2005). Modyfikacje mogą być związane nie tylko z limfocytami T. Cząstki lipidopodobne *Schistosoma* takie jak lyso-PS stanowią informację instruktażową pod wpływem której komórki dendrytyczne indukują różnicowanie limfocytów T regulatorowych (Van der Kleij i wsp., 2002). Homologi tych cząsteczek zidentyfikowano również u glisty świńskiej (*Ascaris suum*) (Silva i wsp., 2006). Natomiast związki produkowane

Ryc. 2. Cykl życiowy nicienia jelitowego myszy – *Heligmosomoides polygyrus* dpz – dni po zarażeniu.



przez filarie zwane cystatynami indukują produkcję cytokin przez makrofagi (Klotz i wsp., 2011) (Ryc. 1).

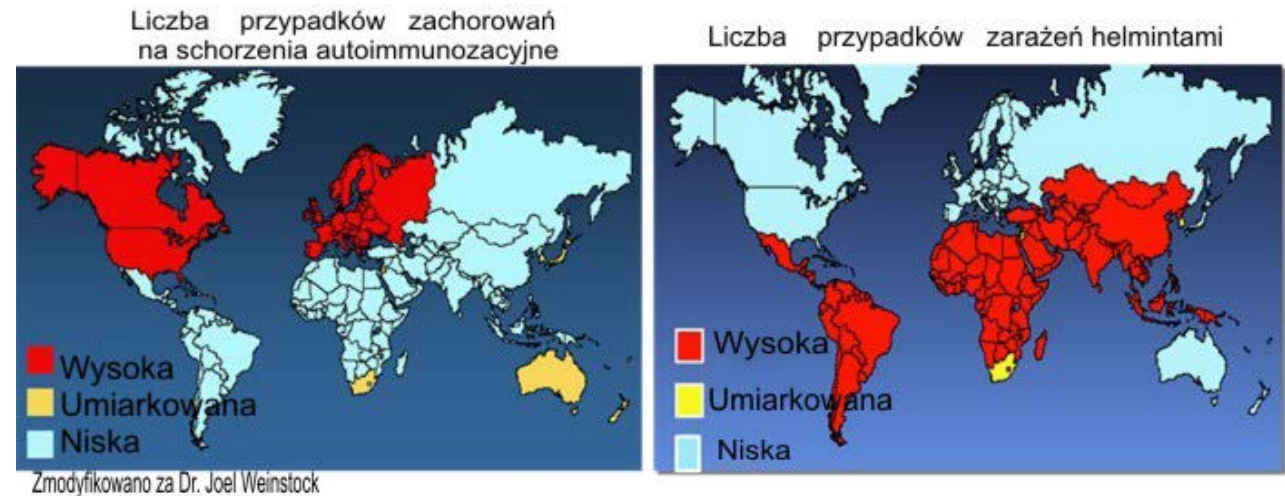
Heligmosomoides polygyrus jako modelowy nicien jelitowy w badaniach nad immunomodulacją

Badania nad mechanizmami modulującymi reakcje układu odpornościowego człowieka ze względów etycznych są utrudnione. Dlatego główne źródło wiedzy na temat immunosupresji wzbudzonej przez pasożyty stanowią układy modelowe. Jednym z takich układów jest

zarażenie myszy nicieniem jelitowym *Heligmosomoides polygyrus*. Nicien ten charakteryzuje się prostym i krótkim cyklem rozwojowym, dlatego jest on szeroko stosowany w badaniach nad zarażeniem tęgorójcem *Necator americanus* u ludzi (Mondroy i Enriquez, 1992). Oba te gatunki pod względem filogenetycznym należą do tego samego rzędu Strongylida (Gouy de Bellocq i wsp., 2001). Dodatkowo laboratoryjna hodowla *H. polygyrus* nie jest skomplikowana co znacznie ułatwia prowadzenie badań. W warunkach laboratoryjnych myszy zaraża się drogą pokarmową larwami stadium L3. Po 24 go-

dzinach od zarażenia larwy wnikają do błony śluzowej jelita cienkiego i tam po kilku dniach lineją do stadium L4. Migrujące komórki układu odpornościowego żywiciela tworzą wokół larwy granulomę. W 8 dniu po zarażeniu nicienie wychodzą na powierzchnię nabłonka jelitowego i dojrzewają do form dorosłych. Dorosłe samce i samice kopulują, następnie samice składają jaja, które są uwalniane do środowiska zewnętrznego wraz z kałem myszy. Z jaj wydostają się larwy L1, które po dwóch liniach osiągają stadium w larwy L3 – formy inwazyjnej pasożyta (Ryc. 2.).

W odpowiedzi na przewlekłą inwazję nicienia zwiększa się populacja alternatywnie aktywnowanych makrofaów a także produkcja przeciwciał klasy IgG i IgE (Reynolds et al., 2012). Interakcja pomiędzy nicieniem i żywicielem prowadzi do aktywacji limfocytów Th2 związanych z odpowiedzią przeciwpasożytniczą oraz T regulatorowych odpowiedzialnych za rozwinięcie tolerancji. Aktywność wymienionych populacji komórek wiąże się ze zwiększoną produkcją cytokin IL-4, IL-10 oraz TGF- β (Finlay i wsp., 2014). Zdolność pasożyta do utrzymania się w żywicielu przez miesiące a nawet lata, zależy przede wszystkim od związków o aktywności immunomodulacyjnej wydzielanych przez pasożyty (Hewitson i wsp., 2009). Substancje te są celem wielu badań nad lekami o aktywności przeciwpasożytniczej (Harnett i Harnett 2009). Antygeny wydzielniczo-wydalnicze *H. polygyrus* mogą modulować odpowiedź układu odpornościowego żywiciela na wiele sposobów. Wykazano, że związki wydzielane przez pasożyta mogą hamować aktywację komórek dendrytycznych (Segura i wsp., 2007; Massacand i wsp., 2009) oraz aktywować limfocyty T regulatorowe (Grainger i wsp., 2010). W celu poznania związków produkowanych przez nicienia, przeprowadzono analizy proteomiczne i zastosowano technologie z wykorzystaniem sekwencjonowania nowej generacji, które umożliwiły identyfikację



Ryc. 3. Porównanie występowania przypadków zachorowań na schorzenia autoimmunizacyjne i zarażeń helmintami

setek białek wchodzących w skład antygeny wydzielniczo-wydalniczego *H. polygyrus* (Hewitson i wsp., 2011; Moreno i wsp., 2011; Hewitson i wsp., 2013).

Właściwości terapeutyczne helmintów

Rozwój medycyny w XX. w znacznym stopniu doprowadził do zmniejszenia liczby przypadków zarażeń helmintami, w szczególności na terenie krajów rozwiniętych, jednocześnie zaobserwowano wzrost częstości występowania chorób autoimmunizacyjnych i alergii (Ryc. 3). Badacze powiązali te dwa zjawiska ze sobą i próbują wyjaśnić je za pomocą tzw. „Hipotezy higieny”. Koncepcja ta potwierdzona wynikami badań epidemiologicznych wskazuje, że przestrzeganie zasad higieny i lepsze warunki sanitarne oraz ograniczenie kontaktu z patogenami, w tym wielokomórkowymi pasożytami, może przyczynić się do zaburzenia homeostazy immunologicznej (Okada i wsp., 2010). Zachwianie równo-

wagi może prowadzić do rozwoju chronicznego stanu zapalnego towarzyszącego wielu chorobom cywilizacyjnym, w tym schorzeń o podłożu autoimmunizacyjnym i alergii. W wyniku długotrwałej ewolucyjnie „współpracy” pasożyta z jego żywicielem, obok patologicznych skutków zarażenia, można zaobserwować wpływ helmintów na utrzymanie homeostazy immunologicznej. Dlatego wydaje się, że odtworzenie pierwotnego biomu towarzyszącego człowiekowi z wykorzystaniem pasożytniczych robaków lub ich produktów może przywrócić równowagę odpowiedzi odpornościowej. Co więcej ochrona przed rozwojem nadmiernej reakcji zapalnej stanowi atrakcyjną opcję terapeutyczną chorób autoimmunizacyjnych. W wyniku zarażenia myszy wspomnianym już nicieniem *H. polygyrus* obserwowano cofanie się objawów takich chorób jak wrzodziejące zapalenie jelita grubego (Elliott i wsp., 2004; Sutton i wsp., 2008; Donskow-Łysoniewska i wsp., 2012a), cukrzycy 1 typu (Saunders i wsp., 2007; Liu i wsp., 2009), reuma-

toidalnego zapalenia stawów (Salinas-Carmona i wsp., 2009) a także eksperymentalnego autoimmunologicznego zapalenia mózgu i rdzenia – zwierzęcego modelu stwardnienia rozsianego (Donskow-Lysoniewska i wsp., 2012b). Dotychczas przeprowadzono także badania kliniczne z udziałem pacjentów cierpiących na wrzodziejącą zapalenie jelita grubego i chorobę Leśniowskiego-Crohna, należące do grupy schorzeń nazywanych nieswoistymi zapaleniami jelit. Pacjenci w ramach terapii zostali zarażeni nicieniami: włosogłówką świnią (*Trichuris suis*) lub tęgoryjcem amerykańskim (*Necator americanus*). Zastosowana terapia skutkowała znaczną poprawą stanu zdrowia chorych (Summers i wsp., 2005; Croese i wsp., 2006; Sandborn i wsp., 2013) jednak mechanizm cofania się objawów pozostaje nieznanym (Hemblem, 2015). Mimo obiecujących wyników helminoterapia wywołuje wiele kontrowersji, dlatego też wydaje się, że wykorzystanie czynników pasożytniczych w leczeniu chorób o podłożu autoimmunizacyjnym jest lepszą alternatywą dla czynnej inwazji po zarażeniu pacjentów pasożytami.

Praca powstała w wyniku realizacji projektu badawczego o nr 2017/25/N/NZ6/01523 i 2013/09/B/NZ6/00653 finansowanego ze środków Narodowego Centrum Nauki

Literatura

- Adjobimey T, Hoerauf A (2010). Induction of immunoglobulin G4 in human filariasis: an indicator of immunoregulation. *Ann Trop Med Parasitol*. 104:455–464.
- Allen JE, Lawrence RA, Maizels RM (1996). APC from mice harboring the filarial nematode, *Brugia malayi*, prevent cellular proliferation but not cytokine production. *Int Immunol*. 8:143–151.
- Boros DL (1989). Immunopathology of *Schistosoma mansoni* infection. *Clin Microbiol Rev*. 2(3): 250–269.
- Brunetti E, White AC Jr (2012). Cestode infestations: hydatid disease and cysticercosis. *Infect Dis Clin North Am*. 26:421–435. <http://dx.doi.org/10.1016/j.idc.2012.02.001>.
- Colley DG, LoVerde PT, Savioli L (2001). Medical helminthology in the 21st century. *Science* 293:1437–1438.
- Croese J, O'Neil J, Masson J, Cooke S, Melrose W, Pritchard D, Speare R. (2006). A proof of concept study establishing *Necator americanus* in Crohn's patients and reservoir donors. *Gut*. 55(1), 136–137. <http://doi.org/10.1136/gut.2005.079129>.
- Díaz A, Casaravilla C, Allen JE, Sim RB, Ferreira AM (2011). Understanding the laminated layer of larval *Echinococcus*. *II. Immunology Trends Parasitol*. 27:264–273. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pt.2011.01.008>.
- Dissous C, Capron A (1995). Convergent evolution of tropomyosin epitopes. *Parasitol Today*. 11:45–46.
- Donskow-Lysoniewska K, Krawczak K, Doligalska M (2012). *Heligmosomoides polygyrus*: EAE remission is correlated with different systemic cytokine profiles provoked by L4 and adult nematodes. *Exp Parasitol*. 132:243–248. <http://dx.doi.org/10.1016/j.exppara.2012.07.009>.
- Donskow-Lysoniewska K, Majewski P, Brodaczkowska K, Jozwicka K, Doligalska M (2012). *Heligmosomoides polygyrus* fourth stages induce protection against DSS induced colitis and change opioid expression in the intestine. *Parasite Immunol*. 34:536–546 a.
- Elliott DE, Setiawan T, Metwali A, Blum A, Urban JF Jr, Weinstock JV (2004). *Heligmosomoides polygyrus* inhibits established colitis in IL-10-deficient mice. *Eur J Immunol*. 34:2690–2698.
- Finlay CM, Walsh KP, Mills KH, (2014). Induction of regulatory cells by helminth parasites: exploitation for the treatment of inflammatory diseases. *Immunol Rev*. 259:206–30. DOI: 10.1111/imr.12164.
- Gomez-Escobar N, Gregory WF, Maizels RM (2000). Identification of tgh-2, a filarial nematode homolog of *Caenorhabditis elegans* daf-7 and human transforming growth factor expressed in microfilarial and adult stages of *Brugia malayi*. *Infect Immun*. 68:6402–6410.
- Gouy de Bellocq J, Ferte H, Depaquit J, Justine JL, Tillier A, Durette-Desset MC (2001). Phylogeny of the *Trichostrongylina* (Nematoda) inferred from 28S rDNA sequences. *Mol Phylogenet Evol*. 19:430–442.
- Grainger JR, Smith KA, Hewitson JP, McSorley HJ, Harcus Y, Filbey KJ, Finney CAM, Greenwood EJD, Knox DP, Wilson MS, Belkaid Y, Rudensky AY, Maizels RM (2010). Helminth secretions induce de novo T cell Foxp3 expression and regulatory function through the TGF- β pathway. *J Exp Med*. 207:2331–2341.
- Harnett W, Harnett MM (2010). Helminth-derived immunomodulators: can understanding the worm produce the pill? *Nat Rev Immunol*. 10:278–284.
- Helmby H (2015). Human helminth therapy to treat inflammatory disorders - where do we stand? *BMC Immunol*. 16:12. DOI: 10.1186/s12865-015-0074-3.
- Hewitson JP, Grainger JR, Maizels RM (2009). Helminth immunoregulation: the role of parasite secreted proteins in modulating host immunity. *Mol Biochem Parasitol*. 167:1–11.
- Hewitson JP, Harcus Y, Murray J, van Agtmaal M, Filbey KJ, Grainger JR, Bridgett S, Blaxter ML, Ashton PD, Ashford DA, Curwen RS, Wilson RA, Dowle AA, Maizels RM (2011). Proteomic analysis of secretory products from the model gastrointestinal nematode *Heligmosomoides polygyrus* reveals dominance of Venom Allergen-Like (VAL) proteins. *Journal of Proteomics*. 74:1573–1594.
- Hewitson JP, Ivens AC, Harcus Y, Filbey KJ, McSorley HJ, Murray J, Bridgett S, Ashford D, Dowle AA, Maizels RM (2013). Secretion of protective antigens by tissue-stage nematode larvae revealed by proteomic analysis and vaccination-induced sterile immunity. *PLoS Pathogens*. 2013;9(8):e1003492. doi:10.1371/journal.ppat.1003492.
- Hussain R, Grögl M, Ottesen EA (1987). IgG antibody subclasses in human filariasis. Differential subclass recognition of parasite antigens correlates with different clinical manifestations of infection. *J Immunol*. 139:2794–2798.
- Klotz C, Ziegler T, Figueiredo AS, Rausch S, Hepworth MR, Obsivac N, Sers C, Lang R, Hammerstein P, Lucius R, Hartmann S (2011). A helminth immunomodulator exploits host signaling events to regulate cytokine production in macrophages. *PLoS Pathog*. 7 DOI:10.1371/journal.ppat.1001248.
- Kurniawan A, Yazdanbakhsh M, van Ree R, Aalberse R, Selkirk ME, Partono F, Maizels RM (1993). Differential expression of IgE and IgG4 specific antibody responses in asymptomatic and chronic human filariasis. *J Immunol*. 150:3941–3950.
- Liu Q, Sundar K, Mishra PK, Mousavi G, Liu Z, Gayda A, Alem F, Lagunoff D, Bleich D, Gause WD (2009). Helminth infection can reduce insulinitis and type 1 diabetes through CD25- and IL-10- independent mechanisms. *Infect Immun*. 77:5347–58 DOI:10.1128/IAI.01170-08.
- MacDonald AS, Araujo MI, Pearce EJ (2002). Immunology of parasitic helminth infections. *Infect Immun*. 70(2): 427–433.
- Maizels RM, Kurniawan-Atmadja A (2002). Variation and polymorphism in helminth parasites. *Parasitology*. 125:S25–37.
- Massacand JC, Stettler RC, Meier R, Humphreys NE, Grecis RK, Marsland BJ, Harris NL (2009). Helminth products bypass the need for TSLP in Th2 immune responses by directly modulating dendritic cell function. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 106:13968–13973.
- Mishra R, Panda SK, Sahoo PK, Satapathy AK (2017). Increased Fas ligand expression of peripheral B-1 cells correlated with CD4+ T cell apoptosis in filarial infected patients. *Parasite Immunol*. 39:e12421 DOI: 10.1111/pim.12421.
- Monroy FG, Enriquez FJ (1992). *Heligmosomoides polygyrus*: a model for chronic gastrointestinal helminthiasis. *Parasitol Today*. 8:49–54.
- Moreno Y, Gros PP, Tam M, Segura M, Valanparambil R, Geary TG,

- Stevenson MM (2011). Proteomic analysis of excretory secretory products of *Heligmosomoides polygyrus* assessed with next-generation sequencing transcriptomic information. *PLoS Negl Trop Dis.* 5:e1370.
- Nono J K, Pletinckx K, Lutz MB, Brehm K (2012). Excretory/secretory-products of *Echinococcus multilocularis* larvae induce apoptosis and tolerogenic properties in dendritic cells in vitro. *PLoS Negl Trop Dis.* 6:e1516. DOI: 10.1371/journal.pntd.0001516.
- Okada H, Kuhn C, Feillet H, Bach JF (2010). The 'hygiene hypothesis' for autoimmune and allergic diseases: an update. *Clin Exp Immunol.* 160(1):1-9. doi:10.1111/j.1365-2249.2010.04139.x.
- Ravindran B, Satapathy AK, Sahoo PK (1994). Bancroftian filariasis - differential reactivity of antisheath antibodies in microfilariae carriers. *Parasite Immuno.* 16:321-323.
- Reynolds L, Filbey KJ, Maizels RL (2012). Immunity to the model intestinal helminth parasite *Heligmosomoides polygyrus*. *Semin Immunopathol.* 34(6):829-846.
- Salinas-Carmona MC, de la Cruz-Galicia G, Perez-Rivera I, Solis-Soto, JM, Segoviano-Ramirez JC, Vazquez AV, Garza MA (2009). Spontaneous arthritis in MRL/ lpr mice is aggravated by *Staphylococcus aureus* and ameliorated by *Nippostrongylus brasiliensis* infections. *Autoimmunity.* 42:25-32. DOI:10.1080/08916930802228290.
- Sandborn WJ, Elliott DE, Weinstock J, Summers RW, Landry-Wheeler A, Silver N, Harnett MD, Hanauer SB (2013). Randomised clinical trial: the safety and tolerability of *Trichuris suis* ova in patients with Crohn's disease. *Aliment Pharmacol Ther.* 38:255-263.
- Satoguina JS, Adjobimey T, Arndts K, Hoch J, Oldenburg J, Layland LE, Hoerauf A (2008). Tr1 and naturally occurring regulatory T cells induce IgG4 in B cells through GITR/GITR-L interaction, IL-10 and TGF- β . *Eur J Immunol.* 38:3101-3113.
- Saunders KA, Raine T, Cooke A, Lawrence CE (2007). Inhibition of autoimmune type 1 diabetes by gastrointestinal helminth infection. *Infect Immun.* 75:397-407. DOI:10.1128/IAI.00664-06.
- Segura M, Su Z, Piccirillo C, Stevenson MM (2007). Impairment of dendritic cell function by excretory-secretory products: a potential mechanism for nematode-induced immunosuppression. *Eur J Immunol.* 37:1887-1904.
- Serradell MC, Guasconi L, Masih DT (2009). Involvement of a mitochondrial pathway and key role of hydrogen peroxide during eosinophil apoptosis induced by excretory-secretory products from *Fasciola hepatica*. *Mol Biochem Parasitol.* 163, 95-106. doi: 10.1016/j.molbiopara.2008.10.005.
- Shoemaker CB, Ramachandran H, Landa A, dos Reis MG, Stein LD (1992). Alternative splicing of the *Schistosoma mansoni* gene encoding a homologue of epidermal growth factor receptor. *Mol Biochem Parasitol.* 53:17-32.
- Summers RW, Elliott DE, Urban JF Jr, Thompson RA, Weinstock JV (2005). *Trichuris suis* therapy for active ulcerative colitis: a randomized controlled trial. *Gastroenterology.* 128:825-832.
- Sutton TL, Zhao A, Madden KB, Elfrey JE, Tuft BA, Sullivan CA, Urban JF Jr (2008). Antiinflammatory mechanisms of enteric *Heligmosomoides polygyrus* infection against trinitrobenzene sulfonic acid-induced colitis in a murine model. *Infect Immun.* 76:4772-4782.
- Vermeire JJ, Cho Y, Lolis E, Bucala R, Cappello M (2008). Orthologs of macrophage migration inhibitory factor from parasitic nematodes. *Trends in Parasitology.* 24(8):355-363 DOI: 10.1128/IAI.00744-07.

Helminths as masters of modulation of host immune system

Marta Maruszewska-Cheruiyot, Katarzyna Donskow-Łysoniewska, Maria Doligalska

Parasitic disorders including helminthiasis as well as bacterial and viruses are significant epidemiological problem all over the world. Helminth success depends on ability to survive long in the host organism, as a result of immunological response modulation. Parasitic worms use many strategies, which protect them against immunological system attack. Helminths avoid, inhibit and change reaction process, then the defense becomes weak hence result in parasite tolerance. These features make helminths and their excretory-secretory products useful in new autoimmune diseases and allergy therapies.

Key words: Helminths, immunomodulation, immune system, *Heligmosomoides polygyrus*

Wpływ obecności osuwisk na bogactwo gatunkowe paprotników w wybranych pasmach Beskidu Niskiego

Jaromir Tomasik

DOI: 10.24131/3247.170405

Streszczenie:

Celem pracy było sprawdzenie czy na wybranych stokach górskich Beskidu Niskiego objętych osuwiskami występuje większa liczba gatunków paprotników niż na zboczach, na których procesy osuwiskowe nie zachodzą. W tym celu przeprowadzono dokładną inwentaryzację gatunkową paprotników na stoku osuwiskowym Kornut w paśmie Magury Wątkowskiej oraz na nieobjętym osuwiskami stoku Koziego Żebra w Górach Hańczowskich. Wykazano, że na badanym obszarze osuwiskowym występuje większa liczba gatunków roślin z gromady Pteridophyta niż na terenie, na którym nie występują ruchy masowe. Na stoku Kornut zidentyfikowano 20 gatunków paprotników – 13 gatunków paproci, 5 gatunków skrzypów oraz 2 gatunki widłaków. Spośród nich dwa gatunki podlegają ochronie ścisłej, a trzy częściowej. Na stoku Koziego Żebra stwierdzono obecność jedynie 7 gatunków (wyłącznie paprocie). Zaobserwowano również, że obszar osuwiskowy, na którym prowadzono badania, ulega silnej antropopresji, co stanowi zagrożenie dla rzadkich gatunków paprotników i może prowadzić do zubożenia bogactwa gatunkowego tych roślin.

Słowa kluczowe: paprotniki, osuwiska, bogactwo gatunkowe, antropopresja, inwentaryzacja, wpływ osuwisk, bogactwo gatunkowe paprotników, Beskid Niski, paprocie, skrzypy, widłaki, stok osuwiskowy, stok nieosuwiskowy

otrzymano: 2.06.2018; przyjęto: 17.06.2018; opublikowano: 31.08.2018



Jaromir Tomasik: I Liceum Ogólnokształcące im. Marcina Kromera w Gorlicach

Wstęp

Beskid Niski jest pasmem górskim zbudowanym z połańdowanych warstw fliszu karpackiego. Taka budowa geologiczna sprawia, że na jego stokach często występują osuwiska, które urozmaicają rzeźbę terenu (Pietrzak, 1996) poprzez tworzenie nisz oraz rumowisk skalnych. Osuwiska bardzo często przecinają warstwy wodonośne powodując liczne powierzchniowe wypływy wód. Prowadzi to do powstania unikatowych siedlisk roślinności wilgociolubnej oraz naskalnej (Alexandrowicz, Margielewski, 2001).

Zjawisko występowania poszczególnych taksonów roślinnych na terenach osuwisk jest zagadnieniem niezbyt często poruszonym. Obszary te stanowią przede wszystkim obiekt badań geologów. Nieliczne polskie publikacje poświęcone bioróżnorodności tych terenów dostarczają nam jedynie ogólnych informacji na temat zasiedlającej je flory, zaledwie wspominając o paprotnikach (Alexandrowicz, Margielewski, 2001). Nie przeprowadzono również inwentaryzacji tych roślin. Specyfika wytworzonych na beskidzkich osuwiskach warunków pozwala na postawienie hipotezy, że w ich obrębie występuje więcej gatunków paprotników niż na stokach nieobjętych osuwiskami. Jej weryfikacja mogłaby pokazać, czy obszary te stanowią ostoję dla gatunków wilgociolubnych i petrofilnych oraz czy zasługują na większą uwagę badaczy lub objęcie ochroną. Dlatego celem pracy badawczej było przeprowadzenie inwentaryzacji gatunkowej paprotników na wybranym

osuwisku oraz stoku nieobjętym ruchami masowymi w Beskidzie Niskim.

Materiały i metody

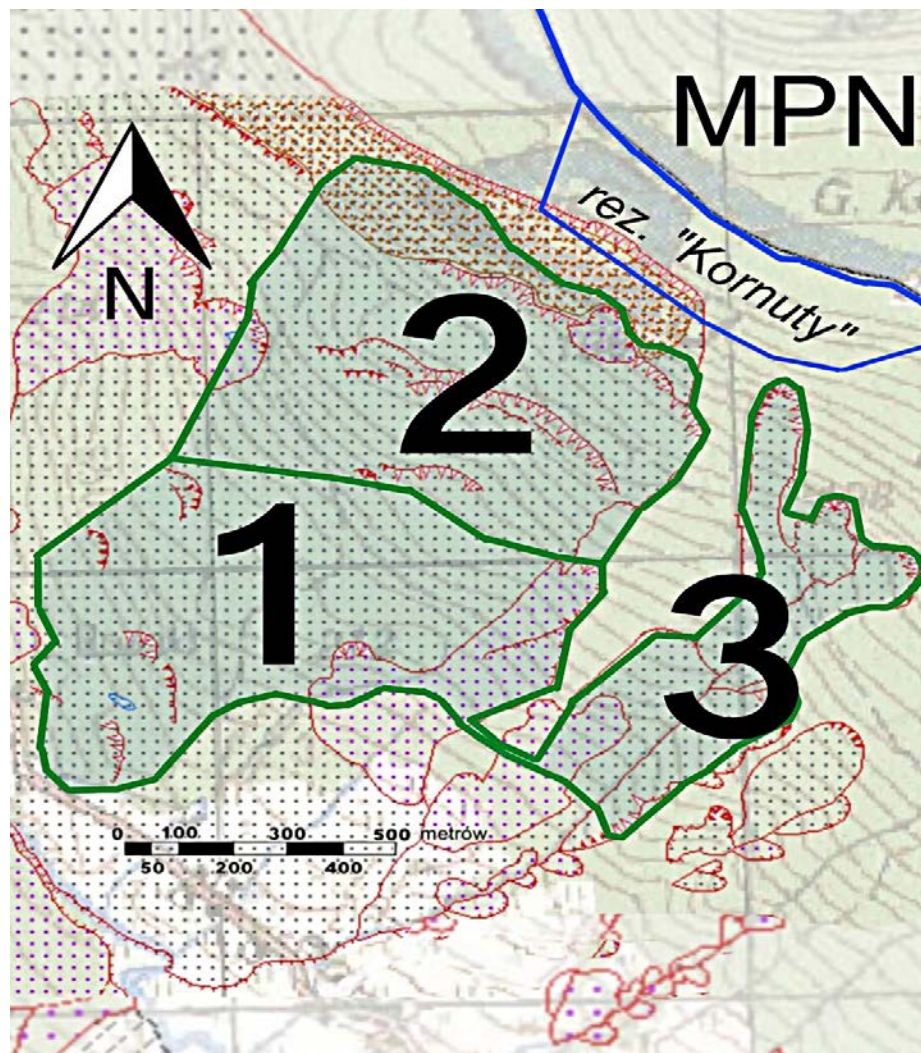
Przeprowadzone badania zostały poprzedzone zapoznaniem się z dostępną literaturą dotyczącą paprotników oraz nauką rozpoznawania poszczególnych gatunków w środowisku ich występowania. Dokonano również analizy map (mapa osuwisk oraz terenów zagrożonych osuwiskami – SOPO, mapa lasów – Bank Danych o Lasach) oraz zebrano dane pozwalające na wybór odpowiednich miejsc przeprowadzenia badań. Za kryterium wyboru uznano podobieństwo warunków na danym stoku: typ lasu, ekspozycję stoku, wysokość bezwzględną pasma. Na tej podstawie zdecydowano dokonać inwentaryzacji w następujących lokalizacjach:

1. Kornuty (830 m n.p.m.) – położone w paśmie Magury Wątkowskiej. Na południowo-zachodnim stoku znajduje się zespół osuwisk, w obrębie którego wyznaczono obszar badań o łącznej powierzchni ok. 124 ha. Podzielono go na trzy strefy:

- Strefa 1 – powierzchnia 49 ha
- Strefa 2 – powierzchnia 52 ha
- Strefa 3 – powierzchnia 23 ha

Cały obszar jest porośnięty buczyną (Wrońska, 2004) z niewielką domieszką jodły i jawora. Położony jest w całości w otulinie Magurskiego Parku Narodowego. Współrzędne geograficzne: 49°34' N 21°19' E.

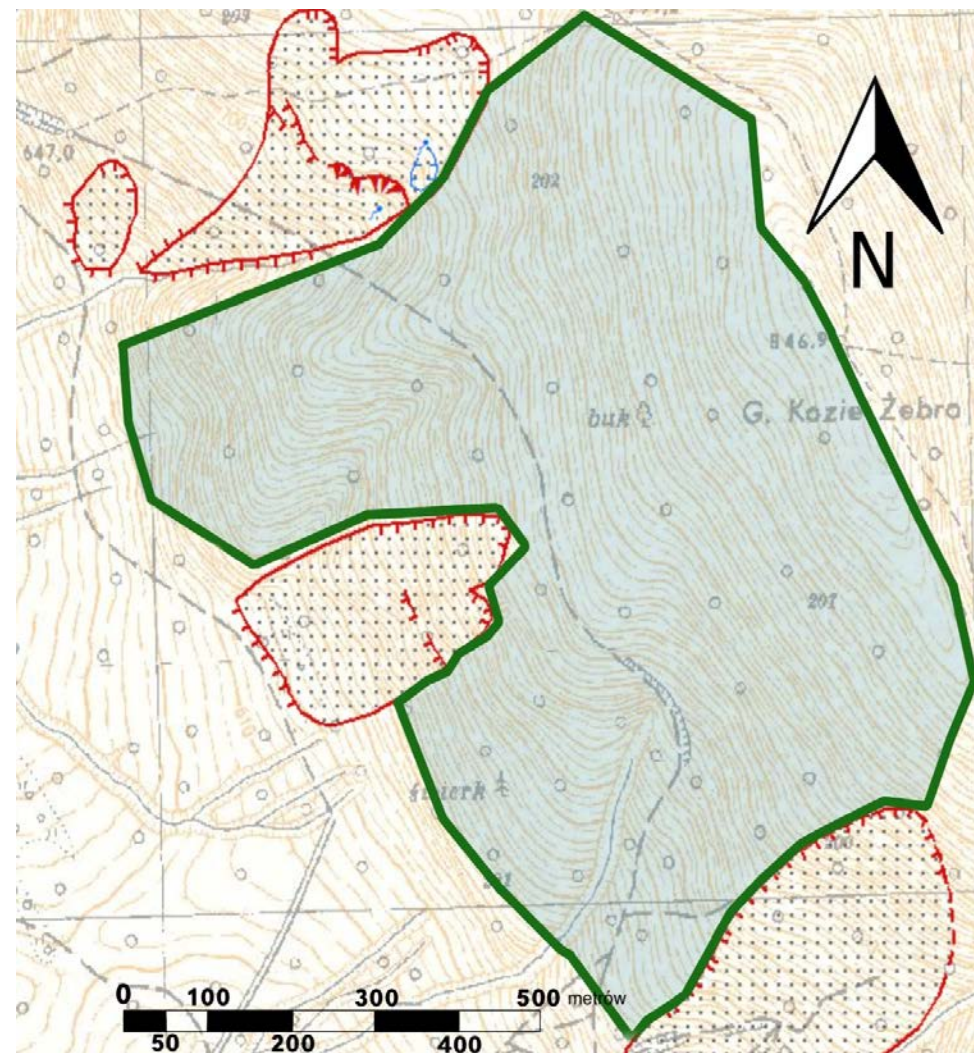
2. Kozie Żebro (847 m n.p.m.) – położone w Górach Hańczowskich. Posiada stok o ekspozycji południowo-zachodniej nieobjęty w większości przez procesy osuwiskowe. W jego obrębie wyznaczono obszar badań o powierzchni ok. 53 ha. Jest on porośnięty buczyną z niewielkim udziałem jodły i świerka. Współrzędne geograficzne: 49°27' N 21°12' E.



Ryc. 1. Obszar badań na stoku osuwiskowym – Kornuty

Źródło: <http://geoportal.pgi.gov.pl/SOPO>**Legenda:**

czerwone linie – granice osuwisk,
 zielone linie – granice obszaru badań oraz stref,
 niebieska – granice obszarów chronionych,
 1,2,3 – numery stref, MPN – Magurski Park Narodowy



Ryc. 2. Obszar badań na stoku nieobjętym osuwiskami – Kozie Żebro

Źródło: <http://geoportal.pgi.gov.pl/SOPO>**Legenda:**

zielone linie – granice obszaru badań,
 czerwone – granice pobliskich osuwisk

Granice powyższych obszarów badań zostały wyznaczone na podstawie przebiegu dróg leśnych oraz naturalnych form terenu (np. strome zerwy, granice nisz – Kornuty). W przypadku braku wymienionych obiektów stosowano odpowiednie oznaczenia – taśma ostrzegawcza (wiązana na pniach drzew). Wykorzystano także dane GPS.

Powierzchnia wybranych terenów została obliczona programem na urządzenia mobilne „GPS Fields Area Measure”.

Główny etap pracy polegał na inwentaryzacji roślin z gromady Pteridophyta na wyznaczonych obszarach. Obiektem zainteresowania były klasy: Polypodiopsida – paprotkowe, Equisetopsida – skrzypowe oraz Lycopodiopsida – widłakowe. Jest to klasyfikacja oparta na atlasie i kluczu do oznaczania paprotników (Tłałka, Rościński, 2012), którym posługiwano się podczas kolejnych wyjść badawczych.

Szczególą wagę przywiązywano do paprotników objętych ochroną gatunkową (Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 9 października 2014 r. w sprawie ochrony gatunkowej roślin: Dz.U. 2014 poz. 1409). Wykonano także dokumentację fotograficzną – zdjęcia posiadają zapis geolokalizacyjny (aparatus: Sony Cyber-shot DSC-HX400V). Pozwoliła ona na późniejsze zweryfikowanie przynależności gatunkowej w innych źródłach (Snowarski, 2017). W czasie prowadzenia badań zwracano również uwagę na stopień ingerencji człowieka w środowisko przyrodnicze – dokumentacja zdjęciowa.

Badania na stoku osuwiskowym Kornut przeprowadzono podczas 14 ekspedycji w przedziałach czasowych:

- 18.06.2016 – 27.08.2016 – 5 wyjść badawczych (w tym 2 w celu zapoznania się z topografią terenu),
- 01.10.2016 – 20.11.2016 – 4 wyjścia badawcze,
- 25.03.2017 oraz 17.04.2017 – 2 wyjścia badawcze,

Lp.	Nazwa łacińska	Nazwa polska	Strefa		
			1	2	3
1.	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	wietlica samicza	+	+	+
2.	<i>Blechnum spicant</i> (L.) Roth	podrzeń żebrowiec	+	--	+
3.	<i>Dryopteris borrieri</i> (Newman) Oberth. & Tavel	nerecznica Borrera	+	+	+
4.	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	nerecznica krótkoostna	+	+	+
5.	<i>Dryopteris dilatata</i> (Hoffm.) A. Gray	nerecznica szerokolistna	+	+	+
6.	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	nerecznica samcza	+	+	+
7.	<i>Equisetum arvense</i> L.	skrzyp polny	+	--	+
8.	<i>Equisetum fluviatile</i> L.	skrzyp bagienny	+	--	--
9.	<i>Equisetum pratense</i> Ehrh.	skrzyp łąkowy	+	+	+
10.	<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	skrzyp leśny	+	+	+
11.	<i>Equisetum telmateia</i> Ehrh.	skrzyp olbrzymi	+	--	+
12.	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman	cienistka trójkątna	+	+	--
13.	<i>Huperzia selago</i> (L.) Bernh. ex Schrank & Mart	wroniec widlasty	--	--	+
14.	<i>Lycopodium annotinum</i> L.	widłak jałowcowaty	--	--	+
15.	<i>Oreopteris limbosperma</i> (Bellardi ex All.) Holub	zaproc górską	+	+	+
16.	<i>Phegopteris connectilis</i> (Michx.) Watt	zacyłka oszczepowata	+	+	--
17.	<i>Polypodium vulgare</i> L.	paprotka zwyczajna	+	--	--
18.	<i>Polystichum aculeatum</i> (L.) Roth	paprotek kolczysty	--	+	--
19.	<i>Polystichum braunii</i> (Spenn.) Fée	paprotek Brauna	+	+	--
20.	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	orlica pospolita	+	--	+
SUMA			17	12	14

Tabela 1. Gatunki występujące na stoku osuwiskowym Kornut

*czerwona czcionka – gatunki podlegające ochronie (ściślej lub częściowej)

„+” oznacza, że dany gatunek występuje w danej strefie,

„--” oznacza, że dany gatunek nie występuje w danej strefie.

- 08.07.2017 – 19.07.2017 – 3 wyjścia badawcze (wykonano także dodatkową dokumentację fotograficzną).

Nie prowadzono jakichkolwiek badań w pobliskim rezerwacie „Kornuty”.

Badania na stoku nieosuwiskowym Koziego Żebra przeprowadzono podczas 4 ekspedycji:

- 10.09.2016 – wyjście w celu zapoznania się z topografią terenu,
- 30.04.2017 oraz 02.05.2017 – 2 wyjścia badawcze,
- 14.07.2017 – 1 wyjście badawcze (podczas którego wykonano dodatkową dokumentację fotograficzną).

Każda z powyższych ekspedycji została udokumentowana w postaci zapisu z urządzenia GPS (telefon komórkowy, aplikacja Endomondo). Przeprowadzenie badań podczas różnych pór roku miało na celu zwiększenie precyzji badań, gdyż część zimozielonych gatunków (np. widłaki) jest trudna do zaobserwowania w warunkach letnich (pełnia wegetacji roślin).

Zapoznano się również z literaturą dostępną w czytelnym Magurskiego Parku Narodowego.

Wyniki

W poniższych tabelach przedstawiony został wykaz gatunków z gromady Pteridophyta, których obecność stwierdzono na badanych obszarach.

Na stoku osuwiskowym Kornut stwierdzono obecność 20 gatunków paprotników – 13 gatunków paproci, 5 gatunków skrzypów oraz 2 gatunki widłaków. 15 gatunków występuje w co najmniej 2 strefach (tab. 1).

Na stoku nieosuwiskowym Koziego Żebra występuje 7 gatunków paprotników. Są to wyłącznie paprocie (tab. 2).

Na badanym osuwisku zaobserwowano większe bogactwo gatunkowe paprotników.

Lp.	Nazwa łacińska	Nazwa polska
1.	<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	wietlica samicza
2.	<i>Dryopteris borrieri</i> (Newman) Oberth. & Tavel	nerecznica Borrera
3.	<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	nerecznica krótkoostna
4.	<i>Dryopteris dilatata</i> (Hoffm.) A. Gray	nerecznica szerokolistna
5.	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott	nerecznica samcza
6.	<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman	cienistka trójkątna
7.	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	orlica pospolita

Tabela 2. Gatunki występujące na stoku nieosuwiskowym Koziego Żebra

Dyskusja

Obecność większej liczby gatunków paprotników na terenie osuwisk znajduje potwierdzenie w publikacjach zagranicznych. Według Walker i Shiels (2013) na terenie, na którym wystąpiły ruchy masowe, następuje sukcesja roślin, a jednymi z pierwszych kolonizatorów są właśnie rośliny zarodnikowe. Powstanie osuwiska wiąże się często z powstaniem siedlisk, w których sukcesja roślin nasiennych jest utrudniona. Ograniczona zostaje również konkurencja pomiędzy roślinami, co pozwala na koegzystencję większej liczby gatunków (Kessler, 2010). Powoduje to, że obszary te stają się łatwiejsze do skolonizowania przez prymitywniejsze gatunki, w tym należące do roślin zarodnikowych (Walker, Shiels, 2013). Badania przeprowadzone w Magurskim Parku Narodowym pokazują, że paprotniki tam występujące posiadają niewielkie wymagania pokarmowe (Michnal,

2007). Wśród uwzględnionych w tych badaniach gatunków znajdują się paprocie obecne na badanym osuwisku na stoku Kornut. Choć z upływem czasu rośliny nasienne kolonizują coraz większe obszary osuwiska, niewielkie wymagania paprotników pozwalają im na zajęcie odpowiednich nisz ekologicznych. Wiele z nich to rośliny petrofilne lub preferujące bardzo wilgotne obszary (Snowarski, 2017). Zajmowanie wilgotnych siedlisk wydaje się logiczne, gdyż rozmnażanie płciowe gametofitu u paprotników uzależnione jest od obecności wody. Analizując uzyskane wyniki można zauważyć, że na stoku Kornut obecne są gatunki preferujące kamieniste zbocza: cienistka trójkątna, paprotnik Brauna, paprotnik kolczysty, podrzeń żebrowiec oraz paprotka zwyczajna (Snowarski, 2017). Zaskakuje brak zanokcic oraz częściej w naszym kraju paprotnicy kruchej. Reprezentantami roślinności typowo wilgociolubnej są skrzypy i występująca tu pospolicie wietlica samicza. Na badanym osuwisku tworzy ona jednogatunkowe agregacje powstające jedynie w sprzyjających tej paproci warunkach (Snowarski, 2017). W trakcie badań napotkano również dwa gatunki należące do klasy widłakowych, są to najrzadsze przedstawiciele paprotników na tym terenie (pojedyncze stanowiska). Pozostałe rośliny występujące na osuwisku i przedstawione w wynikach są szeroko rozpowszechnione (Tlałka, Rostański, 2012). Lista gatunków obecnych na nieosuwiskowym stoku Koziego Żebra jest uboga. Na tym obszarze występują gatunki pospolite w Karpatach. Najprawdopodobniej wiąże się to z niewielkim urozmaiceniem rzeźby terenu. Niestety nie istnieją spisy inwentaryzacyjne flory naczyniowej z badanych terenów, pozwalające na bezpośrednie potwierdzenie uzyskanych wyników.

Dokonując porównania wyników z obu prób, widoczne jest, że na stoku osuwiskowym Kornut mamy do czynienia z większym bogactwem gatunkowym paprotników niż na nieobjętym osuwiskiem stoku Ko-

ziego Żebra. W każdej z wydzielonych stref występuje więcej gatunków pteridoflory niż na badanym stoku nieosuwiskowym. Aż 15 spośród 20 gatunków występuje w co najmniej dwóch strefach. Pokazuje to, że dany gatunek nie zasiedla tu jednego, izolowanego stanowiska. Badana część stoku Koziego Żebra posiada większą powierzchnię od każdej ze stref na osuwisku Kornut, co pozwala odrzucić tezę, że większe bogactwo gatunkowe wynika z większej powierzchni badanego obszaru osuwiskowego. Aby zweryfikować zaobserwowaną zależność między lokalizacją a bogactwem gatunkowym paprotników, należałoby przeprowadzić inwentaryzację w kilku innych pasmach Beskidu Niskiego, także określić inne aspekty bioróżnorodności tych terenów. Warto również sprawdzić, czy obserwowane wyniki mogą mieć związek z różnicami w liczebności zwierzyny na badanych terenach.



Fot. 1. Wroniec widlasty – osuwisko Kornut

Osuwiska Beskidu Niskiego były już notowane jako enklawy bioróżnorodności (Wrońska, 2004). Należy do nich osuwisko na stoku Kornut. Spośród zinwentaryzowanych paprotników, 2 gatunki podlegają ochronie ścisłej – paprotnik Brauna i paprotnik kolczysty. 3 gatunki podlegają ochronie częściowej – podrzeń żebrowiec, wroniec widlasty oraz widłak jałowcowaty. Jednak brak ochrony obszaru, na którym prowadzono badania powoduje, że stanowiska wspomnianych gatunków mogą zostać zniszczone w wyniku działalności człowieka. Podczas wyjść badawczych zaobserwowano szczególnie silną antropopresję stoku Kornut. Powstają na nim liczne drogi leśne, często w pobliżu stanowisk rzadkich paprotników. Prowadzona jest również wycinka drzew, której towarzyszy dalsza ingerencja w środowisko naturalne. Fakt ten został odnotowany już wcześniej przez Wrońską (2004), co sugeruje, że opisywany teren podlega ciągłej antropopresji. Zanotowała ona, że redukcji ulegają tereny zacienione, wysychają obszary podmokłe – wycinka drzew ma wpływ na zmianę stosunków wodnych na stoku osuwiskowym. Przykładem zagroże-



Fot. 2. Paprotnik Brauna – osuwisko Kornut

nia ze strony człowieka może być stanowisko paprotnika Brauna położone zaledwie kilka metrów od wciąż używanej drogi leśnej. Gatunek ten zajmuje szczególne miejsce wśród flory Beskidu Niskiego – w pobliskim Magurskim Parku Narodowym podlega ochronie *ex situ* (Zarządzenie Ministra Środowiska z dnia 10 lutego 2017 r. w sprawie zadań ochronnych dla Magurskiego Parku Narodowego: Dz. Urz. Min. Środ. 2017 poz. 8). Wymienione stanowisko nie jest w żaden sposób oznaczone. W trakcie prowadzenia badań uzyskano również informację, że na badanym obszarze osuwiskowym znajdowało się niewielkie stanowisko jęczynika zwyczajnego (widziane w 2011 roku). Podczas badań nie udało się zaobserwować tego stanowiska, co może oznaczać, że zostało ono zniszczone w wyniku działalności człowieka.

Literatura

- Alexandrowicz Z., Margielewski W. (2001). Obszary osuwiskowe w Karpatach polskich jako enklawy odmienności krajobrazowej i przyrodniczej. W: *Przemiany środowiska przyrodniczego Polski a jego funkcjonowanie*. Kraków: IGI GP Uniwersytet Jagielloński, s.569-576.
- Bdl.lasy.gov.pl. (2014). *Bank Danych o Lasach*. [online] Dostępny na: <https://www.bdl.lasy.gov.pl/portal/mapy> [Dostęp: 16.06.2016].
- Kessler M. (2010). Biogeography of ferns. W: *Fern Ecology*. Nowy Jork: Cambridge University Press, s.38.
- Michnal Ł. (2007). *Warunki naturalnego występowania paproci na terenie Magurskiego Parku Narodowego*. Kraków: AR.
- Pietrzak M. (1996). Ochrona przyrody w Beskidzie Niskim. W: *Magury*, 96. *Rocznik krajoznawczy poświęcony Beskidowi Niskiemu*. Warszawa: Studenckie Koło Przewodników Beskidzkich w Warszawie, s.65-90.
- Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 9 października 2014 r. w sprawie ochrony gatunkowej roślin (Dz.U. 2014 poz. 1409).
- Snowarski M. (2017). *Atlas roślin Polski atlas-roslin.pl – Atlas of vascular plants of Poland*. [online] Atlas-roslin.pl. Dostępny na: <http://www.atlas-roslin.pl/pelna/index.html> [Dostęp: 31.01.2017 – 26.08.2017].
- Tłałka D., Rostański A. (2012). *Atlas i klucz. Paprotniki Polski*. Kraków: Wydawnictwo Kubajak.

- Walker L., Shiels A. (2013). Biological consequences for Landslide Ecology. W: *Landslide Ecology*. Nowy Jork: Cambridge University Press.
- Wójcik A., Wojciechowski T., Perski Z., Michalski A., Maczuga S. (2015) Mapa osuwisk i terenów zagrożonych ruchami masowymi, gm. Uście Gorlickie, pow. gorlicki, woj. małopolskie. Dostępny na: <http://geoportal.pgi.gov.pl/SOPO> [Dostęp: 16.06.2016].
- Wrońska D. (2004). Wpływ procesów osuwiskowych na działalność człowieka oraz szatę roślinną Magurskiego Parku Narodowego. [online] Dostępny na: <http://www.geo.uj.edu.pl/foilageographica/index.php?lang=0&id=2005> [Dostęp: 07.09.2016].
- Zarządzenie Ministra Środowiska z dnia 10 lutego 2017 r. w sprawie zadań ochronnych dla Magurskiego Parku Narodowego: Dz. Urz. Min. Środ. 2017 poz. 8
- Zimnal Z., Warmuz B., Michalski A. (2014) Mapa osuwisk i terenów zagrożonych ruchami masowymi, gm. Sękowa, pow. gorlicki, woj. małopolskie. Dostępny na: <http://geoportal.pgi.gov.pl/SOPO> [Dostęp: 16.06.2016]

Impact of landslides on the species richness of pteridophytes in selected ranges of the Low Beskids

Jaromir Tomasik

The purpose of the study was to check whether on selected mountain slopes of the Low Beskids affected by landslides there is a greater number of species of pteridophytes than on the slopes unaffected by landslides. For this purpose, a detailed survey of Pteridophyta species was conducted on the Kornut slope in the Magura Wątkowska range affected by landslides, and on the slope of Kozie Żebro in the Hańczowskie Mountains, unaffected by landslides. The survey demonstrated a greater number of Pteridophyta species on the studied landslide area compared to the area unaffected by landslides. On the Kornut slope, 20 species of pteridophytes were identified, including 13 species of ferns, 5 species of horsetails and 2 species of club-mosses. Of these, two species are under strict protection and three are under partial protection. Only 7 species (ferns) were found on the Kozie Żebro slope. The study also revealed that the investigated landslide area is under strong anthropogenic pressure, which poses a threat to rare species of pteridophytes and may lead to the reduction of the species richness of these plant.

Key words: pteridophytes, landslides, species richness, anthropogenic pressure, survey, effect of landslides, species richness of pteridophytes, Low Beskids, ferns, horsetails, club-mosses, landslide-affected slope, landslide-unaffected slope

Postulaty mechaniki kwantowej w ujęciu Michała Hellera

Grzegorz Marciniak

DOI: 10.24131/3247.180206

Streszczenie:

Celem niniejszej pracy jest przybliżenie sylwetki M. Hellera oraz jego poglądów dotyczących postulatów mechaniki kwantowej. Zwięźle przedstawiono w niej minimum wiadomości matematycznych, niezbędnych do zrozumienia ducha mechaniki kwantowej i zaproponowanych przez Hellera postulatów. Omówiono genezę mechaniki kwantowej oraz jej podstawowe pojęcia, takie jak: obiekt kwantowy, stan obiektu kwantowego, przestrzeń Hilberta, obserwabla, ewolucja stanu kwantowego w czasie, prawdopodobieństwo kwantowe, amplituda prawdopodobieństwa, redukcja stanu kwantowego, ewolucja stanu obiektu kwantowego i równanie Schrödingera. Na tym tle przedstawiono postulaty sformułowane przez Hellera, które mogą być traktowane jako próba aksjomatyzacji mechaniki kwantowej.

Słowa kluczowe: fizyka przyrody, matematyka przyrody, mechanika kwantowa, postulaty mechaniki kwantowej

otrzymano: 15.02.2017; przyjęto: 25.08.2018; opublikowano: 31.08.2018



mgr Grzegorz Marciniak: Uniwersytet Kardynała Stefana Wyszyńskiego w Warszawie, Wyższa Szkoła Informatyki Stosowanej i Zarządzania w Warszawie, Uczelnia Łazarskiego w Warszawie

Wprowadzenie

Podstawowym celem tego artykułu jest omówienie i analiza postulatów mechaniki kwantowej w ujęciu Michała Hellera, jednego z najwybitniejszych obecnych przedstawicieli polskiej filozofii przyrody. Zakres pracy obejmuje rozważania dotyczące własności i zachowania się pojedynczych obiektów kwantowych, np. elektronów. Aby omówić układy złożone z większej liczby takich obiektów, trzeba by rozważania znacznie rozszerzyć i pogłębić. To z kolei wiązałoby się z koniecznością wprowadzenia skomplikowanego pojęciowego i formalno-matematycznego aparatu mechaniki kwantowej, dostępnego w zasadzie tylko dla specjalistów w tej dziedzinie. Nie taki jest jednak cel pracy. Ogranicza się on bowiem jedynie do scharakteryzowania wkładu M. Hellera w popularyzację zasadniczych idei mechaniki kwantowej oraz omówienia proponowanego przez niego systemu jej postulatów.

Z metodycznego punktu widzenia w pracy zastosowano analityczno-syntetyczną metodę przedstawienia rozpatrywanych treści. Materiałami źródłowymi były przede wszystkim publikacje M. Hellera i jego współpracowników. Korzystano także z innych źródeł literaturowych dotyczących podstaw mechaniki kwantowej.

Aby zarazem dostarczyć Czytelnikom kontekst, w jakim warto rozpatrywać poglądy polskiego uczonego na temat postulatów mechaniki kwantowej, omówienie tych poglądów poprzedzono krótką prezentacją problemu matematyczności przyrody i stanowiska M. Hellera w tym zakresie oraz jego poglądów na temat jedności nauki, filozofii i teologii.

Kontekst poglądów Michała Hellera

Matematyczność przyrody

Z jednej strony wiadomo, że użycie matematyki w badaniach nad zjawiskami natury wymaga idealizacji i abstrahowania od badanego fragmentu rzeczywistości. Z drugiej strony należałoby postawić pytanie o zakres i dokładność opisywania świata materialnego przez teorie matematyczne. Czy matematycy, fizycy i filozofowie, odnajdywali matematyczność przyrody w strukturze świata, czy też badali tylko wyidealizowany jego obraz? Powstaje więc pytanie: czy przyroda jest matematyzowalna, czy matematyczna? Czy naukowcy wykorzystują matematykę do badania zjawisk natury tylko dlatego, że jest to wygodne narzędzie badawcze, czy też istnieje głębsze uzasadnienie tego podejścia? Ważnego znaczenia nabierają tu jednocześnie metodologia i metodyka badań świata przyrody, kwestie jego skończoności czy nieskończoności, zamkniętości czy otwartości, determinizmu czy indeterminizmu, celowości czy bezcelowości, uporządkowania czy spontaniczności itp. Aby zrozumieć pogląd, zgodnie z którym matematyczność jest immanentną cechą przyrody, warto choćby w skrócie prześledzić, w jaki sposób doszli do niego matematycy, fizycy i filozofowie.

Korzenie poglądu o matematyczności przyrody tkwią w starożytności. Już ówczesnych filozofów interesowało pytanie o praprzyczynę istnienia wszelkich bytów, o przasadę, o *arché*¹. Oczywiście to *arché* nie musi być rozumiane jako materiał budulcowy świata, zwłaszcza, jeśli mowa o matematyczności świata.

W związku z tym zastanawiano się *dia-ti*, tzn. dzięki czemu, dlaczego coś powstało, dlaczego istnieje w taki, a nie inny sposób. Pierwsi filozofowie byli w zasadzie ba-

1 Zob. np. G. Reale, *Historia filozofii starożytnej*, tom I, s. 76-77, 109-117 i in: *Arché* można rozumieć albo jako „tworzywo”, albo jako „zasadę organizującą”, albo jeszcze inaczej.

daczami przyrody – *physis*, dlatego nazwano ich fizykami. Fundamentem pierwszych teorii filozoficznych był pogląd, że wszystko, co istnieje, ma swoją praprzyczynę, swoją *arché*. I tak, dla Talesa z Miletu (VII–VI w. p.n.e.) *arché* stanowiła woda, dla Anaksymandra (ok. 610–546 p.n.e.), ucznia Talesa – powietrze, dla Anaksymenesa (585–528 p.n.e.), ucznia Anaksymandra – powietrze, dla Heraklita z Efezu (ok. 540–480 p.n.e.) – ogień, dla Pitagorasa z wyspy Samos (570–475 p.n.e.) – liczba, dla Empedoklesa (495–430 p.n.e.) – woda, ogień, powietrze i ziemia, dla Demokryta z Abdery (460–370 p.n.e.) – atomy, a dla Platona (427–347 p.n.e.) – idee. Każdemu z tych filozofów chodziło o znalezienie pierwotnego tworzywa, z którego są zbudowane wszystkie rzeczy w przyrodzie. Dyskusje, czy jest to jedno tworzywo, czy też jest ich wiele, doprowadziły z czasem do badań nad ciągłością i nieskończonością przestrzeni oraz nad istnieniem próżni. To z kolei pozwoliło wprowadzić argumentację przyczynowo-skutkowych relacji danych zjawisk. Charakterystyczną cechą tych rozważań było to, że starożytni filozofowie przyrody prowadzili swoje rozważania filozoficzne w sposób racjonalny, bez odwoływania się do jakichkolwiek mitologii i wierzeń. Słusznie więc nazywa się tę epokę złotym okresem filozofii przyrody.

Pojęcie „matematyczności przyrody” jest bardzo wieloznaczne. Przeważnie każdy badacz zajmujący się tą dziedziną wprowadza mniej lub bardziej oryginalne określenie tego pojęcia. Niemal wszyscy jednak podzielają przekonanie, że matematyczność jest właściwością rzeczywistości. Należy jednak podkreślić, że niewielu filozofów, czy też filozofujących fizyków, uważa, że rzeczywistość jest matematyczna w sensie ścisłym. Twierdzi tak M. Tegmark, czasem również pisze tak M. Heller, ale zwykle jest nieco ostrożniejszy i mówi o racjonalności świata albo jego matematyzowalności. Wyjaśnienie matematyzowalności przyrody nie jest

czymś prostym. Należy zwrócić uwagę na fakt, że z jednej strony dotykamy świata fizycznego, materialnego, a z drugiej – zajmujemy się obiektami matematycznymi, które z pewnością nie są materialne (pomijając kwestię ich istoty²).

W tym miejscu warto odwołać się do refleksji współczesnych polskich filozofów przyrody – J. Życińskiego³ i M. Hellera⁴, którzy utrzymują, że przyroda dlatego poddaje się badaniom matematycznym, bo z natury jest matematyczna. Argumenty na potwierdzenie tezy o matematyczności przyrody można również znaleźć w historii zastosowań matematyki w naukach przyrodniczych, a także w pracach takich badaczy, jak M. Planck (1858-1947)⁵, O. Pedersen (1920-1997)⁶, G. Białkowski (1932-1989)⁷, M. Filipek⁸ i inni. Naukowcy ci wskazują na liczne zjawiska przyrody, które można opisywać tj.

- 2 Na co uwagę zwróciła już A. Lemańska, zob.: A. Lemańska, *Matematyczność czy matematyzowalność przyrody*. W: *Studia Philosophiae Christianae* UKSW, nr 49 (2013) 3, s. 6. W swym artykule również nie podjęła się dyskusji z różnymi poglądami na temat matematyzowalności.
- 3 J. Życiński (1948-2011) – ksiądz katolicki, arcybiskup, teolog i filozof. Wybitny specjalista w kwestiach naturalizmu metodologicznego, teizmu ewolucjonistycznego, teorii procesu, matematyczności przyrody i emergencji. Stwierdził: „Zachodzi zagadkowa korespondencja między zjawiskami przyrody a ich deksprypcją matematyczną, która nie ogranicza się bynajmniej do uogólnień zarejestrowanych obserwacji, lecz zawiera naddatek informacji” (J. Życiński, *Jak rozumieć matematyczność przyrody*. W: M. Heller, J. Życiński, A. Michalik, red., *Matematyczność przyrody*. OBI, Kraków 1992, s. 23-42).
- 4 Zob.: M. Heller, *Co to znaczy, że przyroda jest matematyczna?* W: *Matematyczność przyrody*, dz. cyt., s. 14-15.
- 5 Zob.: M. Planck, *Nowe drogi poznania fizycznego a filozofia*, tłum. K. Napiórkowski, Warszawa 2003, s. 194,249.
- 6 Szerzej: O. Pedersen, *Wiara chrześcijańska i przemożny urok nauki*, T. Sierotowic. W: *Stwórca – Wszechświat – Człowiek*, t. 1, red. T. Sierotowicz, OBI/Biblos, Tarnów 2006, s. 78.
- 7 G. Białkowski,
- 8 M. Filipek, *Elementy absolutne w fizyce w kontekście koncepcji trzech światów Maxa Plancka*. w: *Z zagadnień filozofii przyrodzownawstwa i filozofii przyrody*, t. 20, red. A. Lemańska, M. Lubiański, A. Świeżyński, Wyd. UKSW, Warszawa 2011, s. 402-433.

o „matematyzowalności” przyrody, a nie jej „matematyczności”, którą można analizować za pomocą rozmaitych teorii matematycznych.

Jak zauważył M. Hohol⁹, wielu badaczy prowadzących rozważania na temat zastosowań matematyki w nauce często odwołuje się do słów E. Wignera (1902-1995): „*Cud odpowiedniości języka matematyki do wyrażania praw fizyki jest niezwykle darem, którego nie rozumiemy i na który nie zasługujemy*”¹⁰. Zdaniem A. Lemańskiej, w słowach tych wyraża się „*niepojęta skuteczność matematyki*”¹¹. M. Heller i J. Życiński są przekonani, iż jest tak dlatego, że u podstaw organizacji przyrody leżą struktury matematyczne, bytowo pierwotne w stosunku do całej materialnej rzeczywistości¹². M. Heller obrazuje to tak:

Jeżeli na przykład dwie cząstki elementarne zderzają się i produkują kaskadę innych cząstek, to dzieje się tak nie dlatego, że cząstki te są wyposażone w jakąś tajemniczą moc i tylko tak się akurat szczęśliwie złożyło, że jakiś matematyczny model trafnie to zjawisko opisuje, lecz dlatego, że cząstki są realizacją pewnej matematycznej struktury i wykonują dokładnie to, co w tej strukturze jest zakodowane. Gdyby nie było matematycznej struktury, nie byłoby cząstek¹³.

Temat niniejszego artykułu nie został wybrany przypadkowo. Jego podstawowym celem jest omówienie i analiza postulatów mechaniki kwantowej w ujęciu M. Hellera, jednego z najwybitniejszych obecnych

- 9 M. L. Hohol, *Matematyczność ucieleśniona*, W: *Oblicza racjonalności. Wokół myśli Michała Hellera*, red. B. Brożek, J. Mączka, W.P. Grygiel, M.L. Hohol, Copernicus Center Press, Kraków 2011, s. 143.
- 10 E.P. Wigner, *Niepojęta skuteczność matematyki w naukach przyrodniczych*. W: *Współczesna filozofia matematyki*, red. R. Murawski, PWN, Warszawa 2002, s. 309.
- 11 A. Lemańska, *Matematyczność czy matematyzowalność przyrody*. W: *Studia Philosophiae Christianae* UKSW, nr 49(2013) 3, s. 6.
- 12 Tamże, s. 10.
- 13 M. Heller, *Fizyka i meta-fizyka*. W: *Ponad demokracją*, red. W. Kowalski, S. Wszolek, Biblos, Tarnów 2008, s. 100.

przedstawicieli polskiej filozofii przyrody. Pragnieniem autora jest przybliżenie dorobku naukowego i filozoficznego M. Hellera.

Poglądy Hellera na jedność nauki, filozofii i teologii

Badacze życia i twórczości M. Hellera uważają, że zainteresowanie naukami przyrodniczymi odziedziczył on po ojcu. W szczególności S. Wszolek (2001), pisząc o pamiętkach rodowych Hellerów, zwraca uwagę na rosyjski podręcznik do geometrii z odręcznymi notatkami Kazimierza Hellera.

Z tomizmem, stanowiącym pierwszą spójną syntezą filozoficzną, zetknął się Heller w tarnowskim Instytucie Teologicznym. Jak wspomina, do tego stopnia zafascynowała go proponowana przez Akwinatę całościowa wizja rzeczywistości, że seminarium opuszczał jako zdecydowany tomista¹⁴. Fascynacja ta nie trwała długo. Heller zauważył bowiem, że nie można mówić o filozofii przyrody w oderwaniu od nauk przyrodniczych i filozoficznej refleksji nad ich metodą. Dostrzegł, że stara przednaukowa filozofia, jak również nowa filozofia przyrody obejmują zagadnienia, które są nierozdzielnie związane z metodą badawczą. O ile fundament paradygmatu arystotelesowsko-scholastycznego były poziomy abstrakcji i tzw. metabazy oraz dążenie do interpretowania danych empirycznych w kategoriach systemu, to w nowym ujęciu filozofii przyrody podstawowe znaczenie ma umiejętność stawiania właściwych pytań i dobierania odpowiednich metod rozwiązywania problemów naukowych. O wyjątkowej skuteczności tej nowej metody zdecydowało przede wszystkim doświadczenie (empiria) oraz matematyzacja opisu i idealizacja rzeczywistości, polegająca na pozostawianiu

bądź odrzucaniu tych elementów doświadczenia, które nie pozwalały wyróżnić właściwych prawidłowości¹⁵.

Charakteryzując sylwetkę M. Hellera jako filozofa nie można pominąć jego opinii na temat matematyki. Odpierając zarzut J. Maritaina¹⁶, który głosił, że nauki przyrodnicze, łącząc „ilość z przyrodą”, nie mogą odkryć bytów inteligibilnych. Heller twierdzi:

Żaden poważny współczesny matematyk nie zgodzi się z twierdzeniem, że matematyka jest nauką o ilości. [Raczej] jest nauką o wynikaniu [...], coraz częściej ujmuje się ją jako naukę o strukturze, o tym, jak określone elementy jakichś struktur wynikają z innych lub jak same to struktury są ze sobą powiązane rozmaitymi stosunkami wynikania. Jeśli tak spojrzeć na matematykę i zastosować ją do badania świata, to [...] naprawdę będzie ona wydobywaniem [...] ukrytych struktur rzeczywistości, wnikaniem w głęboką strukturę świata, której na ogół «gołym okiem» nie widać. [...] To, co rzeczywistości ujmuje fizyka, jest czymś znacznie szerszym niż to, co tradycyjnie rozumie się przez ilość¹⁷.

Czym wobec tego zajmuje się fizyka matematyczna? Wedle S. Wszółka – zajmuje się ona odsłanianiem istoty, przyczyny rzeczy. Heller stwierdza:

Pojęcie «istoty rzeczy» nie zostało zatem wyeliminowane z myśli filozoficznej przez rozwój zmatematyzowanych nauk przyrodniczych, jak to głosili pozytywiści i neotomiści. Zostało tylko przekształcone. Istoty rzeczy nie są hipostazami, ukrytymi jakościami tkwiącymi pod powierzchnią tego wszystkiego, co do czego da się sięgnąć poznaniem zmysłowym. Przyrodę modeluje się przy pomocy struktur formalnych, a do istoty struktur formalnych [...] należy to, że składają się one z całej hierarchii związków istotnych i nieistotnych. [...] Do istotnego poznania przyrody dochodzi się nie wmyśliwaniem w naturę bytu, lecz matematycznym modelowaniem tego, co da się mierzyć¹⁸.

15 S. Wszolek, dz. cyt., s. XIV.

16 J. Maritain (1882-1973) – francuski filozof, teolog i myśliciel polityczny. Twórca koncepcji personalizmu chrześcijańskiego.

17 M. Heller, *Filozofia...*, dz. cyt., s. 226-227.

18 M. Heller, *Szczęście w przestrzeniach Banacha*, Kraków 1995, s. 42.

Wnikanie w naturę bytu może być owocne dopiero wtedy, gdy badacz dostrzega i poprawnie rozumie wzajemne związki zachodzące między matematyką filozofią i religią. Heller zwraca uwagę na autonomię metody naukowej, ale również wskazuje jej ograniczenia, które nie są, bo nie mogą być ustalone raz na zawsze: Podkreśla, że immanentną istotną cechą metody naukowej jest ekspansjonizm: to, co dziś pozostaje poza zasięgiem nauki, wkrótce może okazać się podatne na badanie naukowe. Heller ujmuje to tak:

Metoda naukowa zdobywa nowe tereny nie brutalnym naciskiem, wspomaganym rozwojem stosowanych technik, lecz swoją wewnętrzną plastycznością: sama przeobraża się, dostosowuje swoje możliwości do wymagań, jakie stawiają przed nią nowe tereny. [...] Zmiany, jakie dokonały się w fizyce w pierwszych dekadach naszego stulecia, to przede wszystkim zmiany w jej metodzie¹⁹.

Według Hellera, nowa nauka domaga się nie tylko nowej filozofii, ale także nowej teologii, bo istnieją zagadnienia, których rozwiązanie przekracza możliwości samej nauki. Na przykład, sama nauka w oderwaniu od filozofii i teologii nie jest w stanie odpowiedzieć na pytania o początek i sens istnienia Wszechświata. Fizyka po prostu zakłada istnienie świata materialnego, lecz nic nie mówi o jego pochodzeniu²⁰.

Słabość nauki pozbawionej kontekstu filozoficzno-teologicznego jest widoczna w wielu dziedzinach wiedzy. Szczególnie wyraźnie widać to na gruncie nauk przyrodniczych. Wielu badaczy, świadomie lub nieświadomie ignorując zasadę systemowości świata oraz zasadę systemowości wiedzy, podejmuje próby rozwiązania kwestii istoty i sensu ludzkiego życia oraz innych egzystencjalnych problemów człowieka w oparciu

19 M. Heller, *Filozofia...*, dz. cyt., s. 215n.

20 Zob. M. Heller, *Uchwycić przemijanie*, Kraków 1997.

14 M. Heller, *Filozofia jest przygodą człowieka będącego w drodze*, [w:] *Rozmowy o filozofii*, red. A. Zieliński, M. Bagiński, J. Wojtyśiak, Lublin 1996, s. 215.

o z gruntu fałszywe ujęcia metodologiczne, prowadzące do wyjaśnień pseudonaukowych²¹.

Michał Heller wskazuje już we wprowadzeniu do swej książki, że *mechanika kwantowa we współczesnej fizyce zajmuje wyróżnioną pozycję*. Wymienia kilka, dołącznie 6 powodów takiego stanowiska:

- 1) nie tylko fizyka makroskopowa, ale także fizyka Kosmosu wywodzi się ze świata kwantów;
- 2) obok teorii względności, stanowiła trzon wielkiej rewolucji XX wieku;
- 3) ma swoją kontynuację we współczesnych teoriach;
- 4) ważnym zagadnieniem współczesnej fizyki teoretycznej jest problem połączenia metod ogólnej teorii względności z metodami mechaniki kwantowej, którego wynikiem powinna być kwantowa teoria grawitacji;
- 5) należy do najpiękniejszych teorii współczesnej fizyki;
- 6) można śmiało zaryzykować twierdzenie, że kwantowo-relatywistyczna rewolucja nie została jeszcze zakończona, a jej skutki nie zostały jeszcze ani w pełni zrozumiane, ani należycie docenione.

Heller podkreśla, że często mówi się, że matematyka jest językiem fizyki, że struktury matematyczne dobrze opisują świat. Jego zdaniem to powiedzenie jest bardzo mylące. Dla badacza jest czymś więcej – „tworzywem”, z którego buduje się modele fizycznej rzeczywistości. Modele te od początku są matematyczne. Matematyczna struktura mechaniki kwantowej ujawnia własności świata niedostępnego naszemu poznaniu zmysłowemu, a reszta może być teoretyczną rekonstrukcją.

21 Szerzej zob. R. Pokrywiński, *Teologicznofundamentalne modele relacji teologii i nauk ścisłych*, w: *Studia Teologiczno-Historyczne Śląska Opolskiego* 36 (2016), nr 2, s. 31-61.

Matematyczne podstawy mechaniki kwantowej

Podstawowe fakty z historii mechaniki kwantowej

W XX. wieku wielu uważało, że fizyka jest już zamkniętą dyscypliną naukową, w której nie ma już nic do zrobienia. Badanie zjawiska promieniowania ciała doskonale czarnego obaliło ten pogląd. Uczni, którzy zajęli się tym zjawiskiem dokonywali coraz głębszych i nietrywialnych odkryć²². Pionierskie wyniki teoretyczne otrzymał przede wszystkim Max Planck²³. Aby uzyskać doświadczalne potwierdzenie ich prawdziwości trzeba było jednak przyjąć, że emisja promieniowania elektromagnetycznego jest zjawiskiem kwantowym²⁴.

W 1905 r. Albert Einstein wyjaśnił to zjawisko, przyjąwszy, że wiązka światła monochromatycznego przenosi energię w sposób nieciągły (dualna natura promieniowania elektromagnetycznego: tj. czasem zachowuje się jak fala, a czasami jak strumień korpuskularnych kwantów), przy czym energia najmniejszej porcji tej energii, nazwanej kwantem, a potem fotonem, ma energię równą iloczynowi stałej Plancka i częstotliwości fali świetlnej²⁵. Kilka lat później Niels Bohr analizował zjawisko kwantyzacji poziomów energetycznych elektronów atomu wodoru i stwierdził, że w ramach fizyki klasycznej nie można zbudować stabilnego modelu atomu. W 1922 r. Artur Compton²⁶ wykazał korpuskularność fotonów i stwierdził, że światło zachowuje się jak zbiorowość cząsteczek o określonej energii i pędzie.

22 O nieadekwatności fizyki klasycznej zob. L. F. Schiff, „Mechanika kwantowa”, Warszawa 1987, s. 16.

23 Max Planck (1858-1947) – niemiecki fizyk, prowadził badania promieniowanie cieplnego, energii, termodynamiki, teorii względności, teorii kwantów. Za te ostatnie uhonorowany w 1918 r. Nagrodą Nobla.

24 M. Heller, *Filozofia...*, dz. cyt., s. 215 n.

25 tamże. Także: zob. L.F. Schiff, dz. cyt., s. 16.

26 Artur Compton (1892-1962) – amerykański fizyk, Nagroda Nobla w 1927 r. za wykazanie dyskretnego charakteru promieniowanie elektromagnetycznego (efekt Comptona).

Wykorzystał to Louis de Broglie²⁷, który rozszerzył teorię Bohra i stworzył teorię fal energii. W jego ujęciu odpowiednikiem stabilnych stanów elektronów w modelu Bohra stały się elektronowe fale stojące. W 1925 r. Heisenberg sformułował podstawy swojej mechaniki macierzowej. W następnym roku Schrödinger²⁸ przedstawił koncepcję mechaniki falowej. Niedługo potem udowodniono równoważność obu teorii. W 1927 r. Heisenberg²⁹ sformułował zasadę nieoznaczoności, a Dirac³⁰ przedstawił teorię unifikującą szczególną teorię względności z mechaniką kwantową. Wykorzystał w niej koncepcję stanów kwantowych. W 1932 r. von Neumann opublikował w pełni matematyczne ujęcie mechaniki kwantowej, w którym jako naturalną scenę świata kwantów przyjął przestrzeń Hilberta. Od tej chwili zaczął się niezwykle dynamiczny rozwój mechaniki kwantowej, trwający po dziś dzień.

Mechanika kwantowa powstała w ciągu pierwszych trzech dekad XX wieku. W tym samym czasie (w latach trzydziestych XX wieku) sformułowano dwie różne teorie prawdopodobieństwa – klasyczną (Andriej Kołmogorow) i kwantową (John von Neumann).³¹

Od przestrzeni topologicznej i liniowej do przestrzeni Hilberta

Na samym początku należy zaznaczyć, że przystępując do formułowania postulatów w książce „Mechanika kwantowa dla filozofów”, Heller nie przedstawia niczego nowego, niczego oryginalnego. Stara się wyjaśnić – filozofom – domniemanym odbiorcom – standar-

27 Louis de Broglie (1892-19870 – francuski fizyk, za odkrycie falo-wej natury elektronów otrzymał w 1929 r. Nagrodę Nobla.

28 Erwin Schrödinger (1887-1961) – niemiecki fizyk, Nagroda Nobla w 1933 r. za prace nad matematyzacją mechaniki kwantowej.

29 Werner Karl Heisenberg (1901-1976) – niemiecki fizyk, laureat Nagrody Nobla w 1932 r. za wkład w stworzenie mechaniki kwantowej.

30 Paul Dirac (1902-1984) – francuski fizyk, Nagroda Nobla w 1933 r. za wkład w stworzenie mechaniki kwantowej.

31 Andrzej Łukasik, *Mechanika kwantowa dla kognitywistów*, s. 63.

dowe postulaty mechaniki kwantowej jedynie w innym ujęciu. Można śmiało rzec, że bliskim aksjomatycznym ujęciu von Neumanna.³²

W celu lepszego zrozumienia postulatów mechaniki kwantowej, Heller rozpoczyna analizę od pojęcia *stanu*. Zwraca uwagę na powszechność posługiwania się tym pojęciem w języku potocznym (stan skupienia, stan zdenerwowania, stan depresji itp.) dla wyrażenia rozmaitych sytuacji, w których może znaleźć się człowiek.³³ Stwierdza, że przyjęcie założenia o istnieniu obiektów, które w różnych momentach czasu mogą znajdować się w różnych stanach, jest całkiem naturalne. Za naturalne więc uznaje pojęcie stanu, którym posługuje się mechanika klasyczna. Najbardziej elementarnym obiektem rozpatrywanym na gruncie mechaniki klasycznej jest punkt materialny, tzn. bezwymiarowy twór fizyczny obdarzony masą, którego położenie w każdej chwili określa się tak samo, jak położenie punktu geometrycznego. Zakłada się, że stan punktu materialnego w chwili t jest znany, jeśli znane jest jego położenie i prędkość chwilowa. Zbiór wszystkich stanów punktu materialnego nazywa się jego przestrzenią fazową.

Heller zwraca uwagę, że w mechanice kwantowej jest inaczej. Odpowiednikiem przestrzeni fazowej jest przestrzeń Hilberta (pełnią podobną funkcję). Aby to objaśnić, najpierw przytacza rozmaite podręcznikowe definicje stanu kwantowego, a następnie określa stan obiektu kwantowego jako maksymalną informację, którą fizyka pozwala uzyskać o tym obiekcie w danej chwili. Wyjaśnia jednak, że identyfikacja stanu obiektu kwantowego w danej chwili sprowadza się do wskazania odpowiadającego temu stanowi kierunku w przestrzeni Hilberta. W odróżnieniu od stanów makroskopowych, które poddają się obserwacji i pomiarowi, stany kwan-

32 Szerzej: zob.: Z. Szpikowski, *Podstawy mechaniki kwantowej*, Lublin 2011.

33 M. Heller, *Elementy mechaniki kwantowej dla filozofów*, Kraków 2014, s. 23.

towe ani nie są wielkościami obserwowalnymi, ani mierzalnymi. Można je poznać jedynie przez badanie odpowiednich struktur matematycznych w przestrzeni Hilberta.³⁴

Matematyczną scenerię dla mechaniki kwantowej stanowią przestrzenie Hilberta. Do określenia pojęcia przestrzeni Hilberta potrzebne są dwie struktury matematyczne: przestrzeń topologiczna oraz przestrzeń wektorowa. Pierwsza z nich pozwala wprowadzić pojęcie ciągłości, druga – pojęcie liniowości.

Tradycyjnie Heller w swojej książce definiuje najpierw pojęcie przestrzeni wektorowej, następnie przestrzeni wektorowej unormowanej, potem ciągu Cauchy'ego elementów przestrzeni wektorowej unormowanej i wreszcie – kolejno – pojęcie unormowanej przestrzeni wektorowej zupełnej, czyli przestrzeni Banacha, przestrzeni unitarnej oraz przestrzeni Hilberta.

Przestrzeń topologiczna

Przestrzenią topologiczną nazywa się uporządkowaną parę (X, L) składającą się ze zbioru X oraz zbioru L podzbiorów zbioru X , nazywanych zbiorami otwartymi i taką, że są spełnione następujące aksjomaty:

1. Dowolna suma mnogościowa zbiorów otwartych jest zbiorem otwartym, lub – co na jedno wychodzi – $\bigcup_{i \in I} X_i \in L$, gdzie I – zbiór indeksów.
2. Przecięcie każdych dwóch zbiorów otwartych jest zbiorem otwartym, a więc jeżeli $X_1, X_2 \in L$, to również $X_1 \cap X_2 \in L$.
3. Zbiór pusty \emptyset i cały zbiór X należą do L , a więc są zbiorami otwartymi.

Rodzinę L podzbiorów zbioru X nazywa się topologią przestrzeni topologicznej (X, L) .

Z pojęciem przestrzeni topologicznej wiąże się matematyczne pojęcie ciągłości. Heller zwraca uwagę na

34 Tamże.

odmienność znaczenia tego pojęcia od znaczenia jakie nadaje mu się w języku potocznym. Pisze obrazowo: „W matematyce ciągle nie jest to co nie ma dziur i luk, lecz to, co jest jako ciągle zdefiniowane w danej topologii za pomocą rodziny zbiorów otwartych” (Heller 1996, s. 20). Żeby zdefiniować pojęcie ciągłości wprowadza się najpierw pomocnicze pojęcie bliskości elementów zbioru X . Mówimy, że dwa elementy zbioru X są sobie bliskie, jeżeli należą do jednego i tego samego zbioru otwartego.

Rozpatrzmy dwie przestrzenie topologiczne (X, L) i (Y, M) oraz odwzorowanie f pierwszej z nich w drugą:

$$f : (X, L) \rightarrow (Y, M) \quad (4.1)$$

Odwzorowanie to nazywa się ciągłym, jeśli odwzorowanie odwrotne

$$f^{-1} : (Y, M) \rightarrow (X, L) \quad (4.2)$$

przyporządkowuje każdemu zbiorowi otwartemu V należącemu do topologii przestrzeni topologicznej (Y, M) , zbiór otwarty W należący do topologii przestrzeni topologicznej (X, L) . Innymi słowy, odwzorowanie f jest ciągłe, jeżeli przeciwobraz zbioru otwartego jest też otwarty.

Przestrzeń wektorowa

Niech K będzie ciałem liczbowym, np. zbiorem liczb rzeczywistych lub zespolonych. Niepusty zbiór V dowolnych elementów, nazywanych umownie wektorami, nazywa się przestrzenią wektorową lub przestrzenią liniową nad ciałem K , jeżeli jest wyposażony w tak zdefiniowane operacje dodawania wektorów i mnożenia wektorów przez skalar, że dla każdych dwóch elementów $x, y \in X$ również $x + y \in X$ oraz dla każdego elementu $x \in X$ i skalara $\alpha \in K$, gdzie K – zbiór, również

$\alpha x \in X$. Zakłada się przy tym, że działania dodawania i mnożenia przez skalar spełniają następujące warunki:

1. Dodawanie jest przemienne: $x + y = y + x$.
2. Dodawanie jest łączne: $(x + y) + z = x + (y + z)$.
3. Istnieje w X wektor zerowy θ , tj. taki, że $x + \theta = x$ dla każdego $x \in X$.
4. Mnożenie skalara przez sumę wektorów jest rozłączne względem dodawania: $\alpha(x + y) = \alpha x + \alpha y$.
5. Mnożenie sumy skalarów przez wektor rozłączne względem dodawania wektorów: $(\alpha + \beta)x = \alpha x + \beta x$.
6. Mnożenie jest łączne: $(\alpha\beta)x = \alpha(\beta x)$.
7. Istnieje w X wektor jednostkowy 1 , tj. taki, że $1x = x$ dla każdego $x \in X$.

Przykładem przestrzeni wektorowej jest zbiór liczb rzeczywistych, n -wymiarowa przestrzeń rzeczywista, n -wymiarowa przestrzeń zespolona, zbiór wszystkich nieskończonych ciągów liczb rzeczywistych, zbiór wszystkich funkcji ciągłych o wartościach rzeczywistych określonych na obustronnie domkniętym przedziale osi rzeczywistej itd.

Warunki 1-7 mają rangę aksjomatów przestrzeni wektorowej. Charakteryzują one jedynie algebraiczne własności elementów tej przestrzeni.

Przestrzeń wektorowa unormowana

Oprócz własności algebraicznych elementy przestrzeni wektorowej mają również pewne własności topologiczne. Aby zrozumieć ich istotę, trzeba przede wszystkim wiedzieć, co znaczy w matematyce słowo *topologia*. Topologia jest działem matematyki, zajmującym się badaniem tych własności obiektów geometrycznych, które nie zmieniają się przy różnowartościowych i obustronnie ciągłych przekształceniach tych obiektów. Własności te nazywa się niezmiennikami topologicznymi. Do ich badania topolodzy stworzyli odpowiedni aparat pojęciowy, w którym podstawowymi są pojęcia otwartości, domknięcia, zbieżności i zupełności. De-

finiuje się je posilując się pojęciem normy, która jest uogólnieniem pojęcia odległości.

Jeżeli na przestrzeni wektorowej V jest określona funkcja, która każdemu elementowi $x, y \in V$ przyporządkowuje liczbę rzeczywistą $|x|$ nazywaną normą elementu x , taką, że:

1. Dla każdego $x \in V$ zachodzi $|x| \geq 0$, przy czym $|x| = 0$ wtedy i tylko wtedy, gdy $x = \vec{0}$.
2. Dla wszystkich $x, y \in V$ - warunek trójkąta.
3. Dla każdego skalara $\alpha \in K$ i każdego $x \in V$ zachodzi $|\alpha x| = |\alpha| \cdot |x|$,

to przestrzeń ta nazywa się przestrzenią wektorową unormowaną (jednorodność).

Jeżeli V jest przestrzenią wektorową unormowaną, to wyrażenie

$$d(x_n, x_m) = |x_n - x_m|, \quad x_n, x_m \in V, \quad (4.3)$$

wyznacza metrykę d w tej przestrzeni. Każdą przestrzeń unormowaną można traktować jako przestrzeń metryczną z powyższą metryką. Trzeba jednak pamiętać, że nie każda przestrzeń wektorowa metryczna jest przestrzenią wektorową.

Ciąg Cauchy'ego

Ciąg $\{x_n\}$ elementów przestrzeni wektorowej unormowanej nazywa się ciągiem Cauchy'ego, jeżeli

$$\lim_{\substack{n \rightarrow \infty \\ m \rightarrow \infty}} |x_n - x_m| = 0, \quad (4.4)$$

tzn. jeżeli jest zbieżny do innego elementu tej przestrzeni.

Unormowana przestrzeń wektorowa zupełna – przestrzeń Banacha

W dowolnej unormowanej przestrzeni wektorowej unormowanej każdy ciąg zbieżny jest ciągiem

Cauchy'ego, ale nie każdy ciąg Cauchy'ego jest zbieżny. Unormowaną przestrzeń wektorową, w której każdy ciąg Cauchy'ego jest zbieżny, tzn. ma granicę należącą do tej przestrzeni, nazywa się unormowaną przestrzenią wektorową zupełną, czyli przestrzenią Banacha.

Ponieważ norma w naturalny sposób wyznacza topologię przestrzeni, więc każda przestrzeń unormowana jest równocześnie wektorową przestrzenią topologiczną.

Przestrzeń unitarna – iloczyn skalarny

Przestrzenią unitarną nazywa się przestrzeń wektorową V , z działaniem nazywanym iloczynem skalarnym, określonym na $V \times V$.

Iloczynem skalarnym wektorów $x, y \in V$ nazywa się liczbę $(x|y)$ spełniającą następujące aksjomaty:

- $(x|y) = \overline{(y|x)}$ – symetria
- $(x + y|z) = (x|z) + (y|z)$ – addytywność
- $(\alpha x|y) = \alpha(x|y)$ – jednorodność
- $(x|x) \geq 0$, przy czym $(x|x) = 0$ wtedy i tylko wtedy, gdy $x = \vec{0}$.

Symbol $\overline{(y|x)}$ oznacza liczbę sprzężoną do danej $(x|y)$. Dla przestrzeni rzeczywistej hermitowskość przechodzi w zwykłą symetrię iloczynu skalarnego, co tłumaczy się faktem, iż sprzężenie zespolone liczby rzeczywistej jest równe jej samej. Wówczas też iloczyn skalarny okazuje się dwuliniowy. Można więc przyjąć wspólną definicję (dla przestrzeni zespolonych), jednak w przypadku przestrzeni rzeczywistych wygodniej mówić jest często o dodatnio określonych funkcjonalach dwuliniowych.

Przestrzeń Hilberta

Przestrzeń Banacha z iloczynem skalarnym nazywa się przestrzenią Hilberta. Jeżeli liczby wchodzące

w skład konstrukcji tej przestrzeni są liczbami rzeczywistymi, to mówimy o rzeczywistej przestrzeni Hilberta. W przypadku, gdy są liczbami zespolonymi mamy do czynienia z zespoloną przestrzenią Hilberta. Zespolona przestrzeń Hilberta jest w mechanice kwantowej matematycznym modelem przestrzeni fazowej.

Postulaty mechaniki kwantowej

Obiekt kwantowy – stan kwantowy – notacja Diraca

Układem kwantowym nazywa się układ fizyczny, którego właściwości nie da się opisać bez odwoływania się do mechaniki kwantowej. Podstawową charakterystyką każdego układu kwantowego jest jego stan kwantowy. Stan kwantowy jest wektorem w przestrzeni Hilberta. Wygodną formą reprezentacji stanu kwantowego układu jest tzw. notacja Diraca, nazywana też nawiasami Diraca lub notacją bra-ket. W notacji tej stan kwantowy oznacza się symbolem ket, który ma taką postać graficzną $|\rangle$. Stan sprzężony z danym stanem oznacza się symbolem bra, który graficznie wygląda następująco $\langle |$. Nazwa „bra” to pierwsza, a nazwa „ket” to druga sylaba słowa „bracket”, które w języku angielskim oznacza „nawias”.

Przyczynowość w mechanice klasycznej i kwantowej

Chociaż przedmiotem zainteresowania mechaniki kwantowej są mikrocząsteczki, to jednak jej znaczenie dla nauki i techniki wychodzi znacznie poza ramy mikroświata. Przede wszystkim trzeba pamiętać o tym, że z chwilą pojawienia się mechaniki kwantowej radykalnie zmienił się wcześniejszy fizyczny obraz rzeczywistości. Mechanika ta odrzucała determinizm laplasowski jako jedyną zasadę objaśniania przyczynowości i uznawała obiektywny charakter przypadkowości. Podważała przekonanie o możliwości nieskończonej detalizacji

struktury obiektów fizycznych w czasie, o możliwości dokonania rozróżniania między każdą parą obiektów, bez względu na stopień ich wzajemnego podobieństwa, o możliwości uznania za pomijalnie mały wpływ urządzeń pomiarowych na wyniki pomiarów wielkości fizycznych itd. Wprowadzenie mechaniki kwantowej burzyło utrwaloną dzięki klasycznej mechanice wizję natury. Z drugiej strony miało wiele niezwykle pozytywnych konsekwencji. Po pierwsze, mechanika kwantowa dowodziła, że fundamentalne prawa natury nie mają charakteru dynamicznego, lecz statystyczny. Jest tak dlatego, ponieważ wynik pojedynczego pomiaru w mechanice kwantowej nie jest zdeterminowany wcześniejszym stanem układu – i że występuje niedający się zredukować aspekt probabilistyczny, natomiast możliwe jest dokonywanie przewidywań o charakterze statystycznym.

Po drugie, stwierdzono, że w wielu sytuacjach prawdopodobieństwo występujące w naturze nie jest prawdopodobieństwem, którym posługuje się klasyczny rachunek prawdopodobieństwa. Podstawowe aksjomaty rachunku prawdopodobieństwa, np. w wersji Kołmogorowa, nie są złamane w mechanice kwantowej. Zaznaczyć należy, że występuje normalizacja do jedności, tj. zachowana jest podstawowa idea klasycznego rachunku prawdopodobieństwa. Uważa się, że podstawową cechą odróżniającą mechanikę klasyczną od mechaniki kwantowej jest sposób rozumienia pojęcia prawdopodobieństwa, o którym szerzej poniżej. W mechanice kwantowej decydującą rolę gra nie samo prawdopodobieństwo, lecz związana z nim funkcja falowa i jego amplituda. Prowadzi to do zjawiska interferencji prawdopodobieństw, nieznanego w klasycznej probabilistyce.

Prawdopodobieństwa przejścia w mechanice kwantowej i ich amplitudy

Przypuśćmy, że analizujemy zachowanie się mikrocząsteczki w czasie. Niech s_0 oznacza jej stan początko-

wy, s_k – jej stan końcowy. Przejście mikrocząsteczki ze stanu s_0 w stan s_k ma charakter probabilistyczny. Niech $P_{s_0 \rightarrow s_k}$ będzie prawdopodobieństwem tego przejścia. W mechanice kwantowej, oprócz prawdopodobieństwa przejścia, wprowadza się pojęcie amplitudy prawdopodobieństwa przejścia. Pod pojęciem tym rozumie się taką liczbę zespoloną, że kwadrat jej modułu równa się prawdopodobieństwu przejścia, tzn.

$$P_{s_0 \rightarrow s_k} = |\langle s_k | s_0 \rangle|^2 \quad (5.1)$$

Zauważmy, że po prawej stronie tego wzoru kolejność symboli s_0 i s_k jest inna niż po lewej. W mechanice kwantowej obowiązuje bowiem zasada, że w przypadku prawdopodobieństwa przejścia wypisuje się najpierw stan poprzedni, a potem następny, zaś w przypadku operowania amplitudą prawdopodobieństwa kolejność zapisu tych stanów jest odwrócona.

Istnieje pięć podstawowych reguł wykonywania działań na amplitudzie prawdopodobieństwa.

1. Jeżeli istnieje wiele fizycznie nierozróżnialnych sposobów przejścia mikrocząsteczki ze stanu początkowego s_0 w stan końcowy s_k , to amplituda prawdopodobieństwa przejścia jest sumą amplitud odpowiadających tym sposobom, tzn.

$$\langle s_k | s_0 \rangle = \sum_i \langle s_k | s_0 \rangle_i \quad (5.2)$$

2. Jeżeli istnieje wiele możliwych stanów końcowych $s_k^{(1)}, s_k^{(2)}, \dots$, to prawdopodobieństwo przejścia mikrocząsteczki ze stanu s_0 w którykolwiek ze stanów końcowych jest sumą prawdopodobieństw przejścia do każdego z nich, tzn.

$$|\langle s_k | s_0 \rangle|^2 = \sum_i |\langle s_k | s_0 \rangle_i|^2 \quad (4.7)$$

3. Jeżeli wszystkie możliwe przejścia mikrocząsteczki ze stanu początkowego s_0 w stan końcowy s_k odbywają się za pośrednictwem jednego i tego samego stanu pośredniego s_p , to amplituda prawdopodobieństwa przejścia z s_0 w s_k jest równa iloczynowi amplitudy prawdopodobieństwa przejścia z s_0 w s_p przez amplitudę prawdopodobieństwa przejścia z s_p w s_k , tzn.

$$\langle s_k | s_0 \rangle = \langle s_k | s_p \rangle \langle s_p | s_0 \rangle \quad (5.3)$$

4. Jeżeli rozpatrujemy dwie niezależne od siebie mikrocząsteczki, z których jedna dokonała przejścia ze stanu $s_0^{(1)}$ w stan $s_k^{(1)}$, a druga – w tym samym czasie – przejścia ze stanu $s_0^{(2)}$ w stan $s_k^{(2)}$, to amplituda prawdopodobieństwa przejścia układu złożonego z obu tych mikrocząsteczek jest równa iloczynowi amplitud prawdopodobieństw indywidualnego przejścia każdej z nich, tzn.

$$\langle s_k^{(1)} s_k^{(2)} | s_0^{(1)} s_0^{(2)} \rangle = \langle s_k^{(1)} | s_0^{(1)} \rangle \langle s_k^{(2)} | s_0^{(2)} \rangle \quad (5.4)$$

5. Jeżeli każda z dwóch mikrocząsteczek realizuje pewną liczbę fizycznie nierozróżnialnych alternatyw przechodząc przez wszystkie wspólne dla obu stany pośrednie $s_p^{(1)}, s_p^{(2)}, \dots$, to

$$\langle s_k^{(1)} s_k^{(2)} | s_0^{(1)} s_0^{(2)} \rangle = \sum_i \langle s_k^{(1)} | s_p^{(i)} \rangle \langle s_p^{(i)} | s_0^{(1)} \rangle \langle s_k^{(2)} | s_p^{(i)} \rangle \langle s_p^{(i)} | s_0^{(2)} \rangle \quad (5.5)$$

Formuła ta jest oczywiście uogólnieniem wzoru (5.4).

Klasyczna probabilistyka a mechanika kwantowa

W klasycznej teorii prawdopodobieństwa, z której korzystało się w fizyce newtonowskiej, na przykład w fizyce statystycznej, zakładało się całkowitą rozróżnialność zdarzeń. Faktycznie więc zakres możliwych za-

stosowań klasycznego rachunku prawdopodobieństwa ograniczał się do tych przypadków, w których można było zaakceptować tezę, że ma się do czynienia ze zdarzeniami rozróżnialnymi. Jeśli jednak dokładnie przyjrzeć się rzeczywistości, to trzeba stwierdzić, że możliwe są trzy rodzaje sytuacji:

Obiekty mogą być całkowicie nierozróżnialne, tzn. mają takie same stany początkowe. W tym przypadku

$$\langle s_0^{(1)} | s_0^{(2)} \rangle = 1. \quad (5.5)$$

Obiekty mogą być częściowo rozróżnialne, tzn. amplituda prawdopodobieństwa przejścia spełnia nierówność

$$0 < \langle s_0^{(1)} | s_0^{(2)} \rangle < 1. \quad (5.6)$$

Obiekty są całkowicie rozróżnialne. W tym przypadku amplituda prawdopodobieństwa przejścia spełnia warunek

$$\langle s_0^{(1)} | s_0^{(2)} \rangle = 0. \quad (5.7)$$

Twierdzenie klasycznego rachunku prawdopodobieństwa o dodawaniu prawdopodobieństw stosowałyby się w mechanice kwantowej jedynie wtedy, gdyby rozpatrywane obiekty były między sobą w pełni rozróżnialne. W przypadkach pełnej lub częściowej nierozróżnialności obiektów z twierdzenia tego nie wolno korzystać.

Postulaty mechaniki kwantowej

Hilbertowska reprezentacja przestrzeni stanów w mechanice kwantowej.

Jak już powiedzieliśmy, przestrzeń fazową mechaniki kwantowej jest zespolona przestrzeń Hilberta.

Po przeanalizowaniu matematycznych własności tej przestrzeni, jeśli jest to przestrzeń liniowa, elementy tej przestrzeni, nazywane umownie wektorami³⁵, a będące w istocie wektorami stanu, można mnożyć przez liczby zespolone (oczywiście tylko wtedy, jeżeli ową przestrzeń liniową zdefiniuje się na ciele liczb zespolonych). Po wykonaniu tej operacji otrzymuje się wprawdzie wektory o różnej długości, ale w przypadku zespolonej przestrzeni liniowej trzeba by już raczej mówić o liniowej niezależności, jako pierwszy dezyderat mechaniki kwantowej Heller przypomniał więc:

Postulat 1. Stan układu kwantowego w każdej konkretnej chwili jest reprezentowany przez kierunek w przestrzeni Hilberta.

Liczba liniowo niezależnych „kierunków” w przestrzeni Hilberta zależy od jej wymiarów. W mechanice kwantowej wchodzą w grę zarówno przestrzenie skończenie wymiarowe, jak i nieskończenie wymiarowe.

Na przykład, istnieją dwa i tylko dwa stany spinowe elektronu, a każdemu z nich odpowiada jeden i tylko jeden stan w przestrzeni Hilberta. Inaczej mówiąc, w każdej chwili „oś obrotu” elektronu może być skierowana jedynie w górę lub w dół. W tym przypadku mamy więc do czynienia z dwuwymiarową przestrzenią Hilberta.

Z zupełnie inną sytuacją spotykamy się, gdy rozpatrujemy jedną cząstkę elementarną i interesuje nas położenie tej cząstki w przestrzeni. W tym przypadku przestrzeń stanów ma nieskończenie wiele wymiarów, a każdemu możliwemu położeniu cząsteczki odpowiada w tej przestrzeni jeden konkretny kierunek.

Operatory hermitowskie jako obserwable

W przeciwieństwie do stanów obiektów makroskopowych, stanów obiektów kwantowych nie można bezpośrednio obserwować. Z tego powodu trzeba ogra-

³⁵ Należy jednak pamiętać, że wektory nie każdej przestrzeni liniowej można mnożyć przez liczby zespolone.

niczyć się do obserwowania niektórych skutków, jaki wywołują pewne procesy fizyczne w działaniu na te stany. Heller przypomina Hermita, by rolę obserwabi, czyli wielkości bezpośrednio obserwowalnych w fizyce klasycznej, pełniły w mechanice kwantowej operatory liniowe.

Operatorem liniowym L określonym na przestrzeni wektorowej X nazywa się odwzorowanie, które każdemu wektorowi tej przestrzeni przyporządkowuje inny jej wektor, spełniając przy tym następujące aksjomaty:

$$\begin{aligned} L(x_1 + x_2) &= Lx_1 + Lx_2, & x_1, x_2 \in X \\ L(\alpha x) &= \alpha Lx, & x \in X, \alpha \in C \end{aligned} \quad (5.8)$$

W notacji przyjętej w mechanice kwantowej aksjomaty te zapisuje się w sposób następujący³⁶:

$$\begin{aligned} L(\psi_1 + \psi_2) &= L\psi_1 + L\psi_2, & |\psi_1\rangle, |\psi_2\rangle \in H, \\ L(\alpha|\psi\rangle) &= \alpha L|\psi\rangle, & |\psi\rangle \in X, \alpha \in C. \end{aligned} \quad (5.9)$$

Jeżeli dla danego operatora liniowego L istnieje taki zbiór wektorów stanu $|\psi\rangle$, że

$$L|\psi\rangle = \alpha|\psi\rangle, \quad \alpha \in C, \quad (5.10)$$

to liczbę α nazywa się wartością własną operatora L , zaś wektor $|\psi\rangle$ – wektorem własnym odpowiadającym tej wartości własnej. Zbiór wartości własnych operatora nazywa się widmem operatora. Widmo operatora może być ciągłe lub dyskretne. Jeżeli wszystkie wartości własne operatora liniowego działającego na zespolonej przestrzeni Hilberta są liczbami rzeczywistymi, to nazywa się on operatorem Hermita. Heller wykorzystał pojęcie operatora Hermita do sformułowania drugiego postulatu mechaniki kwantowej:

³⁶ Szerzej: tamże, s. 43-44.

Postulat 2. W mechanice kwantowej matematycznym reprezentantem każdej obserwabi jest liniowy operator Hermita działający na przestrzeni Hilberta. Wartości własne tego operatora wyrażają możliwe wyniki pomiaru tej obserwabi.

Prawidłowości probabilistyczne w mechanice kwantowej

W celu wskazania znaczenia i roli probabilistyki w mechanice kwantowej Heller korzysta z faktu, że każdy wektor w przestrzeni Hilberta daje się wyrazić jako superpozycja stanów własnych dowolnego operatora Hermita, reprezentującego jakąś wielkość mierzalną. Fakt ten jest znany w mechanice kwantowej jako zasada superpozycji.³⁷ Wyraża się taką formułą matematyczną:

$$|\psi\rangle = \sum_i \lambda_i |\psi_i\rangle, \quad (5.11)$$

gdzie λ_i ($i = 1, 2, \dots$) są wartościami własnymi operatora hermitowskiego L . Jeżeli przyjmując, że długości wektorów $|\psi_1\rangle, |\psi_2\rangle, \dots$ są unormowane do jedności, to kolejny postulat mechaniki kwantowej w ujęciu Hellera brzmi tak:

Postulat 3. Prawdopodobieństwo zdarzenia polegającego na tym, że w wyniku pomiaru wielkości mierzalnej reprezentującej obserwablę L otrzyma się k -tą wartość własną operatora hermitowskiego L , wynosi $|\lambda_k|^2$.

Wielkości $\lambda_1, \lambda_2, \dots$ są liczbami zespolonymi i nazywają się amplitudami prawdopodobieństwa. Kwadraty modułów tych liczb, tj. liczby $|\lambda_1|^2, |\lambda_2|^2, \dots$, są liczbami rzeczywistymi i wyrażają prawdopodobieństwa otrzymania odpowiednich wyników pomiarów, czyli odpowiednich wartości własnych operatora Hermita.

Heller zwraca uwagę na to, że nie ma potrzeby traktowania układów kwantowych jako obiektów z gruntu probabilistycznych. Ujęcie probabilistyczne jest ko-

³⁷ Tamże, s. 53.

nieczne dopiero wtedy, gdy badacz staje wobec konieczności przewidywania wyników pomiarów.

Ewolucja stanów kwantowych w czasie

Podobnie jak to ma miejsce w innych teoriach fizycznych, również w mechanice kwantowej spotykamy się z koniecznością przewidywania zmian w zachowaniu się stanów obiektów kwantowych w czasie. Schrödinger sformułował następującą hipotezę dotyczącą tego procesu:

Postulat 4. Matematycznym modelem ewolucji stanu obiektu kwantowego w czasie jest równanie Schrödingera:

$$i\hbar \frac{d}{dt} |\psi(t)\rangle = H(t) |\psi(t)\rangle, \quad (5.12)$$

w którym $\hbar = \frac{h}{2\pi}$, h jest stałą Plancka, zaś $H(t)$ jest hamiltonianem obiektu. Reprezentuje on obserwablę odpowiadającą całkowitej energii obiektu.

Równanie Schrödingera ma charakter deterministyczny. Wynika z niego, że wektory stanu obiektu kwantowego zachowują się deterministycznie. Niedeterminizm pojawia się w mechanice kwantowej dopiero wtedy, gdy dochodzi do pomiaru. W chwili wykonywania pomiaru wielkości L dochodzi do skokowego przejścia stanu obiektu kwantowego od stanu, w którym znajdował się przed pomiarem, do któregoś ze stanów własnych obserwabi L . Zjawisko to nazywa się redukcją lub kolapsem wektora stanu. Redukcja wektora stanu przerywa ciągłość jego ewolucji, wskutek czego dalszy przebieg tej ewolucji można przewidywać jedynie w kategoriach probabilistycznych.

Podsumowanie i wnioski

Istnieją różne podejścia do formułowania podstaw mechaniki kwantowej. Nieustannie są ponawiane pró-

by aksjomatyzacji tej teorii. Jedną z takich prób podjął M. Heller, przedstawiając filozofom standardową aksjomatyzację, podobną do aksjomatyzacji Diraca-von Neumanna z lat 30. XX wieku. Podstawowym celem pracy było naszkicowanie zaproponowanej przez niego koncepcji.

Z uwagi na charakter niniejszej pracy, przedstawienie rozumienia Hellera zostało poprzedzone syntetycznym omówieniem sylwetki osobowej i naukowej Profesora oraz odpowiednim wstępem matematycznym, niezbędnym do zrozumienia istoty sformułowanych przez niego postulatów.

Należy zauważyć, że wielość i bogactwo badanej materii zachęca do dalszego jej zgłębiania i poznawania mechaniki kwantowej. Podsumowując efekty pracy, należy powtórzyć główne opisywane tu zagadnienia mechaniki kwantowej:

- wielkości obserwowalne są reprezentowane przez operatory (hermitowskie), które działają na przestrzeni Hilberta;
- akt pomiaru danej wielkości jest reprezentowany przez działanie danego operatora na odpowiedni wektor stanu;
- wynik pomiaru daje zawsze jedną z wartości własnych danego operatora- liczba rzeczywista lub układ liczb rzeczywistych;
- czas w mechanice kwantowej można uważać za wielkość mikroskopową (równanie Schrödingera) lub wielkość makroskopową (obraz Heisenberga);
- mechanika kwantowa nie jest teorią relatywistyczną, nie dzieje się w niezmiennym czasoprzestrzeni; wprowadza odróżnienie czasu od trójwymiarowej przestrzeni. W takim sensie jest teorią niepełną.

Istnieją relatywistycznie niezmiennicze uogólnienia mechaniki kwantowej. Równanie Diraca, równanie Kleina-Gordona itd. „wczesna kwantowa teoria pola” pochodzą z lat 20. i 30. XX wieku. Wskazać również na-

leży, że elektrodynamika kwantowa jest przecież w pełni relatywistyczna.

Istnieją pewne problemy z powiązaniem ze sobą mechaniki kwantowej z Ogólną Teorią Względności, jednakże z racji charakteru dydaktycznego artykułu, autor wspomni jedynie, że w szczególności istnieje zarówno relatywistyczne jak i nierelatywistyczne sformułowanie mechaniki kwantowej.

Idealnym, w mniemaniu autora, zakończeniem będą słowa Michała Hellera: „Filozofowanie niekiedy nie polega na tym, by precyzyjnie odpowiadać na pytania, lecz by głębiej zanurzyć się w tajemnicy” oraz „Każdy inteligentny człowiek musi być trochę filozofem, jeśli nie chce ograniczać swojej inteligencji do ciasnych ram własnej specjalności (ale wtedy jest raczej wykwalifikowanym pracownikiem niż inteligentem)”.

Literatura

- Bonowicz W., Brożek B. i Liana Z. (2016) , *Wierzę, żeby rozumieć*, wyd. Znak.
- Filipek M. (2011). Elementy absolutne w fizyce w kontekście koncepcji trzech światów Maxa Plancka. W: A. Lemańska, M. Lubański i A. Świeżyński, red.: *Z zagadnień filozofii przyrodoznawstwa i filozofii przyrody*. Wydawnictwo UKSW, Warszawa, s. 402-433.
- Heller M. (1992a). Co to znaczy, że przyroda jest matematyczna? W: M. Heller, J. Życiński i A. Michalik, red.: *Matematyczność przyrody*. OBI, Kraków.
- Heller M. (1992b). Nowa fizyka i nowa teologia. Biblos, Tarnów.
- Heller M. (1995). *Szczęście w przestrzeniach Banacha*. ZNAK, Kraków.
- Heller M. (1996). Filozofia jest przygodą człowieka będącego w drodze. W: A. Zieliński, M. Bagiński, J. Wojtysiak, red.: *Rozmowy o filozofii*. Redakcja Wydawnictw KUL, Lublin, s. 213-248.
- Heller M. (1996). *Mechanika kwantowa dla filozofów*. Wydawnictwo Diecezji Tarnowskiej Biblos, Tarnów.
- Heller M. (1997). *Uchwycić przemijanie*. ZNAK, Kraków.
- Heller M. (2008). *Fizyka i meta-fizyka*. W: W. Kowalski i S. Wszolek: *Ponad demokracją*. Biblos, Tarnów.
- Hohol M. (2011), *Matematyczność ucieleśniona*, [w:] *Oblicza racjonalności. Wokół myśli Michała Hellera*, red. B. Brożek, J. Mączka, W.P. Grygiel, M.L. Hohol, Copernicus Center Press, Kraków,

- s. 143-166.
- Lemańska A. (2013). Matematyczność czy matematyzowalność przyrody. *Studia Philosophiae Christianae* nr 9/2013, s. 5-24.
- Pedersen O. (2006). Wiara chrześcijańska i przemożny urok nauki. W: T. Sierotowicz, Stwórca – Wszczęświat – Człowiek. T 1. OBI/Biblos, Tarnów, s. 5-18.
- Planck M. (2003). Nowe drogi poznania fizycznego a filozofia. Wydawnictwo IFiS PAN, Warszawa.
- Pokrywiński R. (2016), *Teologicznofundamentalne modele relacji teologii i nauk ścisłych*, w: *Studia Teologiczno-Historyczne Śląska Opolskiego* 36 , nr 2, s. 31-61.
- Wigner E.P. (2002). Niepojęta skuteczność matematyki w naukach przyrodniczych. W: R. Murawski, red.: *Współczesna filozofia matematyki*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa, s. 293-309.
- Wszolek S. (2001). Książd Profesor Michał Heller. *Analecta Cracoviensia*, nr 33, s. 9-20. Wydawnictwo Naukowe Papieskiej Akademii Teologicznej w Krakowie.
- Życiński J. (1992). *Jak rozumieć matematyczność przyrody*. W: M. Heller, J. Życiński i A. Michalik, red.: *Matematyczność przyrody*. Ośrodek Badań Interdyscyplinarnych, Kraków, s. 23-42.

The postulates of quantum mechanics by Michał Heller

Grzegorz Marciniak

The aim of this paper is to present the profile of M. Heller and his views on the postulates of quantum mechanics. It briefly presents the minimum of mathematical messages necessary to understand the spirit of quantum mechanics and the postulates proposed by Heller. Discussed is the genesis of quantum mechanics and its basic concepts, such as: quantum object, quantum object state, Hilbert space, observable, quantum state evolution, quantum probability, probability amplitude, quantum state reduction, quantum state evolution, and Schrödinger equation. Against this background, the postulates formulated by Heller are presented, which can be treated as an attempt to axiomatize quantum mechanics.

Key words: Michał Heller, quantum mechanics, the demands of quantum mechanics

Neuroetyka – mózg a moralność

Anna Kot

DOI: 10.24131/3247.180207

Streszczenie:

Na przestrzeni wieków zagadnienia związane z moralnością podejmowane były przede wszystkim na gruncie filozofii. Aktualnie wraz intensywnym rozwojem badań z obszaru neurologii jesteśmy świadkami narodzin nowej dziedziny nauki - neuroetyki, która rzuca całkowicie odmienne od dotychczasowego światło na sferę moralną człowieka.

W prezentowanym tekście podjęłam próbę: 1) analizy zagadnień związanych z powstaniem neuroetyki oraz przedmiotem jej badań, jak również 2) przedstawienia podstawowych wyników badań dotyczących mózgowych podstaw moralności. W świetle najnowszych doniesień z badań neurobiologicznych zaprezentowałam takie zagadnienia jak: a) dokonywanie wyborów moralnych w kontekście aktywności struktur emocjonalnych mózgu, b) rola neuronów lustrzanych w powstawaniu empatii oraz c) neurofizjologiczne podstawy wolnej woli. Podjęcie tej tematyki jest tym istotniejsze, że zastosowanie odkryć neuronauk w systemie prawnym, edukacyjnym, marketingu oraz wojskowości może już w niedalekiej przyszłości zmienić nasze życie.

Słowa kluczowe: neuronauka, neuroetyka, empatia, neurony lustrzane, wolna wola, eksperyment J. D. Haynes'a

otrzymano: 17.01.2018; przyjęto: 20.08.2018; opublikowano: 31.08.2018



dr Anna Kot: Wydział Biologii, Uniwersytet Gdański

Wstęp

Przez tysiąclecia moralność stanowiła przede wszystkim przedmiot refleksji filozoficznej. W dwudziestym pierwszym wieku po raz pierwszy w historii stała się przedmiotem zainteresowania zupełnie innych obszarów nauki, to jest: neuronauk. W pierwszej chwili myśl, że wysoce wysublimowana kwestia jak ludzka moralność jest analizowana za pomocą specjalistycznych technik takich jak: funkcjonalne obrazowanie metodą rezonansu magnetycznego (fMRI, ang. *functional magnetic resonance imaging*), emisyjna tomografia pozytronowa (PET, ang. *positron emission tomography*), elektroencefalografia (EEG, ang. *electroencephalography*), magnetoencefalografia (MEG, ang. *magnetoencephalography*), może wywoływać sceptycyzm. Jednak wzrost znaczenia wyników badań dotyczących mózgowych podstaw moralności, a przede wszystkim ich społeczne reperkusje powodują, że takie gałęzie nauki jak etyka, psychologia czy pedagogika nie mogą pozostać wobec nich obojętne.

Neuroetyka jest stosunkowo młodą, a w konsekwencji mało rozpoznaną w literaturze przedmiotu dziedziną. Dlatego też w niniejszym tekście podjęłam próbę: 1) analizy zagadnień związanych z jej powstaniem oraz przedmiotem badań, jak również 2) przedstawienia podstawowych wyników badań dotyczących mózgowych podstaw moralności (rozwiązywanie dylematów moralnych, empatii i wolnej woli).

Powstanie i rozwój neuroetyki

Szacuje się, że neuroetyka zaczęła funkcjonować jako odrębna dyscyplina nauki od 2002 roku. W dniach 13-14 maja 2002 roku w Golden Gate Club w San Francisco miało miejsce kluczowe dla jej wyodrębnienia się jako samodzielnej dyscypliny akademickiej wydarze-

nie, którym była gromadząca rzeszę ekspertów z różnych dziedzin, międzynarodowa konferencja zatytułowana *Neuroethics: Mapping the Field* (Niebrój, 2010, s. 131). O dynamicznym rozwoju neurobiologii świadczą m.in. to, że:

- stała się przedmiotem zainteresowania wielu liczących się instytucji naukowych m.in. Society for Neuroscience, Federation of European Neuroscience Societies, Organization of Human Brain Mapping;
- powstały specjalistyczne czasopisma naukowe takie jak chociażby *Neuroethics*, *American Journal of Bioethics – Neuroscience*;
- ukazały się liczne publikacje naukowe.

Przedmiot badań neuroetyki

Proces tworzenia teoretycznych podstaw neurobiologii rozpoczął się od „rozwiązywania pojawiających się *ad hoc* dylematów moralnych związanych przede wszystkim z rozwojem neurologii i pokrewnych dyscyplin tej dziedziny wiedzy” (Niebrój, 2010, s. 132). Analogiczna sytuacja miała miejsce w przypadku bioetyki, która zdaniem Jana Hartmana wyrosła z potrzeby praktycznej, a mianowicie konieczności dyskusji nad dostępnością nowych, kosztownych technik dializy dla uboższej części społeczeństwa (Hartman, 2018).

Podobnie ma się sprawa z definicją neuroetyki, która tak samo jak definicja bioetyki podejmowana jest często „na gruncie enumeracji” (Niebrój, 2010, s. 132). Oznacza to, że najczęściej określana jest poprzez wymienienie zagadnień uznawanych dla niej za właściwe. Podczas wspomnianej już, kluczowej dla neuroetyki konferencji *Neuroethics: Mapping the Field* wyróżniono cztery charakterystyczne dla niej obszary zainteresowań:

- badania nad tożsamością człowieka jako osoby, a w szczególności podmiotu moralnego (zagad-

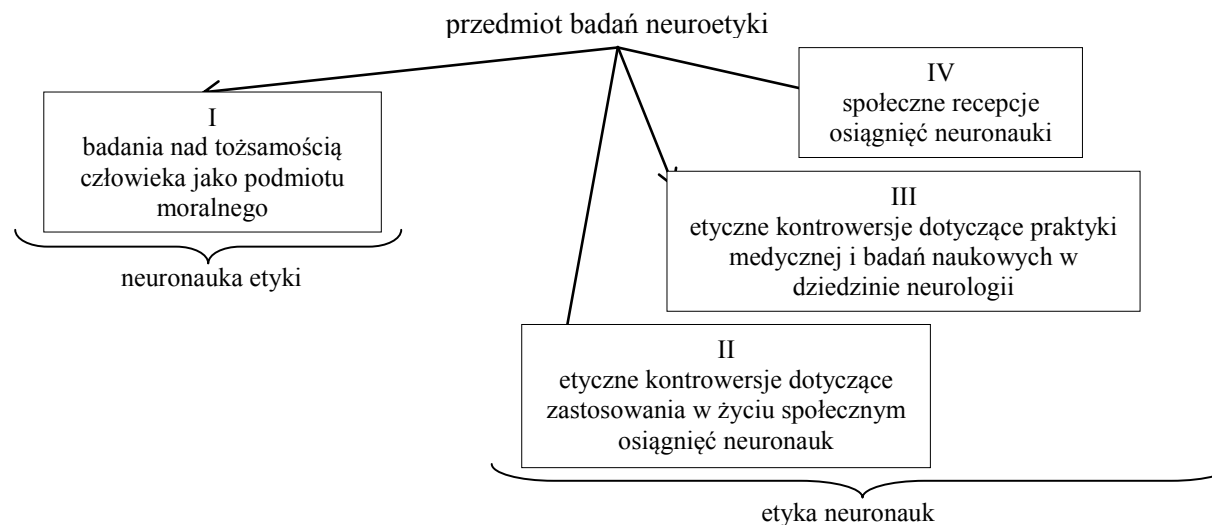
nienia dotyczące wolności podejmowania decyzji przez jednostkę, biologicznych źródeł odpowiedzialności moralnej i osobowościowej oraz jej przejawów w zachowaniach społecznych),

- etyczne kontrowersje dotyczące zastosowania w życiu społecznym osiągnięć neuronauk (zagadnienia dotyczące: poszanowania prywatności, w tym prawa do ochrony poufnych danych dotyczących „brainomu”¹, znaczenie odkryć naukowych dla następujących dziedzin: prawo ze szczególnym uwzględnieniem prawa karnego, edukacji, marketingu oraz wojskowości),
- kontrowersje dotyczące praktyki medycznej i badań naukowych (zagadnienia dotyczące: etycznych standardów w badaniach naukowych nad nowymi terapiami w neurologii takimi jak farmakoterapia, wykorzystanie komórek macierzystych, terapia genowa, neuroprotezy),
- społeczne recepcje osiągnięć neuronauki (zagadnienia dotyczące: prezentacji oraz interpretacji wyników nauronauk na forum publicznym, szczególnie w środkach masowego przekazu).

W literaturze przedmiotu zaproponowany został jeszcze jeden podział neuroetyki, autorstwa Adiny Roskies. W swojej publikacji *Neuroethics for the New Millennium* (Roskies, 2002) filozofka ta wyróżniła w obrębie neuronauk dwie kategorie: 1) etykę neuronauk (ang. *ethics of neuroscience*) i 2) neuronaukę etyki (ang. *neuroscience of ethics*). Odnosząc je do wyżej opisanego podziału neuroetyki na cztery obszary (zaproponowanego podczas konferencji *Neuroethics: Mapping the Field*) wskazać można, że:

- etyka neuronauk obejmuje drugi, trzeci i czwarty ze skazanych obszarów badań. Stanowi zatem

1 „brainom” to termin utworzony na wzór „genomu”, który podkreśla analogiczną jak w genetyce potrzebę ochrony informacji uzyskiwanych w nauronaukach (Niebrój, 2010, s. 132).



Rys. 1. Cztery obszary zainteresowań neuroetyki zaproponowane podczas konferencji *Neuroethics: Mapping the Field* w odniesieniu do dychotomicznego podziału na: 1) etykę neuronauk i 2) neuronaukę etyki autorstwa Roskies (źródło: opracowanie własne)

dziedzinę etyki stosowanej i pozostaje w bliskiej relacji z bioetyką.

- neuronauka etyki to dziedzina zmiernąca do badania neurologicznych korelatów głównych koncepcji etycznych takich jak: sądy moralne, wolna wola i odpowiedzialność oraz empatia itp. (Niebrój, 2010, s. 132) (por. rys. 1).

Mózgowe podstawy moralności

Chociaż aktualnie wyniki badań w obszarze neurologii nie wywierają jeszcze znaczącego wpływu na sposób rozumienia zachowań etycznych, Roskies przewiduje, że: „staną się one obszarem doniosłych konsekwencji dla sposobu rozumienia etyki” (Roskies, 2002). Z kolei

według Michaela S. Gazzanigi ustalenia zmierzające do lepszego poznania zasad funkcjonowania ludzkiego mózgu przyczynią się do rozstrzygnięcia takich społecznych problemów jak: zagadnienie normy i patologii, zdrowia i choroby (Gazzaniga, 2005, s. XV), jak również pomogą w lepszym określeniu, co to znaczy „być człowiekiem” (Gazzaniga, 2005, s. XVII).

Do chwili obecnej specjaliści w dziedzinie neuronauki przeprowadzili analizę kluczowych dla teorii etycznej zagadnień, takich jak: rozwiązywanie dylematów moralnych, empatia i wolna wola. Neurobiologiczna perspektywa rozpatrywania tych pojęć, zupełnie odmienna od dotychczasowego filozoficzno – antropologicznego ujęcia, skłania do ponownego przemyślenia założeń leżących u podstaw rozumienia etycznych

zachowań człowieka. Krótki opis tego, co aktualnie wiemy o mózgowych podstawach moralności przedstawiam poniżej.

Aktywność mózgu a rozwiązywanie dylematów moralnych

Tradycyjna filozofia moralności oraz klasyczne teorie psychologiczne wiążą proces podejmowania decyzji moralnych z koncepcją racjonalności i samoświadomości podmiotów je wyrażających. Na gruncie filozoficznym takie poglądy przedstawiał m.in. twórca jednego z pierwszych nowożytnych systemów etycznych Baruch Spinoza. Ujmując czyny moralne jako rozumne i zgodne z naturą sformułował racjonalistyczną doktrynę moralności, w której dobrem najwyższym jest poznanie. Podobnie Immanuel Kant wskazał, że moralność nie jest „wynikiem spontanicznego podążania za uczuciem i współodczuwaniem z ludzkością” (Kondratowicz-Kraśnińska, 2017, s. 151-165), lecz stanowi spotykaną tylko u istot rozumnych i świadomych zdolność do samodzielnego nakłaniania się do czynów zgodnych z obowiązującymi prawami. W obszarze psychologii związek między rozwojem moralnym i intelektualnym podkreślał m.in. Jean Piaget (Piaget, 1967), a następnie Lawrence Kohlberg (Kohlberg i Mayer, 1997). Zgodnie z koncepcjami tych psychologów, zdolności kognitywne mają znaczny wpływ na rozwój moralny, gdyż pobudzają umiejętność logicznego i abstrakcyjnego myślenia, wspomagają wyobraźnię oraz rozwijają zdolność kategoryzowania pojęć.

Idea racjonalnego podmiotu, świadomie stosującego w życiu zasady moralne została zakwestionowana przez neuroetyków. Wyniki przeprowadzonych przez nich badań – do tematu których jeszcze powrócę – przybliżyły ich raczej do odmiennej tradycji etycznej, przypisującej znaczącą rolę w podejmowaniu decyzji

moralnych nieświadomym procesom emocjonalnym: intuicji, pragnieniom, namiętnościom oraz zdolności do współodczuwania stanów mentalnych innych ludzi (Przybysz, Dziarnowska, 2012, s. 40). W obrębie filozofii reprezentantem takiego sposobu myślenia o moralności jest chociażby David Hume. Według niego pojęcie moralności „implikuje pewien rodzaj wspólnego wszystkim ludziom uczucia, które przedmiotem powszechnej aprobaty czyni jeden i ten sam obiekt i sprawia, że wszyscy, albo prawie wszyscy zgadzają się w swoich na ten temat opiniach” (Hume, 1975, s. 124). Z kolei na gruncie psychologii rozwinął je Jonathan Haidt. Psycholog ten nie tylko podkreślał istotną rolę emocji w dokonywaniu wyborów moralnych, lecz również wyodrębnił ich szczególną klasę określaną jako emocje moralne (Haidt, 2014). Zgodnie z jego poglądami nieświadome emocje moralne pojawiają się zanim podmiot sformuje świadomą ocenę danego czynu (Haidt, 2007).

Analizując specyfikę emocji moralnych Piotr Przybysz i Wioletta Dziarnowska zaproponowali ich dychotomiczny podział na emocje: 1) nieepistemiczne oraz 2) epistemiczne (Przybysz, Dziarnowska, 2012, s. 43). Pierwsze z nich to proste odczucia, o niewielkiej wartości poznawczej, zabarwione negatywnie (np. niechęć), bądź pozytywnie (np. akceptacja). Stanowią impulsywne, niekontrolowane procesy psychofizyczne zachodzące często poza obszarem świadomości przez co w pewnym stopniu pozostają niezależne od władz poznawczych i umiejętności intelektualnych. W przeciwieństwie do nich epistemiczne emocje moralne pojawiają się wtórnie, jako świadoma reakcja na sytuację bodźcową, której kontekst zewnętrzny jest znany. Ten typ emocji można określić jako swoiste „hybrydy afektywno-poznawcze, gdzie prostej emocji akceptacji lub odrzucenia towarzyszy bogata wiedza na temat kontekstu zewnętrznego” (tamże, 2012, s. 44).

Jak wskazałam wyżej, przekonanie neuroetyków o tym, że to właśnie emocje odgrywają istotną rolę w dokonywaniu wyborów moralnych jest zbudowane na podstawie wyników badań. Jedne z najbardziej znaczących eksperymentów w tym zakresie przeprowadził amerykański psycholog i filozof Joshua D. Greene (Greene, 2009). Kierowany przez niego zespół analizował pracę mózgu² osób, którym przedstawiono do rozwiązania różne rodzaje dylematów moralnych³. Dylematy wykorzystane w badaniu zostały poklasyfikowane w zależności od: 1) tego czy bohater dylematu (podmiot) musiał podjąć bezpośrednie czy pośrednie działanie wyrządzające krzywdę drugiej osobie (dylemat osobisty vs nieosobisty)⁴ oraz od 2) stopnia ich trudności (dylemat osobisty łatwy vs trudny)⁵ (rys. 2).

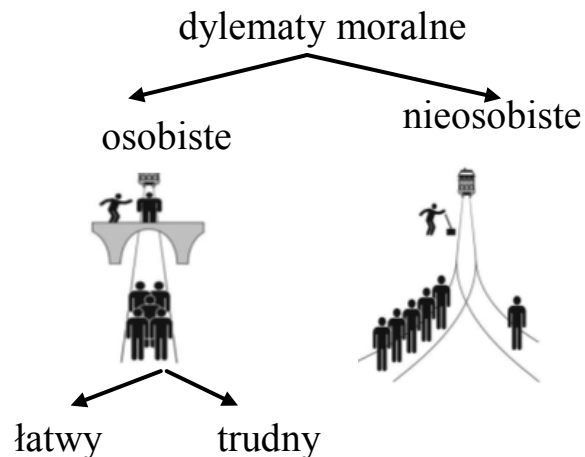
Wyniki badań wykazują, że zdecydowana większość ludzi ma opory przed podjęciem działania, które w spo-

2 Mierzono czas reakcji oraz badano aktywność poszczególnych obszarów mózgu za pomocą fMRI (funkcjonalne obrazowanie metodą rezonansu magnetycznego).

3 W swoich badaniach J. D. Greene przedstawiał osobom badanym historie, w których bohater (podmiot) miał wybór pomiędzy różnymi strategiami postępowania. Historie te były tak skonstruowane, że bez względu na opcję, którą wybrała osoba badana zostaje wyrządzona krzywda niewinnej osobie.

4 W przypadku dylematów osobistych bohater historii (podmiot) podejmuje bezpośrednia działania skutkujące wyrządzeniem krzywdy drugiemu człowiekowi osobiście czy wręcz własnoręcznie. Przykładem tego typu dylematu jest dylemat kładki, w którym bohater historii może wybrać pomiędzy uratowaniem od śmierci pod kołami wagonu np. pięciu osób, ale za cenę zabicia jednej osoby, przez własnoręczne zepchnięcie jej z kładki pod jadący pociąg. Z kolei w dylematach nieosobistych krzywda wyrządzana jest przez działania pośrednie, nieosobiste, na odległość, za pomocą narzędzia. Przykładem takiego dylematu jest dylemat wagonika, w którym bohater może wybrać pomiędzy uratowaniem od śmierci pod kołami wagonu np. pięciu osób, ale za cenę zabicia jednej osoby w wyniku przełączenia zwrotnicy i skierowania wagonu na tor, na którym ona się znajduje.

5 Kryterium różnicującym osobiste dylematy moralne według stopnia łatwości był czas potrzebny do rozwiązania dylematu. Trudne dylematy charakteryzował dłuższy czas podjęcia decyzji niż łatwe.



Rys. 2. Klasyfikacja dylematów moralnych zastosowanych w eksperymencie Greene'a: a) dylemat osobisty (kładki); b) dylemat nieosobisty (wagonika)

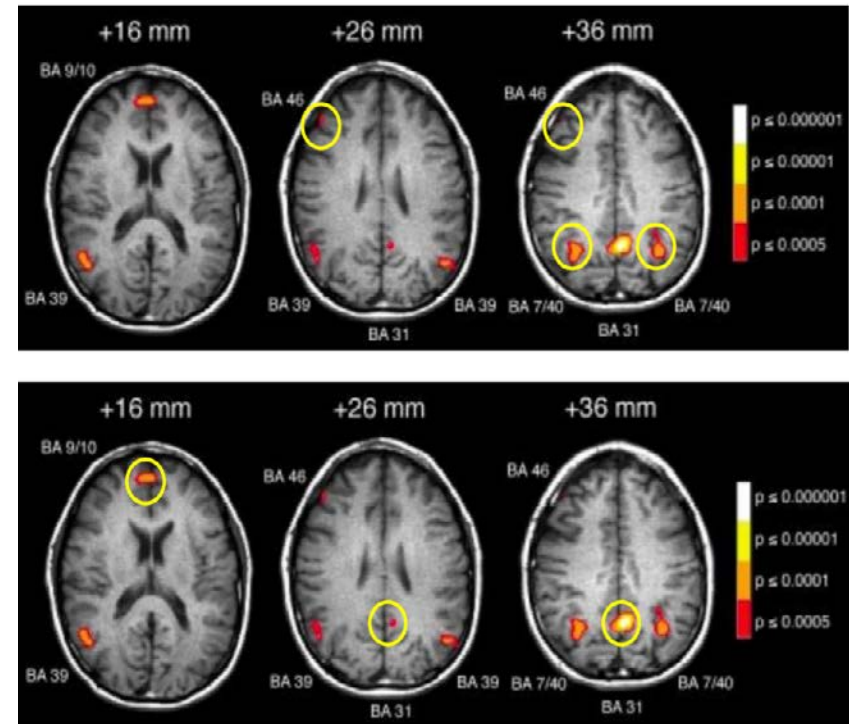
Opracowanie własne; źródło grafiki: <https://www.forumdwutygodnik.pl/artykuly/1660994,1,test-dylematu-moralnego.read> dostęp 11.01.2018).

sób bezpośredni (osobisty) wyrządzałyby krzywdę drugiemu człowiekowi⁶. Potwierdza to czas reakcji, który w przypadku dylematów osobistych związanych podjęciem decyzji o bezpośrednim wyrządzeniu krzywdy niewinnemu człowiekowi (np. poprzez zrzucenie go z kładki) liczył około 7000 ms. Tymczasem w dylematach nieosobistych, kiedy to badany decydował się na działania, skutkujące skrzywdzeniem niewinnej osoby w sposób pośredni (np. poprzez przełożenie zwrotnicy) czas reakcji był o wiele krótszy i wynosił około ok. 4500

⁶ Badani bardziej wahali się przy podjęciu decyzji o uratowaniu większej liczby osób w przypadku dylematu kładki (własnoręczne zepchnięcie niewinnej osoby z kładki), niż w przypadku dylematu zwrotnicy.

Rys. 3. Obszary mózgu aktywowane w trakcie rozwiązywania: a) nieosobistych – aktywne struktury poznawcze oraz odpowiedzialne za racjonalne podejmowanie decyzji w oparciu o kalkulację zysków i strat oraz b) osobistych dylematów moralnych – aktywne struktury odpowiedzialne za emocje

Źródło: Greene, 2001.



ms. Ponadto analiza aktywności mózgu badanych, wykonana za pomocą techniki fMRI (por. Rys. 3) wykazała, że dylematy osobiste wywołują pobudzenie struktur mózgu odpowiedzialnych za emocje (tj. przyśrodkową korę przedczołową (BA 9/10), ciało migdałowe, górną bruzdę skroniową i tylną częśći zakrętu obręczy (BA 31) – rys. 3b). Z kolei rozwiązywanie dylematów nieosobistych uaktywniało struktury poznawcze oraz racjonalne podejmowanie decyzji w oparciu o kalkulację zysków i strat (tj. grzbietowoboczną korę przedczołową (BA 46) i dolne obszary płata ciemieniowego (BA 7/40) – rys. 3a) (Greene, Nystrom, Engell i in., 2004, s. 389-400). Zgodnie z hipotezą postawioną przez Greene'a wydłu-

żony⁷ czas reakcji w przypadku podejmowania decyzji o skrzywdzeniu niewinnej osoby w osobistym dylemacie moralnym spowodowany jest konfliktem pomiędzy silnie pobudzonymi neuronalnymi strukturami emocjonalnymi oraz tymi, które odpowiadają za kontrolę

⁷ Wydłużony czas reakcji w przypadku podejmowania decyzji o skrzywdzeniu niewinnej osoby w dylemacie osobistym można zdaniem Greene'a porównać do sytuacji, która miała miejsce w eksperymencie amerykańskiego psychologa Johna Ridleya Stroopa. Zaobserwował on, że osoby biorące udział w badaniu znacznie wolniej czytają słowa jeśli między nazwą koloru, które ono wyraża a kolorem tuszu, którym jest zapisane zachodzi sprzeczność. Jeśli natomiast nazwa koloru odpowiadała farbie, którą zapisano nazwę („zielony” zapisany jest zielonym kolorem) czas ten ulegał skróceniu.

poznawczą i myślenie abstrakcyjne (Greene, Nystrom, Engell i in., 2004, s. 389-400).

Znaczenie struktur emocjonalnych w podejmowaniu decyzji moralnych potwierdziły także doświadczenia z udziałem osób z uszkodzonym obszarem VMPFC (brzuszo-przyśrodkowa kora przedczołowa, ang. *ventromedial prefrontal cortex*) wykonane przez zespół Michaela Koenigsa (Koenigs, Young, Adolphs i in., 2007, s. 908-911). Badaniu poddano: 1) sześć osób z uszkodzeniem w VMPFC oraz 2) dwanaście zdrowych osób. Ich zadaniem było rozwiązanie pięćdziesięciu różnych problemów: 1) pozamoralnych vs moralnych oraz 2) moralnych osobistych vs nieosobistych. Analiza wyników badań wykazała, że pomiędzy grupą osób zdrowych oraz tych z uszkodzonym VMPFC nie wystąpiły żadne statystycznie istotne różnice w dokonywaniu rozstrzygnięć dylematów poza-moralnych oraz moralnych nieosobistych. W przeciwieństwie do tego odnotowano różnicowanie w podejmowaniu decyzji związanych z dylematami osobistymi. W tym przypadku badani z uszkodzonym VMPFC znacznie częściej i w krótszym czasie, niż osoby zdrowe akceptowali sytuację, w której w sposób bezpośredni (osobisty) wyrządzałiby krzywdę jednemu człowiekowi, aby uratować większą liczbę osób. Na tej podstawie Koenigs postawił hipotezę, że uszkodzenie ośrodków kory przedczołowej odpowiedzialnych za emocje, a tym samym zniesienie emocjonalnej reakcji na skrzywdzenie drugiego człowieka może powodować, że niektóre decyzje moralne zostają zredukowane do maksymalizacji ogólnego dobrostanu, czyli wyborów utylitarnych.

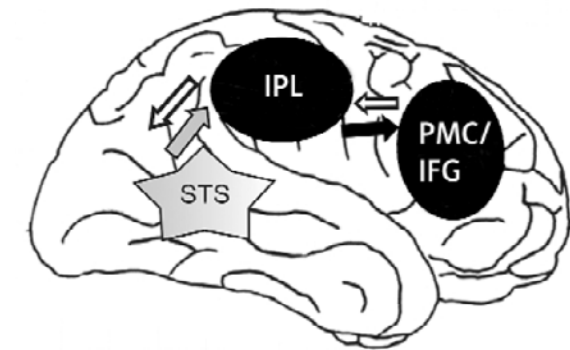
Neurony lustrzane (komórki miłości bliźniego) a empatia

Kolejnym zagadnieniem, na temat którego badania neurologiczne dostarczają wysoce interesujących da-

nych jest empatia i związane z nią neurony lustrzane. Odkrycie tych neuronów, które miało miejsce w 1992 roku w laboratorium kierownika Zakładu Neurobiologii Uniwersytetu w Parmie Giacomo Rizzolattiego, uznać można za kamień milowy w neuronauce. Zdaniem Jerzego Vetulaniego wydarzenie to „może stać się dla psychologii tym, czym było odkrycie DNA dla genetyki” (Vetulani, 2007).

Do pierwszego odnalezienia w korze czołowej małp, tych niezwykle interesujących komórek, doszło przez przypadek. Zespół Rizzolattiego badał neurony kontrolujące chwyt u makaków, rejestrując przy pomocy elektrod moment ich pobudzenia, w chwili, gdy zwierzę sięgało po orzech. Pewnego razu naukowcy zaobserwowali pobudzenie neuronów w mózgu małpy chociaż to nie ona, a jeden z badawczy sięgnął po jedzenie. Obserwacja ta stanowiła przesłankę dla hipotezy mówiącej o tym, że neurony lustrzane pozwalają na „odczytanie” stanów mentalnych innych osobników oraz ich zamiarów. Co więcej, późniejsze badania w pełni potwierdziły tę hipotezę i wykazały, że „teoria umysłu” (ToM ang. *theory of mind*) dzięki, której ludzie są w stanie zrozumieć intencje kierujące działaniami innych oraz „wczuć się” w ich cele i zamiary, a także rozumienie świata nie jest specyficzna wyłącznie dla człowieka, lecz do jej budowania zdolne są również naczelnne. Wyniki eksperymentów Krupenye’a (Krupenye i in., 2016) oraz Rizzolatti’ego (Rizzolatti i in., 1996) niewątpliwie odegrały znaczącą rolę w wyjaśnieniu mózgowych podstaw empatii (Preston, de Waal, 2002), czyli: 1) współodczuwania (ujęcie emocjonalne) oraz 2) rozumienia przekonań, uczuć, intencji innych osób (ujęcie poznawcze).

W porównaniu z makakami ludzki systemy neuronów lustrzanych jest znacznie większy i bardziej złożony. Odpowiada ruchom całego ciała, a nie wyłącznie ruchom dłoni i ust. Ponadto u człowieka jest on aktywowany nawet wtedy, gdy postrzegane działanie nie



Rys. 4. Układ neuronów lustrzanych. Czarne koła obrazują czołowo-ciemieniowy układ neuronów lustrzanych (MNS ang. *mirror neurons system*)

Przednia część MNS obejmuje: tylną część zakrętu czołowego dolnego (IFG) oraz brzuszną część kory przedruchowej (PMC); tylnia część MNS to przednia część płacika ciemieniowego dolnego (IPL). Szara gwiazda to wzrokowy układ przetwarzania informacji (źródło: Jankowiak-Siuda, Siemieniuk, Grabowska, 2009, s. 52).

jest celowe. Odnotowano, że u małp obserwowanie tego typu działania (pozbawionego znaczenia)⁸ nie prowadzi do pobudzenia neuronalnego.

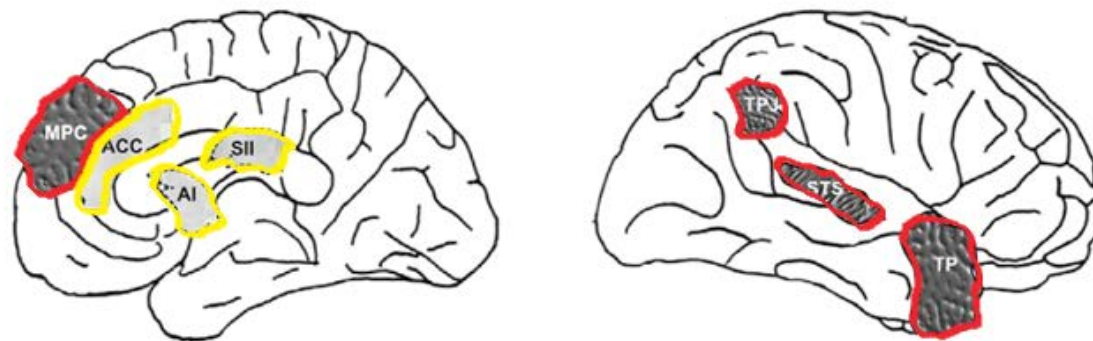
Analizując działanie neuronów lustrzanych zespół Rizzolattiego wykazał, że fundamentem reakcji empatycznych jest „wewnętrzne naśladownictwo” stanów mentalnych innych osób. A zatem empatia zależna jest od symulowania przez nasz mózg czyjś stan emocjonalny. Rozpoznawanie tego stanu wymaga zdaniem Marco Iacoboni’ego mimikry, która zależy od „neuralnej bazy imitacji”. Jej istotą jest „symulacja (lub wewnętrzne naśladownictwo) emocjonalnych wyrazów twarzy innych osób.” Dzięki niej widząc okre-

⁸ Neurony lustrzane nie ulegały aktywacji gdy małpa obserwowała wykonywanie czynności np. ruchu ręką w sytuacji, w której nie było obiektu (np. jedzenia), jak również nie były pobudzane przez sam fakt istnienia obiektu (np. obecność jedzenia, bez podmiotu wykonującego czynność).

ślony bodziec emocjonalny (np. strach na twarzy innej osoby) nasze ciało automatycznie na niego reaguje. Pierwsze pojawia się naśladowczo wyrazu mimicznego, a następnie reakcja układu trzewno-ruchowego np. wzrost poziomu adrenaliny, który ma na celu zasymulować analogiczną jak u obserwowanej osoby emocje (mechanizm działania oparty na zasadzie „lustra”). Ponadto wykorzystując czynnościowy rezonans magnetyczny badacze z Zakładu Neurobiologii Uniwersytetu w Parmie wykazali, że np. wyraz przerażenia na twarzy jednej osoby pobudza dokładnie tę samą okolicę mózgu zarówno u odczuwającego strach, jak i obserwatora. Hipoteza symulacji/wewnętrznego naśladownictwa stanów emocjonalnych podkreśla powszechnie znaną zasadę: widząc czyjeś trudne położenie sami czujemy się nieszczęśliwi, zaś obserwując cudzą radość czujemy się zadowoleni (Churchland, 2013, s. 243).

Współodczuwanie emocji oraz rozumienie przekonań i intencji innych osób ma fundamentalne znaczenie nie tylko dla budowania relacji społecznych, lecz również dla przetrwania jednostki (por. Waal, 2013, s. 50-55). Natychmiastowe i bezpośrednie rozumienie cudzych intencji np. odczytanie uczucia strachu, które niemal automatycznie zostaje przełożone na układ ruchowo-semantyczny, pozwala na szybką reakcję ratującą życie np. ucieczkę.

Analizując mózgowie podstawy empatii neurobiolodzy wyróżnili dwie drogi przetwarzania informacji: 1) afektywną i 2) poznawczą. Pierwsza z nich zwana drogą „dół - góra” odpowiedzialna jest za naśladowanie i współodczuwanie stanów emocjonalnych drugiego człowieka. W reakcję neuronalną zaangażowane są tu przede wszystkim neurony skupione w przedniej części zakrętu obręczy (*anterior cingulate cortex* – ACC) i przedniej części wyspy (*anterior insula* – AI) oraz w korze somatosensorycznej (*somatosensory cortex* – SI i SII – obszarach związanych ze szlakiem transmisji



MPC – kora przedczołowa przyśrodkowa; TPJ – styk skroniowo-ciemieniowy; STS – bruzda skroniowa górna; TP – biegun płata skroniowego; ACC – przednia część zakrętu obręczy; AI – przednia część wyspy; SII – kora somatosensoryczna

Rys. 5. Obszary mózgu zaangażowane w procesie empatii. Droga „dół-góra” (emocjonalna) kolor żółty. Droga „góra-dół” (poznawcza) kolor czerwony

Źródło: Jankowiak-Siuda, Siemienuk, Grabowska, 2009, s. 54.

MPC – kora przedczołowa przyśrodkowa (ang. *medial prefrontal cortex*), **TPJ** – styk skroniowo-ciemieniowy (ang. *temporo-parietal junction*), **STS** – bruzda skroniowa górna (ang. *superior temporal sulcus*), **TP** – biegun płata skroniowego (ang. *temporal pole*); **ACC** – przednia część zakrętu obręczy (ang. *anterior cingulate cortex*); **AI** – przednia część wyspy (ang. *anterior insula*); **SII** – kora somatosensoryczna (ang. *secondary somatosensory cortex*).

sygnału bólowego) (rys. 4). W wyniku przeprowadzonych badań zaobserwowano, że droga ta ulega aktywacji w sytuacji, gdy badany obserwował odczucia innej osoby np. jej cierpienie, odczuwanie bólu, wstrętu, odrazy.

Druga droga określana jest jako drogą „góra-dół”. Dzięki niej możliwe jest przyjmowanie punktu widzenia, wyobrażeń i perspektywy drugiego człowieka. W momencie jej aktywacji pobudzeniu ulegają neurony skupione w korze przedczołowej (MPC ang. *medial prefrontal cortex*), styku skroniowo-ciemieniowym (TPJ ang. *temporo-parietal junction*), zakręcie skroniowo-środkowym (STS ang. *superior temporal sulcus*) i biegunie płata skroniowego (TP ang. *temporal pole*). Zastosowanie metod neuroobrazowania do zbadania tego obszaru neuronów wykazało, że ich wzbudzenie

ma miejsce, gdy osoby badane proszone były o „wejście” w stan mentalny drugiego człowieka, czyli o wyobrażenie sobie, co myślą oraz odczuwają inne osoby. Z kolei u osób autystycznych, u których występują trudności odczytywania i współodczuwania emocji innych osób obszar ten w ogóle nie ulega aktywacji (Jankowiak-Siuda, Siemienuk, Grabowska, 2009, s. 54).

Dalsze badania nad mózgowymi podstawami empatii i związana z nią „teorią umysłu” dowiodły, że obszary mózgu odpowiedzialne za naszą zdolność do współodczuwania stanów emocjonalnych (empatia emocjonalna) oraz przyjmowanie ich perspektywy (empatia poznawcza) są aktywowane również w czasie rozwiązywania dylematów moralnych. Zgodnie z wynikami badań przeprowadzonych przez Beverley Garrigan i współpracowników dzieje się tak dlatego, że podczas

podejmowania decyzji moralnych (np. „Czy zrobiłbym X?”), jednostka odnosi się do sytuacji osób trzecich, analizując jak działania, które ewentualnie wykona wpłyną na innych (np. Czy jeśli zrobiłbym X, to ktoś poniesie szkodę, zostanie skrzywdzony itp.?) (Garrigan, 2016, s. 93).

Iluzja wolnej woli

Wyniki badań z obszaru neuroetyki rzuciły nowe światło nie tylko na problemy dotyczące rozwiązywania problemów moralnych oraz empatii. Kolejnym zagadnieniem, które należałoby zrekonstruować w świetle wyników badań analizujących mózgowie podstawy moralności jest wolna wola. Podobnie jak wyżej przedstawione zagadnienia także wolna wola stanowiła dotychczas głównie przedmiot rozważań filozoficznych, a na przestrzeni wieków, w zależności od założeń przyjętych przez danego myśliciela, była różnie definiowana. Szczegółowe przedstawienie rozumienia wolnej woli przekracza ramy niniejszego tekstu. W celu zdefiniowania tego zagadnienia na potrzeby prowadzonych tu rozważań, posłużę się jego ogólną definicją, zaproponowaną przez Józefa Bremera, zgodnie z którą: „Wolna wola jest jednym z atrybutów osoby. Dzięki niej potrafimy podejmować samodzielne i dobrowolne decyzje, dokonywać wyborów: od szybkich i prostych po wybory długofalowe czy skomplikowane wybory moralne” (Bremer, 2013, s. 9). Wśród czynników ograniczających wolność wyborów wymienić można: zasady społeczne, reguły prawne czy środowiskowe. Jeśli wybór jednostki jest następstwem oddziaływania przyczyn zewnętrznych to nie jest on wolny, lecz zdeterminowany. Wyniki badań neurologicznych wskazują na jeszcze jedną grupę czynników determinujących wolną wolę człowieka, a mianowicie na uwarunkowania neurofizjologiczne. Jedne z pierwszych eksperymentów poświęconych au-

tonomiczności i świadomości w podejmowaniu decyzji zostały przeprowadzone przez Benjaminą Libeta (Libet i in., 1983). Osoby biorące udział w badaniu miały za zadanie poruszyć palcem w wybranym przez siebie momencie. W celu ustalenia momentu, w którym pojawiła się u badanych świadoma decyzja o wykonaniu ruchu, zespół badawczy dokonywał pomiarów aktywności elektrycznej mózgu oraz mięśni (za pomocą elektroencefalografu - EEG i elektromiografu - EGM). Wyniki badań wskazały, że w mózgu pojawił się tzw. potencjał gotowości (RP ang. *readiness potential*) do wykonania czynności na 331 milisekund (tj. 0,331 s) przed uświadomieniem chęci jej wykonania (Kurek, 2010). Z kolei różnica pomiędzy uświadomieniem chęci wykonania czynności, a jej wykonaniem wynosiła 204 milisekund (tj. 0,204 s). Oznacza to, że czas pomiędzy zaobserwowanym potencjałem gotowości (RP) a wykonaniem czynności to 535 milisekund (tj. 0,536 s). Eksperyment Libeta dowodzi zatem, że to co uznawane jest za świadomy i wolny wybór, w rzeczywistości z ponad półsekundowym wyprzedzeniem zostaje zdeterminowane wcześniejszą aktywacją populacji neuronalnych.

Ćwierć wieku po opublikowaniu wyżej opisanych wyników John Dylan Haynes (Haynes, 2008) wraz ze swoim zespołem powtórzył eksperyment Libeta w nieco zmodyfikowanej formie. Tym razem uczestnicy badania mieli podejmować decyzję o naciśnięciu przycisków, z których jeden znajdował się pod lewą, a drugi pod ich prawą ręką, przy jednoczesnym obserwowaniu monitora wyświetlającego losowo zmieniające się co pół sekundy litery. Ponadto ich zdaniem było zapamiętać jaka litera została wyświetlona w momencie podjęcia decyzji o naciśnięciu guzika. Aktywność mózgu osób badanych analizowana była przy pomocy obrazowania metodą rezonansu magnetycznego. Zespół Haynes'a nie tylko osiągnął wyniki zbieżne z wynikami eksperymentu Libeta (1983), ale wykazał, że różnica

pomiędzy zaobserwowaniem w mózgu gotowości do wykonania działania a świadomością podjęcia decyzji wynosi aż 7 sekund (lub nawet 10 sekund biorąc pod uwagę trzysekundowe opóźnienie rezonansu) (Marzec-Remiszewski, 2016, s. 478). Co więcej wykorzystując specjalistyczne narzędzia pomiaru oraz oprogramowanie naukowcy byli w stanie z siedmiosekundowym wyprzedzeniem przewidzieć, który przycisk zostanie wybrany przez osobę uczestniczącą w badaniu. Trafność z jaką przewidywano wyniki to 60%.

Chociaż eksperymenty Libeta i Haynesa zostały poddane szerokiej krytyce⁹, to Włodzisław Duch (2010) nie ma wątpliwości, że przemawiają one za tym, że „podjęcie decyzji jest wynikiem nieświadomych procesów, których rezultat staje się świadomy dopiero gdy aktywacja kory ruchowej osiągnie dostatecznie wysoki poziom by pozostałe części mózgu mogły ją jednoznacznie skategoryzować, a więc by pojawiła się jako treść doświadczenia wewnętrznego” (Duch, 2010, s. 429). Pod dużym znakiem zapytania stawiają zatem istnienie wolnej woli, którą tak chlubił się gatunek ludzki.

Zakończenie

Pomimo tego, że neuroetyka jest stosunkowo młodą dyscypliną nauki, to jej dynamiczny rozwój powoduje, że dysponujemy aktualnie szeregiem analiz dotyczących mózgowych podstaw moralności. Rzucają one zupełnie nowe światło na temat zagadnień związanych ze rozwiązywaniem problemów moralnych, empatią i teorią umysłu oraz wolną wolą człowieka. I chociaż niekiedy hipotezy budowane na podstawie przeprowadzanych

⁹ Szeroka krytyka eksperymentów Libeta i Haynesa została przedstawiona M. Marzec - Remiszewski, *Czy wnioski z eksperymentów naukowych badających wolną wolę są uzasadnione? Przegląd i analiza krytyki eksperymentów Benjaminą Libeta i Johna - Dylana Haynesa* [w:] ARGUMENT: *Biannual Philosophical Journal*, Vol. 6 (2/2016), s. 478.

badania okazują się fałszywe, a założenia teoretyczne spotykają się z szeroką krytyką¹⁰, to osiągnięcia neuronauk skłaniają do refleksji nad dotychczasowym postrzeganiem moralności. Refleksja ta jest tym istotniejsza, że skutki wykorzystania odkryć neuronauk w systemie prawnym, edukacyjnym, marketingu oraz wojskowości mogą wpłynąć na życie każdego z nas.

Literatura

- Bremer J. (2013). *Czy wolna wola jest wolna?*, Wydawnictwo WAM, Kraków.
- Chun S. S., Brass M., Heinz H. J., Haynes J. D. (2008). *Unconscious determinants of free decisions in the human brain* [w:] *Nature Neuroscience*, Vol. 11 Issue 5.
- Churchland P. S. (2013). *Moralność mózgu. Co neuronauka mówi o moralności*, (2013). tłum. M. Hohol, N. Marek, Wydawnictwa: Copernicus Center Press Sp. z o.o., Kraków.
- Duch W. (2010). *Czy jesteśmy automatami? Mózgi, wolna wola i odpowiedzialność* [w:] *Na ścieżkach neuronauki* (red.) P. Francuz, Wydawnictwo KUL, Lublin.
- Garrigan B., Adlam A. L. R., Langdon P. F., (2016). *The neural correlates of moral decision-making: A systematic review and meta-analysis of moral evaluations and response decision judgements* [w:] *Brain Cogniton*, 108:88-97. doi: 1
- Gazzaniga M. (2005). *The Ethical Brain*, Dana Press, New York/ Washington, D.C., 2005, s. XV.
- Greene J. D., Nystrom L., Engell A. i in. (2004). *The Neural Bases of Cognitive Conflict and Control in Moral Judgment* [w:] *Neuron* vol. 44, no. 2.
- Greene J., Cushman F.A., Stewart L.E., i in. (2009). *Pushing moral buttons: The interaction between personal force and intention in moral judgment* [w:] *Cognition*, Jun;111 (3).
- Greene J., Sommerville B. R., Nystrom L. E., (2001). *An fMRI Investigation of Emotional Engagement in Moral Judgment* [w:] *Science*, Vol. 293.
- Haidt J. (2007). *Szczęście. Od mądrości starożytnych po koncepcje współczesne*, GWP, Gdańsk.
- Haidt J. (2014). *Prawy umysł. Dlaczego dobrych ludzi dzieli religia*

¹⁰ osoby zainteresowane analizą głosów krytycznych na temat badań dotyczących roli neuronów lustrzanych w wyjaśnieniu mózgowych podstaw empatii odsyłam do publikacji Gregory'a Hickok'a *Mit neuronów lustrzanych: rzetelna neuronauka komunikacji i poznania*, Kraków: Copernicus Center Press, 2016.

- i polityka?*, przekł. A. Nowak – Młynikowska, Smak Słowa.
- Hartman J., *Czym jest dzisiaj bioetyka?*, http://www.iphils.uj.edu.pl/~j.hartman/put.php?c=bioetyka&p=czym_jest_dzisiaj_bioetyka. Dostęp 11.01.2018.
- Hume D. (1975). *Badania dotyczące zasad moralności*, przeł. A. Hochfeldowa, PWN, Warszawa.
- Jankowiak-Siuda K., Siemienuk K., Grabowska A. (2009). *Neurobiologiczne podstawy empatii* [w:] *Neuropsychiatria i Neuropsychologia*.
- Koenigs M., Young L., Adolphs R., Tranel D., Cushman F. (2007). *Damage to the prefrontal cortex increases utilitarian moral judgements*, [w:] *Nature*, 446 (7138).
- Kohlberg L., Mayer R. (2000). *Rozwój jako cel wychowania*, przeł. P. Kwieciński, A. Nałaskowski, [w:] Z. Kwieciński (red.), *Alternatywy myślenia o/dla edukacji*, IBE, Warszawa.
- Kondratowicz-Krasińska A. (2017). *Koncepcja empatii w filozofii moralności Immanuela Kanta i Davida Hume'a, Filo - Sofija* Nr 36.
- Krupenye Ch., Kano F., Hirata S., Tomasello M. (2016). *Great apes anticipate that other individuals will act according to false beliefs* [w:] *Science*, 354 (6308):110-114.
- Kurek Ł., (2010). *Problem wolnej woli z perspektywy nauk biologicznych*, <https://biolawgy.files.wordpress.com/2010/06/problem-wolnej-woli-z-perspektywy-nauk-biologicznych1.pdf>, Dostęp: 10.01.2018.
- Libet B., Gleason, C., Wright, E. i in. (1983). *Time of conscious intention to act in relation to onset of cerebral activity (readiness potential)* the Unconscious Initiation of a Freely [w:] *Brain*, 106.
- Marzec - Remiszewski M. (2016). *Czy wnioski z eksperymentów naukowych badających wolną wolę są uzasadnione? Przegląd i analiza krytyki eksperymentów Benjamina Libeta i Johna - Dylana Haynesa*, [w:] *ARGUMENT: Biannual Philosophical Journal*, Vol. 6 (2/2016).
- Niebrój L. T. (2010). *Neuroetyka: nowa jakość etyki medycznej?* [w:] *Annales Academiae Medicae Stetinensis - Roczniki Pomorskiej Akademii Medycznej w Szczecinie*: 59.
- Piaget J., *Rozwój ocen moralnych dziecka*, Państwowe. Wydawnictwo Naukowe, Warszawa 1967.
- Preston D. S., de Waal B. M. F. (2002). *Empathy: Its ultimate and proximate bases* [w:] *Behavioral and Brain Sciences*; 25.
- Przybysz P., Dziarnowska W. (2012). *Emocje i dylematy moralne z perspektywy neuroetyki* [w:] *Studia z Kognitywistyki i Filozofii Umysłu*, tom 6 nr 1.
- Rizzolatti G., Fadiga L., Gallese V., i in. (1996). *Premotor cortex and the recognition of motor actions*. [w:] *Cognitive Brain Research*; 3: 131-141.
- Roskies A. (2002). *Neuroethics for the New Millenium*, *Neuron*, [http://www.cell.com/neuron/fulltext/S0896-6273\(02\)00763-8](http://www.cell.com/neuron/fulltext/S0896-6273(02)00763-8). Dostęp 11.01.2018.
- Vetulani J. (2007). *Dekalog od pasa w górę*, *Gazeta Wyborcza*. <http://wyborcza.pl/duzyformat/1,127290,4553472.html?disableRedirects=true> Dostęp 11.01.2018.
- de Waal, Frans B. M. (2013). *Małpy i filozofowie. Skąd pochodzi moralność?*, Copernicus Center Press, Kraków.

Neuroethics – the brain and morality

Anna Kot

Throughout the ages issues of morality have been connected with philosophy. Presently when a dynamic development of neurobiological research is observed, we are witnesses the formation of a new field of science – neuroethics, which shed new light on sphere of human morality.

In this text I have tried to: 1) analysis of the issues connected with the formation of neuroethics and its research subject, and also: 2) present main results of researches into biological basis of morality. In the light of recent research reports I present such problem as: a) formulating moral judgments in perspective of activity of the brain's centre of emotions, b) the role of neurons in the development of empathy and also neurophysiological basis of free will. To take up this subject is so important because the purpose of neuroscience researches in legal system, education, marketing and military may in near future change on our life.

Key words: neuroscience, neuroethics, empathy, mirror neurons, free will, Haynes experiment

Interaktywne metody dydaktyczne jako element kształcenia studentów medycyny – zarys problematyki

Jan Pęksa

DOI: 10.24131/3247.180208

Streszczenie:

Nauczanie według encyklopedycznej definicji jest planową pracą nauczyciela z uczniami, umożliwiającą im zdobywanie wiadomości, umiejętności, nawyków oraz rozwijanie ich osobowości. Jest również kierowaniem procesem uczenia się. Definicja ta podkreśla konieczną interakcję nauczyciela z uczniami, studentami oraz zwraca uwagę na wielowymiarowość efektów, które powinny być uzyskiwane podczas prawidłowo przebiegającego procesu kształcenia. W dzisiejszych czasach tradycyjne metody bardzo często nie są na tyle ciekawe i skuteczne, aby uczniowie stosowali je z dużym zainteresowaniem i potrafili odnieść informacje z nich wynikające do własnych doświadczeń. W pracy przedstawiono trzy wybrane interaktywne metody dydaktyczne: nauczanie oparte o problem, metodę portfolio, mapę myśli wraz z omówieniem ich metodyki i podaniem zalet oraz potencjalnych ograniczeń. Podane zostały również obserwacje własne autora powstałe w oparciu o prowadzenie zajęć z wykorzystaniem elementów interaktywnych metod nauczania. Metody te mogą być z powodzeniem stosowane w codziennej pracy dydaktycznej z uczniami i studentami większości kierunków.

Słowa kluczowe: interaktywne metody nauczania, medycyna, nauczanie oparte o problem, mapa myśli

otrzymano: 30.01.2017; przyjęto: 5.06.2017; opublikowano: 31.08.2018



mgr Jan Pęksa: lekarz, doktorant na Wydziale Lekarskim, Collegium Medicum, Uniwersytet Jagielloński

Wprowadzenie

Nauczanie według encyklopedycznej definicji jest planową pracą nauczyciela z uczniami, umożliwiającą im zdobywanie wiadomości, umiejętności, nawyków oraz rozwijanie ich osobowości. Jest również kierowaniem procesem uczenia się (Encyklopedia PWN). Przytoczona definicja podkreśla konieczną interakcję nauczyciela z uczniami, studentami oraz zwraca uwagę na wielowymiarowość efektów, które powinny być uzyskiwane podczas prawidłowo przebiegającego procesu kształcenia.

Rozwój natomiast jest długotrwałym procesem kierunkowych zmian, w którym można wyróżnić prawidłowo po sobie następujące etapy przemian danego obiektu. Można stwierdzić różnicowanie się obiektu pod określonym względem (Encyklopedia PWN). Nie ulega wątpliwości, że osoby odpowiadające za system kształcenia powinny dążyć do tego, aby rozwój uczniów i studentów dokonujący się przy udziale nauczycieli szkolnych oraz akademickich był jak najefektywniejszy. Jedną z najważniejszych metod pozwalających na poprawę efektów kształcenia i lepsze przygotowanie uczniów do pełnionego w przyszłości zawodu jest wykorzystanie w nauczaniu interaktywnych metod dydaktycznych (Yakovleva i Yakovlev, 2014).

Dawniej w nauczaniu stosowane były tradycyjne metody, w których nauczyciel był jedynym źródłem wiedzy, ewentualnie pozwalano na pracę zespołową. W dzisiejszych czasach tradycyjne metody bardzo czę-

sto nie są na tyle ciekawe i skuteczne, aby uczniowie stosowali je z dużym zainteresowaniem i potrafili odnieść informacje z nich wynikające do własnych doświadczeń (Dytfeld i Smółka).

Przeprowadzone wśród studentów kierunków medycznych badania uwidaczniają, że aż 85% uczniów wskazuje zajęcia przeprowadzane przy użyciu komputerów jako typ zajęć najbardziej niezawodny i najbardziej im odpowiadający, 90% osób stwierdza, że wykorzystanie technik audiowizualnych bardzo dobrze rozwija zdolność zrozumienia poruszanej tematyki, 70% respondentów wskazuje nauczanie w grupach, zespołach jako dobre doświadczenie, 90% ankietowanych podaje, że odgrywanie ról i symulacja są dla nich bardzo interesujące (Deepinder i wsp., 2011).

Również młodsi uczniowie, np. szkół podstawowych wykazują bardzo duże zainteresowanie interaktywnymi metodami nauczania takimi jak odgrywanie inscenizacji, dramy lub wykorzystanie na lekcjach elementów różnych gier, w tym gier komputerowych. Ponad 80% nauczycieli korzystających z tych metod spostrzega ich efektywność i następujący przy ich pomocy wzrost zaangażowania uczniów. Jako ograniczenia stosowania aktywizujących metod nauczania wskazują jednak głównie brak czasu na ich wdrażanie, w następnej kolejności wymieniają zbyt duże liczebności uczniów w klasach, brak odpowiednich pomocy dydaktycznych lub ograniczenia przestrzenne (Czepiżak i Wądołowski).

W pracy zostaną przedstawione trzy wybrane interaktywne metody dydaktyczne, z omówieniem ich metodyki i podaniem zalet oraz potencjalnych ograniczeń. Metody te, w opinii autora, mogą być z powodzeniem stosowane w codziennej pracy dydaktycznej z uczniami i studentami większości kierunków. Podane zostaną również obserwacje własne autora powstałe w oparciu o prowadzenie zajęć z wykorzystaniem elementów interaktywnych metod nauczania.

Charakterystyka i podział interaktywnych metod nauczania

Interaktywne metody nauczania są metodami kładącymi nacisk na twórczość, samodzielność dochodzenia do wiedzy, umiejętność zbierania i wyszukiwania informacji. Uczą one rozwiązywania napotykaných problemów współdziałając w grupie oraz zachęcają do zainteresowania się wykonywanym w przyszłości zawodem (Yakovleva i Yakovlev, 2014).

Metody te charakteryzują się dużą siłą stymulowania aktywności uczniów i nauczycieli, wysoką skutecznością, dużą różnorodnością i atrakcyjnością. Główną ich zaletą jest to, że podczas korzystania z nich rozwijane są umiejętności przydatne nie tylko podczas lekcji i ćwiczeń, ale również w codziennym życiu, np. umiejętność analitycznego myślenia, łączenia poszczególnych zdarzeń i faktów w związku przyczynowo-skutkowe, umiejętność właściwego zachowania się w nowej sytuacji oraz wyciągania adekwatnych wniosków (Czepiżak i Wądołowski).



Ryc. 1. Sposoby uczenia się według modelu VARK

Źródło: <https://pl.pinterest.com/pin/211174957416656/> [data dostępu: 27.08.2018].

Interaktywne metody nauczania mogą zostać podzielone na 3 główne grupy:

- 1. Metody problemowe** – ich głównym zadaniem jest rozwijanie umiejętności krytycznego myślenia. Polegają one na postawieniu przed uczniami pewnego problemu oraz na organizowaniu procesu poznawczego. W tych metodach wykorzystywane są różnorodne źródła informacji takie jak artykuły z czasopism naukowych, filmy dydaktyczne, fotografie, rysunki, źródła internetowe. Uczniowie korzystający z metod tej grupy ćwiczą umiejętność analizowania, wyjaśniania, oceniania, porównywania i wnioskowania. Przykładowe metody zaliczane do tej grupy, to burza mózgów, obserwacja, dyskusja panelowa, metoda problemowa (nauczanie oparte o problem), studium przypadku;
- 2. Metody ekspresji i impresji** – głównie nastawione są na emocje i przeżycia. Wykonywanie określo-

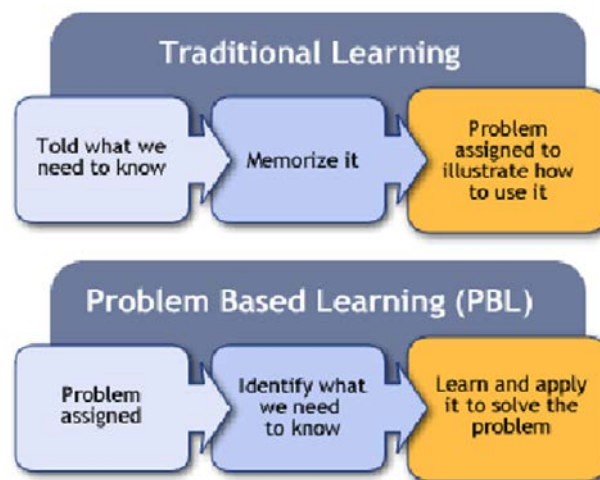
nych zadań wywołuje u uczniów doznania, które pomagają w zapamiętywaniu materiału. Przykładowe metody zaliczane do tej grupy to: drama, metoda symulacyjna, mapa mózgu, metoda laboratoryjna, metoda projektu (portfolio);

- 3. Metody graficznego zapisu** – w których proces podejmowania decyzji przedstawiany jest na rysunkach, schematach. Zachęcają one do samodzielnego podejmowania decyzji. Przykładowe metody zaliczane do tej grupy to: rybi szkielet, plakat, mapa myśli, śnieżna kula, mapa skojarzeń (Czepiżak i Wądołowski).

Warto podkreślić, że za stosowaniem interaktywnych metod dydaktycznych w kształceniu przemawia fakt, że często wykorzystują one wszystkie sposoby uczenia się określone według modelu VARK: *Visual* – ang. wizualne, *Aural* – ang. słuchowe, *Read/write* – ang. odczytu/zapisu oraz *Kinesthetic* – ang. kinestetyczne (Fowler i wsp., 2017). Sposoby uczenia się według modelu VARK obrazuje rycina nr 1.

Nauczanie oparte o problem

Nauczanie oparte o problem (ang. *Problem Based Learning – PBL*) jest metodą, w której przed studentami stawia się pewne zadanie, problem który w jak najbardziej samodzielny sposób powinni rozwiązać. Pracują oni w grupie, która ma swojego opiekuna wspomagającego ich w procesie uczenia się i rozwiązywania problemu (University of York). Ten system nauczania został wprowadzony początkowo w Kanadzie, w McMaster University, w latach 60. XX wieku, a następnie przeniesiono go również do innych państw i innych uczelni (De Graaff i Kolmos, 2003). Warto podkreślić, że zalety nauczania opartego o problem podkreślali również polscy nauczyciele i dydaktycy tacy jak Wincenty Okoń. Poświęcił on omawianemu zagadnieniu między inny-



Ryc. 2. Porównanie tradycyjnych metod nauczania z nauczaniem opartym o problem (PBL)

<https://presentlygifted.weebly.com/problem-based-learning.html> [data dostępu: 27.08.2018].

mi dwie ze swoich prac, opisując w nich szczegółowo tą metodę nauczania (Okoń, 1964, 1987).

Zasadnicza różnica między tradycyjnymi metodami nauczania, a nauczaniem opartym o problem polega na tym, że w PBL na początku procesu edukacyjnego jest pewne zadanie. To właśnie ono stymuluje uczniów do poszukiwania informacji i poszerzania wiedzy. W tradycyjnych metodach nauczania z kolei na początku przekazywane są informacje, a potem na ich podstawie rozwiązywane są zadania. Tą istotną różnicę przedstawiają diagramy z ryciny nr 2.

Zaletą stosowania PBL jest większe zaangażowanie studentów podczas zajęć niż podczas uczestnictwa w tradycyjnej ich formie oraz łączenie wiedzy teoretycznej z umiejętnościami praktycznymi, technicznymi oraz kompetencjami społecznymi (Multan, 2017). Główną wadą zastosowania PBL jest to, że jest to metoda wymagająca dużej ilości czasu oraz bardzo dobrej organizacji zajęć, gdyż uczniowie korzystając z niej powinni pracować w niewielkich grupach nadzorowanych przez nauczyciela. Wymagane jest też wcześniejsze, często czasochłonne przygotowanie przypadków PBL przez nauczycieli. Podobne ograniczenia są zresztą wskazywane przez nauczycieli również w kontekście korzystania z innych interaktywnych metod nauczania (Dytfeld i Smółka).

Zajęcia prowadzone przez autora są zajęciami klinicznymi, „przy łóżku pacjenta” i w dużej mierze korzystają z metod PBL. Na początku zajęć, po krótkim wprowadzeniu, następuje samodzielne zbieranie wywiadu lekarskiego przez studentów (badanie podmiotowe), potem badanie fizykalne wykonywane pod nadzorem asystenta (badanie przedmiotowe), a na końcu szczegółowe omówienie danego przypadku. Zajęcia są w bardzo dużej mierze interaktywne, a studenci zachęceni do samodzielnego proponowania diagnostyki, przeglądania wyników badań dodatkowych, wskazy-

wania właściwego leczenia i rozwiązywania innych problemów medycznych. Nie jest to jednak klasyczna forma PBL, ponieważ podczas zajęć nie występuje trzymanie się wcześniej określonego i przygotowanego scenariusza. Zajęcia prowadzone bez ściśle określonego planu mogą mieć większą dynamikę, daje to większą elastyczność w porównaniu do korzystania z przygotowanych wcześniej schematów PBL.

Portfolio

Portfolio, „teczka” jest zbiorem prac ucznia, studenta przedstawiającym jego wysiłek, postępy i osiągnięcia. Jest to metoda od wielu lat praktykowana na wszystkich szczeblach nauczania w Stanach Zjednoczonych (Centrum Edukacji Obywatelskiej). Metoda ta jest popularna i bardzo często stosowana przez nauczycieli zarówno przedmiotów ogólnokształcących, jak i zawodowych, pozwala na rozwijanie i doskonalenie umiejętności najbardziej poszukiwanych na współczesnym rynku pracy, czyli umiejętności pracy w grupie, samodzielnego poszukiwania wiedzy, rozwiązywania problemów, krytycznego myślenia, i sztuki prezentacji (Czekaj-Kotynia, 2013). Polega ona na tworzeniu przez ucznia portfolio, w skład którego mogą wchodzić materiały źródłowe: notatki i artykuły prasowe dotyczące analizowanego zagadnienia, graficzne przedstawienia problemów, fotografie, rysunki, notatki z lektur, aforyzmy, ważne myśli, fragmenty aktów prawnych, eseje napisane przez ucznia przedstawiające źródła analizowanego problemu, bibliografia zawierająca spis wszystkich źródeł spis wszystkich materiałów z teczki z krótkimi uzasadnieniami ich doboru (Centrum Edukacji Obywatelskiej).

Zalety opisywanej metody są związane z tym, że uczniowie tworzący portfolio nabywają umiejętności badawcze, biblioteczne oraz współpracy z innymi osobami. W 2011 roku 26 spośród 27 (96,3%) badanych

studentów psychologii stwierdziło, że kurs z elementami tworzenia portfolio, w którym brali udział, zmienił korzystnie ich sposób uczenia się danego przedmiotu lub zwiększył umiejętność współpracy i zarządzania projektami (Lai-Yeung, 2011). Wady tej metody wiążą się z tym, że może być bardzo wymagająca dla uczniów, ale też nauczycieli. Z pewnością do wykonania dobrego portfolio konieczna jest duża ilość poświęconego czasu. Również nauczyciel musi wygospodarować z zajęć czas na przekazywanie informacji: jak zaplanować i wykonać portfolio, musi określić cele, nauczyć opracowywania strategii twórczej oraz pomagać w tworzeniu projektów. Na końcu oczywiście musi ocenić otrzymane prace. Mogą występować również problemy z obiektywnym ocenieniem różnorodnych prac uczniów (Teachnology).

Ograniczenia stosowaniu tej metody podczas prowadzonych przez autora zajęć związane są w pierwszej kolejności z tym, są to ćwiczenia kończące się tylko zaliczeniem bez wystawiania na końcu oceny. Ten fakt z pewnością działałby demotywująco na pracę studentów przy tworzeniu zadanych portfolio. Istnieje duże prawdopodobieństwo, że wykonywaliby oni swoje prace tak, żeby je zaliczyć przy jak najmniejszym nakładzie sił. Portfolio jako forma nauczania oraz egzekwowania wiedzy prawdopodobnie sprawdziłaby się lepiej w przypadku prowadzenia dłuższych bloków zajęciowych, szczególnie kończących się wystawieniem studentowi oceny.

Przykładowe elementy portfolio studentów kończących blok zajęć z interny – kardiologii, które mogłyby zostać użyte to:

1. Dokładnie opisany wywiad i badanie fizykalne jednego wybranego przez studenta pacjenta.
2. Załączony skserowany lub wydrukowany wybrany elektrokardiogram wraz z jego opisem samodzielnie wykonanym przez studenta.

3. Schemat patofizjologiczny danej jednostki chorobowej wykonany (narysowany, opracowany) samodzielnie przez studenta.

Obecnie autor artykułu nie posiada własnych doświadczeń związanych z przydzielaniem studentom zadania polegającego na wykonaniu portfolio, jednak ta metoda nauczania z pewnością stanowi ciekawą, wartą wprowadzenia formę oceny studentów.

Mapa myśli

Mapa myśli polega na subiektywnym, odpowiadającym logice i sposobowi uczenia się ucznia porządkowaniu wiedzy. Twórcą tej metody jest Tony Buzan, który opracowując mapy wykorzystał najnowsze osiągnięcia medycyny dotyczące zasad i pracy ludzkiego mózgu. W dydaktyce nazywana jest mapą mentalną, pojęciową lub też mapą pamięci (Buzan). Mapa myśli powstaje poprzez umieszczenie w centralnej części kolorowego rysunku. Od niego powinny odchodzić grube linie z najważniejszymi słowami kluczowymi w postaci wyrazów lub kolejnych obrazów. Od tych linii odchodzą kolejne, cieńsze z mniej ważnymi informacjami, a od nich jeszcze następne, jeszcze cieńsze. Mapy myśli nie mają żadnych ograniczeń pod względem wielkości sporządzanych notatek. Według zaleceń autorów tej metody powinny one przyjmować strukturę promienistą, co odzwierciedla sposób myślenia, opierający się na tworzeniu ciągu następujących po sobie kolejnych skojarzeń (Smolińska, Szychowski, 2011).

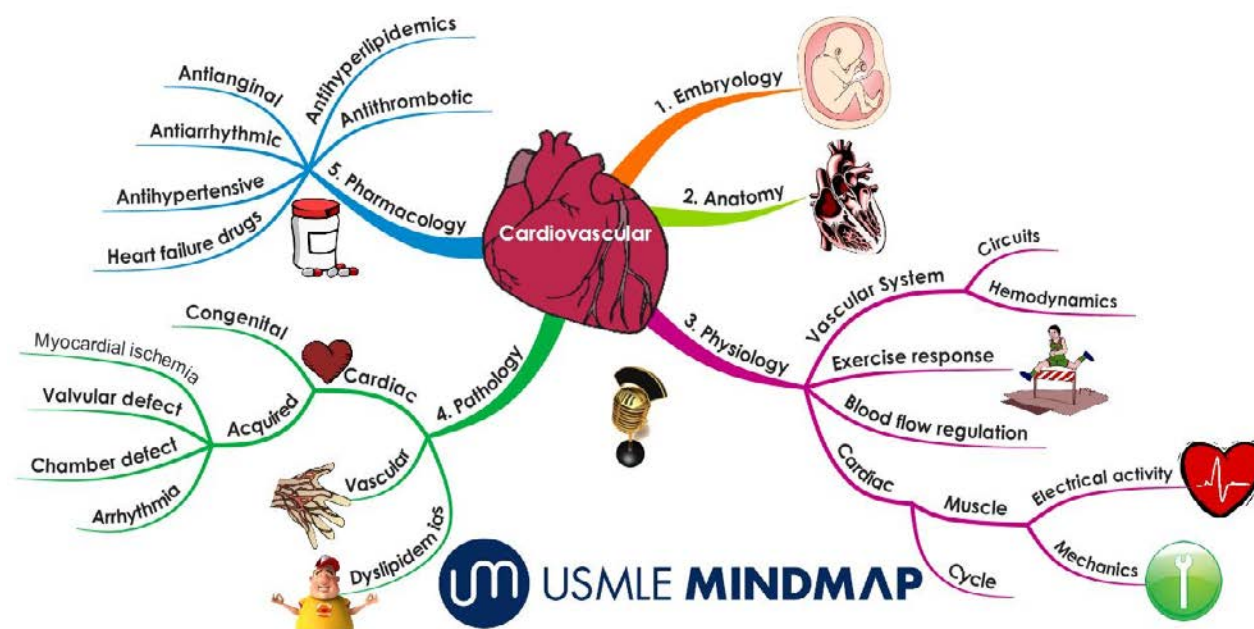
Metoda ta ma bardzo wiele zalet, np. pozwala uporządkować, posegregować omawiane zagadnienia i pojęcia. Ważne jest, aby tworząc tego typu mapy podążać za tokiem rozumowania uczniów, nie narzucając odgórnie swoich upodobań w kwestii toku myślenia. Mapa mózgu jest niezwykle użyteczna podczas burzy mózgów, ponieważ zachęca do kreatywności i innowacji.

(Smolińska, Szychowski, 2011). Jeśli chodzi o minusy tej metody, to są one nieliczne i wiążą się z tym, że dla części ludzi, myślących w bardzo ścisły i logiczny sposób mapowanie umysłu może być bardzo trudne. Ponadto tworzenie mapy myśli może być czasochłonne, a schematy stworzone przez jedną osobę mogą być trudne do zrozumienia dla innych (Mindmap Software).

W przekonaniu autora, biorąc pod uwagę specyfikę prowadzonych przez niego zajęć, metoda mapy myśli ma mało ograniczeń. Mogą one dotyczyć dużej ilości czasu potrzebnego do tworzenia mapy lub zbyt dużego skomplikowania omawianych mechanizmów do łatwe-

go przedstawienia ich w postaci schematu. Prowadzone przez autora zajęcia zawierają wiele elementów metody mapy myśli z obserwowanymi dobrymi rezultatami. Studenci, którzy widzą, że wymieniane przez nich objawy chorób, grupy leków czy elementy badania fizykalnego zapisywane są w odpowiednich miejscach kartki/tablicy są bardziej skupieni podczas zajęć, dzięki zaangażowaniu u nich oprócz zmysłu słuchu również zmysłu wzroku, a także wyobraźni.

Przykładową mapę myśli porządkującą kategorie i pojęcia związane z układem sercowo-naczyniowym człowieka przedstawiono na rycinie nr 3.



Ryc. 3. Mapa myśli porządkująca kategorie i pojęcia związane z układem sercowo-naczyniowym

Źródło: <http://www.mindmapmad.com/mappy-awards-november-2015-amazing-mind-maps/#symple-tab-education> [data dostępu: 30.01.2018].

Podsumowanie

Podsumowując można powiedzieć, że nowoczesna dydaktyka z pewnością powinna korzystać z interaktywnych metod nauczania. Warto stosować w kształceniu metody angażujące wiele zmysłów, pobudzające kreatywność, zwiększające stopień interakcji ucznia z nauczycielem oraz z omawianym zagadnieniem. Przedstawione w artykule interaktywne metody nauczania należące do różnych grup: nauczanie oparte o problem, mapa myśli oraz portfolio mogą zostać z dobrym skutkiem stosowane w pracy z uczniami i studentami większości kierunków. Można przy okazji wspomnieć o nowych technologiach, których wdrażanie do codziennej pracy z uczniami także podnosi jakość nauczania, np. pozytywnie ocenione w prospektywnych badaniach wykorzystanie podczas zajęć takich pomocy jak interaktywne systemy do głosowania (Datta, Datta i Venkates, 2015). Jednak metody związane z wprowadzaniem do użycia nowoczesnych rozwiązań technicznych wiążą się z koniecznymi do poniesienia znacznymi nakładami finansowymi. Nakłady te nie są natomiast konieczne w przypadku stosowania omówionych w artykule metod.

Literatura

- Buzan T. *Inventor of Mind Mapping*. Źródło: <http://www.tonybuzan.com/about/mind-mapping/> [data dostępu: 27.08.2018].
- Centrum Edukacji Obywatelskiej. *Przegląd aktywnych metod nauczania*. Źródło: http://www.ceo.org.pl/sites/default/files/news-files/przegląd_aktywnych_metod_nauczania.pdf [data dostępu: 27.08.2018].
- Czekaj-Kotynia K (2013). *Nowoczesne metody dydaktyczne w procesie kształcenia*. Źródło: <http://kompetencje.org/materialy/zst/nowoczesne-metody-dydaktyczne.pdf> [data dostępu: 27.08.2018].
- Czepiżak A, Wądołowski M. *Metody aktywizujące w nauczaniu*. Zespół Edukacyjny w Trzebiatowie. Źródło: http://www.zet.edu.pl/sites/default/files/metody_aktywizujace.pdf [data dostępu:

- 27.08.2018].
- Datta R, Datta K, Venkatesh (2015). *Evaluation of interactive teaching for undergraduate medical students using a classroom interactive response system in India*. Med J Armed Forces India. 2015 Jul; 71(3): 239–245. Źródło: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4534540/> [data dostępu: 27.08.2018].
- Deepinder K, Jaswinder S, Seema et. al. (2011). *Role of interactive teaching in medical education*. International Journal of Basic and Applied Medical Sciences. 2011 Vol. 1 (1) September-December, pp. 54-60. Źródło: <http://www.cibtech.org/J-MEDICAL-SCIENCES/PUBLICATIONS/2011/Vol%201%20No.%201/12%20Interactive-teaching.pdf> [data dostępu: 27.08.2018].
- De Graaff E, Kolmos A (2003). *Characteristics of Problem-Based Learning*. Int. J. Engng Ed. Vol. 19, No. 5, pp. 657±662, 2003. Źródło: <https://www.ijee.ie/articles/Vol19-5/IJEE1450.pdf> [data dostępu: 27.08.2018].
- Dytfeld K, Smółka E. *Metody aktywizujące jako system motywowania uczniów do nauki*. Źródło: http://www.powiatostrzezowski.pl/asp/pliki/dok/publikacja_na_strone_p_katarzyny_dytfeld_i_p_eweliny_smolki.pdf [data dostępu: 30.01.2018].
- Encyklopedia PWN. *Nauczanie*. Źródło: <https://encyklopedia.pwn.pl/haslo/nauczanie;4009279.html> [data dostępu: 27.08.2018].
- Encyklopedia PWN. *Rozwój*. Źródło: <https://encyklopedia.pwn.pl/haslo/rozwoj;4009883.html> [data dostępu: 27.08.2018].
- Fowler A, Whitehurst K, Al Omran Y. et al. (2017). *How to study effectively*. Int J Surg Oncol (N Y). 2017 Jul; 2(6): e31. Źródło: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5673147/> [data dostępu: 27.08.2018].
- Lai-Yeung SWC (2011). *Using Student Learning Portfolios: Intended Outcomes and Additional Benefits*. Transformative Dialogues: Teaching & Learning Journal Volume 5 Issue 2 November 2011. Źródło: https://www.kpu.ca/sites/default/files/Teaching%20and%20Learning/TD.5.2.2.Lei-Yeung_Using_Student_Learning_Portfolios.pdf [data dostępu: 27.08.2018].
- Mindmap Software. *What Are the Advantages and Disadvantages of Mind Maps?*. Źródło: <http://www.mindmapsoft.com/advantages-disadvantages-mind-map/> [data dostępu: 27.08.2018].
- Multan E (2017). *Metoda problemowa (PBL) w procesie dydaktycznym uczelni wyższej*. Zeszyty Naukowe UNIwersytetu PRZYRODNICZO-HUMANISTYCZNEGO w SIEDLCACH. Nr 113. Źródło: <https://repozytorium.uph.edu.pl/bitstream/handle/11331/1416/MultanE.%20Metoda%20problemowa%20%28PBL%29.pdf?sequence=1> [data dostępu: 27.08.2018].
- Okoń W (1964). *U podstaw problemowego uczenia się*. Warszawa, Państwowe Zakłady Wydawnictw Szkolnych. ISBN: 167762.
- Okoń W (1987). *Nauczanie problemowe we współczesnej szkole*. Warszawa, Wydawnictwa Szkolne i Pedagogiczne. ISBN : 830203231X.
- Smolińska J, Szychowski Ł (2011). *Techniki efektywnego uczenia się*.

Wydanie 1, wyd. Elitmat. Źródło: http://zslgoraj.pl/files/file/pedagog/TECHNIKI_EFEKTYWNEGO_UCZENIA_SIE.pdf [data dostępu: 27.08.2018].

Technology. *The Pros and Cons of Assessing Students through Portfolios*. Źródło: <http://www.teach-nology.com/litined/assessment/alternative/portfolios/> [data dostępu: 27.08.2018].

University of York. York Law School. *GUIDE TO PROBLEM-BASED LEARNING*. Źródło: https://www.york.ac.uk/media/law/documents/pbl_guide.pdf [data dostępu: 27.08.2018].

Yakovleva NO, Yakovlev EV (2014). *Interactive teaching methods in contemporary higher education*. Pacific Science Review, Volume 16, Issue 2, June 2014, pp. 75-80. Źródło: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1229545014000175> [data dostępu: 27.08.2018].

Interactive teaching methods as an element of educating medical students - an outline of the issues

Jan Pęksa

Teaching according to the encyclopedic definition is a planned teacher's work with students, enabling them to acquire messages, skills, habits and develop their personality. It is also the management of the learning process. This definition emphasizes the necessary interaction of the teacher with students and draws attention to the multidimensionality of the effects that should be achieved during a properly conducted education process. Nowadays, traditional methods are very often not so interesting and effective for students and they can not interest them and can not relate information resulting from their own experiences. The article presents three selected interactive didactic methods: problem-based learning, portfolio creation, mind map with discussing their methodology and giving advantages and potential limitations. Author's own observations based on conducting classes using elements of interactive teaching methods were also given. These methods can be successfully used in everyday didactic work with students of most fields.

Key words: interactive teaching methods, medicine, problem based learning, mind map

Bioróżnorodność martwego drewna – scenariusz zajęć

Magdalena Zboińska

UWAGA

Karta Pracy Ucznia do pobrania:

<http://ebis.ibe.edu.pl/materialy/ebis-2018-2-zboinska-1-kp.pdf>

Temat zajęć: Rola martwego drewna w zachowaniu bioróżnorodności lasu

Charakter zajęć: praca z tekstem, obserwacje martwego drewna w lesie, dyskusja

Miejsce przeprowadzenia zajęć: las, w którym znajduje się martwe drewno (nie może to być jednak obszar chroniony uniemożliwiający zejście ze szlaku, czyli np. park narodowy lub rezerwat)

Proponowany termin: kwiecień - listopad

Czas trwania zajęć: cały dzień

Adresaci: uczniowie licem lub technikum (IV etap edukacyjny, biologia, zakres rozszerzony)



mgr Magdalena Zboińska: Zakład Fizjologii Molekularnej Roślin, Instytut Biologii Eksperymentalnej, Wydział Nauk Biologicznych, Uniwersytet Wrocławski

Odniesienie do podstawy programowej

Cele kształcenia:

- I. Poznanie świata organizmów na różnych poziomach organizacji życia.
Uczeń (...) przedstawia związki między strukturą a funkcją na różnych poziomach organizacji życia, przedstawia i wyjaśnia zależności między organizmem a środowiskiem, wskazuje źródła różnorodności biologicznej i jej reprezentację na poziomie genetycznym, gatunkowym i ekosystemów; interpretuje różnorodność organizmów na Ziemi jako efekt ewolucji biologicznej.
- III. Pogłębienie znajomości metodyki badań biologicznych.
Uczeń rozumie i stosuje terminologię biologiczną; planuje, przeprowadza i dokumentuje obserwacje (...), formułuje wnioski z przeprowadzonych obserwacji i doświadczeń.
- V. Rozumowanie i argumentacja.
Uczeń objaśnia i komentuje informacje, wyjaśnia zależności przyczynowo-skutkowe, formułuje wnioski (...).
- VI. Postawa wobec przyrody i środowiska.
Uczeń (...) prezentuje postawę szacunku wobec siebie i wszystkich istot żywych, środowiska (...)

Treści nauczania:

- VII. Ekologia.
4. Struktura i funkcjonowanie ekosystemu. Uczeń:
 - 2) na przykładzie lasu wykazuje, że zróżnicowana struktura przestrzenna ekosystemu zależy zarówno od czynników fizykochemicznych (zmienność środowiska w skali lokalnej), jak i biotycznych (tworzących go gatunków – np. warstwy lasu);
 5. Przepływ energii i krążenie materii w przyrodzie.
Uczeń:

- 3) wykazuje rolę, jaką w krążeniu materii odgrywają różne organizmy odżywiające się szczątkami innych organizmów;

VIII. Różnorodność biologiczna Ziemi. Uczeń:

- 1) (...), podaje przykłady miejsc charakteryzujących się szczególnym bogactwem gatunkowym;

Metody nauczania: słowne, obserwacyjne

Środki dydaktyczne: naturalne (martwe drewno, żywe organizmy występujące w lesie), zdjęcia, wykres, teksty źródłowe

Sprzęt niezbędny na wycieczce:

- aparat fotograficzny/telefon z możliwością robienia zdjęć,
- karta pracy,
- twarda podkładka do pisania w terenie,
- długopis,
- dowolne atlasy do oznaczania roślin, zwierząt, grzybów,
- lupki.

Wprowadzenie

Celem zajęć jest uświadomienie uczniom jak istotną rolę w zachowaniu bioróżnorodności i homeostazy ekosystemów leśnych pełni martwe, rozkładające się drewno. Zgodnie z podstawą programową, podstawowe pojęcia związane z różnorodnością biologiczną (poziomy bioróżnorodności, zagrożenia różnorodności biologicznej) poruszane są przy realizacji zakresu podstawowego przedmiotu biologia na IV etapie edukacji. Zagadnienia te są później omawiane szerzej, jeżeli uczeń realizuje przedmiot w zakresie rozszerzonym. Proponowane zajęcia skierowane są przede wszystkim do uczniów z klas z rozszerzoną biologią. Łączą w sobie kilka bloków tematycznych i prócz zagadnienia różnorodności

biologicznej umożliwiają także odwołanie się do treści związanych z ekologią (takich jak krążenie materii w przyrodzie, siedlisko, nisza ekologiczna, mikroklimat, procesy glebotwórcze), jeżeli materiał ten został przerobiony wcześniej oraz przypomnienie i podsumowanie wiedzy uzyskanej przy omawianiu różnorodności organizmów (grzybów, roślin i zwierząt). Niezbędne jest, by tematy związane z systematyką organizmów żywych zostały omówione przed przeprowadzaniem zajęć dotyczących bioróżnorodności.

Proponowany przebieg zajęć

I. Wprowadzenie do tematu, wyjaśnienie uczniom celu zajęć

Nauczyciel poprzez zadanie uczniom odpowiednich pytań wprowadza ich w tematykę zajęć. Proponowane pytania:

- Czy jest bioróżnorodność, jakie są jej poziomy?
- Co rozumiemy pod pojęciem martwe drewno?
- Skąd w lesie bierze się martwe drewno?

Nauczyciel dzieli uczniów na grupy, rozdaje im karty pracy, które mogą wypełniać indywidualnie lub w grupach, w których pracują.

II. Zadanie teoretyczne dla uczniów – karta pracy (zadania 1., 2., 3.)

Uczniowie uzupełniając kartę pracy opisują jaką rolę w ekosystemach leśnych pełni martwe drewno. Mogą pracować w grupach lub indywidualnie.

III. Podsumowanie wyników

Wybrani uczniowie odczytują wyniki swojej pracy. Nauczyciel podsumowuje teoretyczną część zajęć i przechodzi do części praktycznej.

IV. Zadanie praktyczne dla uczniów (dotyczy zadań 4. i 5. w karcie pracy):

- zaobserwowanie różnic w wyglądzie rozkładającego się drewna,
- opisanie bioróżnorodności martwego drewna.

Uczniowie obserwują zmiany jakie zachodzą w strukturze i barwie drewna w wyniku jego rozkładu. Następnie, podzieleni na grupy kilkuosobowe, starają się odnaleźć w lesie, w którym się znajdują jak największą liczbę gatunków roślin, śluzowców, grzybów i zwierząt występujących na martwym, murszejącym drewnie. Fotografują każdy gatunek i przy pomocy książek pożyczonych ze szkolnej biblioteki (kluczy do oznaczania, atlasów) próbują zaklasyfikować go do jak najniższej jednostki systematycznej.

Uczniowie pracując w grupach i uzupełniają drugą część karty pracy (zadanie 4. i 5.).

V. Podsumowanie części praktycznej i całych zajęć

1. Uczniowie porównują wyniki pracy w grupach odczytując listę organizmów jakie udało im się oznaczyć.
2. W oparciu o wiedzę wyniesioną z zajęć uczniowie wyjaśniają znaczenie poniższych cytatów:

Wojciech Eichelberger: „To takie proste, naturalne, właściwe i potrzebne być starym, umierającym drzewem – być tym, co nigdy nie umiera, lecz przyobleka się jedynie w inne, niezliczone i zachwycające formy życia”.

prof. Andrzej Strumiłło: „Las, w którym nie ma martwych drzew jest chory”.

VI. Praca domowa

Zadaniem domowym jest stworzenie atlasu różnorodności gatunkowej martwego drewna w oparciu o fotografie wykonane w czasie wycieczki do lasu.

Dodatkową pracą domową dla zainteresowanych jest wyjaśnienie pojęć odnoszących się do organizmów bytujących na martwym drewnie.

Karta Pracy Ucznia do pobrania:

<http://ebis.ibe.edu.pl/materialy/ebis-2018-2-zboinska-1-kp.pdf>

Literatura

- Dubert F, Jurgowiak M, Marko-Worłowska M, Zamachowski W (2014). *Biologia na czasie 3*. Warszawa: Nowa Era
- Gutowski JM (2006). *Saproksylityczne chrząszcze*. KOSMOS. 55:53-73.
- Gutowski JM, Bobiec A, Pawlaczyk P, Zub K (2004). *Drugie życie drzewa*. Warszawa-Hajnówka: Wydawnictwo Fundacja WWF Polska
- <http://pracownia.org.pl/dzikie-zycie-numery-archiwalne,2129,article,2723>
- <http://www.encyklopedialesna.pl>
- <http://www.us.edu.pl/funkcje-martwych-drzew>
- https://pl.wikipedia.org/wiki/Gatunek_saproksyliczny
- https://www.mos.gov.pl/fileadmin/user_upload/mos/Aktualnosci/marzec_2016/Prof_J_Hilszczanski.pdf
- Łakomy P, Kwaśna H (2008). *Atlas hub*. Warszawa: MULTICO Oficyna Wydawnicza
- Puszcza Białowieska. Mapa turystyczna*. Dodatek do „Gazety Wyborczej”. ISBN: 978-83-268-2432-6. Warszawa: AGORA SA
- Wohlleben P (2016). *Sekretne życie drzew*. Kraków: Wydawnictwo Otwarte

Różnorodność biologiczna i jej ochrona: wokół konfliktu o Puszcę Białowieską – scenariusz zajęć

Magdalena Zboińska

UWAGA

Karta Pracy Ucznia do pobrania:

<http://ebis.ibe.edu.pl/materialy/ebis-2018-2-zboinska-2-kp.pdf>

Temat zajęć: Rola i ochrona ekosystemów leśnych

Charakter zajęć: zajęcia w grupach, praca z tekstem, dyskusja

Czas trwania zajęć: 45 minut

Adresaci: uczniowie licem lub technikum (IV etap edukacyjny, biologia, zakres podstawowy)



mgr Magdalena Zboińska: Zakład Fizjologii Molekularnej Roślin, Instytut Biologii Eksperymentalnej, Wydział Nauk Biologicznych, Uniwersytet Wrocławski

Odniesienie do podstawy programowej

Cele kształcenia:

- I. Poszukiwanie, wykorzystanie i tworzenie informacji.
Uczeń odbiera, analizuje i ocenia informacje pochodzące z różnych źródeł, ze szczególnym uwzględnieniem prasy, mediów i Internetu.
- II. Rozumowanie i argumentacja.
Uczeń interpretuje informacje i wyjaśnia zależności przyczynowo - skutkowe między faktami, formułuje wnioski, ocenia i wyraża opinie na temat omawianych zagadnień współczesnej biologii, zagadnień ekologicznych i środowiskowych.
- III. Postawa wobec przyrody i środowiska.
Uczeń rozumie znaczenie i konieczność ochrony przyrody; prezentuje postawę szacunku wobec siebie i wszystkich istot żywych; opisuje postawę i zachowanie człowieka odpowiedzialnie korzystającego z dóbr przyrody

Treści nauczania:

Różnorodność biologiczna i jej zagrożenia. Uczeń:

- 1) wskazuje przyczyny spadku różnorodności genetycznej, wymierania gatunków, zanikania siedlisk i ekosystemów;
- 2) przedstawia podstawowe motywy ochrony przyrody (egzystencjalne, ekonomiczne, etyczne i estetyczne);
- 6) przedstawia różnicę między ochroną bierną a czynną, przedstawia prawne formy ochrony przyrody w Polsce (...)

Cel zajęć:

Celem zajęć jest przeniesienie na praktyczny grunt wiedzy uzyskanej przez uczniów podczas realizacji bloku tematycznego „Różnorodność biologiczna i jej zagrożenia”.

Uczniowie w czasie lekcji zapoznają się z konfliktem o wycinkę drzewostanu w Puszczy Białowieskiej. Następnie, na podstawie zdjęć i fragmentami tekstów poświęconych problematyce ochrony lasów, gradacji kornika, bioróżnorodności, metodom wycinki drzew itp. przedstawiają argumenty za i przeciw wycince w Puszczy oraz wyrabiają własny osąd na temat sporu między przyrodnikami, UNESCO i leśnikami. Uczniowie pracują w grupach, co sprzyja dyskusji. Swoje przemyślenia mogą zaprezentować na forum klasowym. Drugą częścią scenariusza zajęć jest zadania, które zapoznaje uczniów ze znaczeniem lasów dla człowieka i funkcjonowania naszej planety. Może zostać ono omówione w czasie lekcji bądź potraktowane jako zadanie domowe.

Proponowany przebieg zajęć:

I. Nauczyciel dzieli uczniów na zespoły i rozdaje im karty pracy.

II. Nauczyciel zapoznaje uczniów z temat zajęć. W tym celu może przeczytać głośno „Wprowadzenie” do Zadania 1. na karcie pracy. Może także zadawać pytania np.:

- Czy uczniowie słyszeli o konflikcie związanym z wycinką drzewostanu w Puszczy Białowieskiej?
- Czy zapoznali się z tym zagadnieniem bliżej? Co wiedzą na ten temat?
- Czy uważają, że wiedza ta jest istotna dla każdego Polaka, czy też pozostają obojętni wobec problemu?
- Czy opinie publiczna powinna ingerować w ten konflikt (np. czy zwykli obywatele powinni podisywać apele do rządu o zaprzestanie wycinki czy rozwiązanie sporu pozostawić ludziom z odpowiednim wykształceniem np. ekologom i leśnikom)

- Czy uczniowie popierają wycinkę, czy są jej przeciwni?

III. Uczniowie zapoznają się z materiałami źródłowymi do Zadania 1. i uzupełniają karty pracy (dyskutują nad zagadnieniem w grupach, ale karty uzupełniają indywidualnie).

IV. Wybrani uczniowie (przedstawiciele grup lub chętni) odczytują swoje odpowiedzi do Zadania 1. Jeżeli w klasie pojawiają się różne opinie stanowi to przyczynek do dyskusji.

V. W zależności od dostępności czasu/woli Nauczyciela uczniowie przystępują do Zadania 2. lub wykonują to zadanie w domu.

Karta Pracy Ucznia do pobrania:

<http://ebis.ibe.edu.pl/materialy/ebis-2018-2-zboinska-2-kp.pdf>

Literatura

- <http://kochampuszcze.pl/>
- <http://whc.unesco.org/en/list/33>
- <http://wiadomosci.gazeta.pl/wiadomosci/7,114881,22295302,aktywisci-z-calej-europy-wstrzymali-wycinke-drzew-w-puszczy.html>
- <http://wiadomosci.onet.pl/tylko-w-onecie/rzez-puszczy-trwa/7py6mn7>
- <http://www.poranny.pl/wiadomosci/hajnowka/art/5361714,greenpeace-w-puszczy-bialowieskiej-wycinke-drzew-pod-kontrola,id,t.html>
- <http://www.profesor.pl/publikacja,6105,Artykuly,Przyroda-jako-zrodlo-natchnienia-pisarzy-poetow-i-malarzy>
- <https://bialystok.onet.pl/protest-ekologow-w-puszczy-bialowieskiej-zmierza-ku-koncowi/lws4xkc>
- <https://businessinsider.com.pl/wiadomosci/puszcza-bialowie-ska-ile-drzew-wycieto-w-2017-r/hrgb45w>
- https://pl.wikipedia.org/wiki/Cis_pospolity
- https://pl.wikipedia.org/wiki/Mi%C4%99dzynarodowy_Dzie%C5%84_R%C3%B3%C5%BCnorodno%C5%9Bci_Biologicznej
- https://pl.wikipedia.org/wiki/Puszcza_Bia%C5%82owieska
- <https://www.theguardian.com/environment/2010/sep/28/price-biodiversity-species-worth-cop10>
- Radziewicz J. *Lasy w walce z globalnym ociepleniem klimatu*. <http://www.rme.cbr.net.pl/index.php/ekologia-i-srodowisko/926-lasy-w-walce-z-globalnym-ociepleniem-klimatu>
- Rient R (2015). Wywiad z Adamem Wajrakiem. W: *Wysokie Obcasy z 31 października 2015*. Warszawa: AGORA SA, 45-47.
- Wohlleben P (2016). *Sekretne życie drzew*. Kraków: Wydawnictwo Otwarte
- Wohlleben P (2017). *Duchowe życie zwierząt*. Kraków: Wydawnictwo Otwarte
- Wulf A (2017). *Człowiek, który zrozumiał naturę. Nowy świat Alexandra von Humboldta*. Poznań: Wydawnictwo Poznańskie
- Zwaduch P. *Masowe występowanie kornika w Górach Stołowych*. Tablica dydaktyczna z terenu Parku Narodowego Gór Stołowych

Sposoby dyspersji nasion

– scenariusz zajęć

Zuzanna Jagiełło

UWAGA

Karta Pracy Ucznia do pobrania:

<http://ebis.ibe.edu.pl/materialy/ebis-2018-2-jagiello-kp.pdf>

Temat: Sposoby dyspersji nasion

Adresaci: uczniowie szkół podstawowych

Czas trwania zajęć: 45 minut

Cele ogólne:

- Uczniowie zostają zapoznani z klasyfikacją nasion i owoców.
- Omówienie budowy morfologicznej, anatomicznej nasion i owoców.
- Uczniowie poznają sposoby rozsiewania roślin.

mgr Zuzanna Jagiełło: doktorantka, Instytut Zoologii, Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu

Cele szczegółowe:

- Uczniowie poznają szczegółową budowę typowego nasiona i owocu.
- Omówienie budowy morfologicznej, anatomicznej nasion i owoców.
- Uczniowie poznają sposoby rozsiewania roślin oraz przykłady roślin rozsiewających się wg sposobu: obcosiewność (allochoria): hydrochoria, anemochoria, zoochoria, oraz samosiewność (autochoria).

Cele operacyjne

- Uczeń zna budowę typowego nasiona i owocu.
- Uczeń potrafi wykorzystać wiedzę w praktyce – wskazać powiązanie pomiędzy budową owocu a sposobem rozsiewania.
- Uczeń zna różne sposoby rozprzestrzeniania nasion i potrafi podać przykłady gatunków rośliny i typ dyspersji ich nasion.

Środki dydaktyczne:

- Instrukcje dla uczniów.
- Pogadanka, burza mózgów, pytania kierowane.

Eksponaty:

- owoce olszy czarnej,
- jabłko,
- żołądzie,
- owoce klonu,
- owoce lipy,
- owoce łopianu,
- owoce mniszka lekarskiego.

Zdjęcia:

- świeży kokos,
- bezludna wyspa z palmą kokosową,
- owoc niecierpka pospolitego.

Przedmioty:

- plastikowe pudełka wypełnione wodą,
- lupy.

Tok lekcji

1. Czynności organizacyjne – nauczyciel sprawdza obecność oraz zapoznaje uczniów z tematem lekcji.
2. Na zasadach pogadanki uczniowie zapoznają się ze sposobami rozsiewania nasion. Nauczyciel zaczyna lekcję od omówienia, skąd biorą się nasiona i w jaki sposób rośliny rozmnażają się płciowo.
3. Następnie nauczyciel wymienia sposoby rozsiewania nasion.
4. Nauczyciel dzieli uczniów na grupy. Uczniowie empirycznie (przy pomocy eksponatów) przekonują się, w jaki sposób nasiona są rozsiewane. Każda grupa ma do dyspozycji:
 - pojemnik z wodą,
 - eksponaty: nasiona olszy czarnej, lipy, klonu, mniszka lekarskiego, łopianu, jarzębina, borówka zwyczajna, gruszka, nasiona grążela żółtego,
 - lupa.

Informacje

Typowe nasienie okrytozalążkowych składa się z 3 części: zarodka (zapłodniona komórka jajowa), bielma (tkanka odżywcza dla rozwijającego się zarodka) oraz łupiny nasiennej (okrywa chroniąca nasienie przed nadmiernym wyschnięciem i uszkodzeniem).

Owoce to organy, w których zawarte są nasiona. Typowy owoc powstaje z zalążni słupka – składa się ze ściany zalążni – z której powstaje owocnia oraz nasiono. Owoce mają różnorodną budowę, wyróżniamy typy owoców pojedynczych (np. orzech, jagoda) oraz typy owoców złożonych (np. owoc maliny) oraz owocostany (np. jagodostan ananasa).

W toku ewolucji wykształciło się wiele różnych sposobów rozsiewania nasion. Samosiewność jest sposobem rozsiewania poprzez roślinę macierzystą – przy wyko-

rzystaniu jej sił i mechanizmów. Jednym z ciekawszych jest ballochoria – roślina wykorzystuje mechanizmy eksplozyjne w celu wyrzutu nasion – przykładem jest rodzimy niecierpek pospolity (*Impatiens noli-tangere*). Wyrzut następuje poprzez pęknięcie torebki, która zbudowana jest z dwóch ścian – rozciągliwej zewnętrznej oraz włóknistej wewnętrznej. Nasiona są wyrzucane na odległość 3-6 metrów. Wyróżniamy jeszcze: blastochoria – wzrost pędów na długość, w oddaleniu od rośliny macierzystej oraz herpochoria – nasiona wykonują ruchy pełzakowate, nasiona mogą być wyposażone we włoski, ości (przy zmianach wilgotności, ruch jest możliwy), np. jęczmień (*Hordeum spp.*)

Obcosiewność (allochoria) to rozprzestrzenianie się nasion przy użyciu czynników zewnętrznych. Jednym z czynników może być woda, czyli transport wodą (hydrochoria). Orzechy kokosa (*Cocos nucifera*) dzięki specyficznej budowie - obecności komory powietrznej, mogą unosić się na wodzie. Ponadto łupina kokosa jest odporna na działanie soli morskiej, dzięki temu palma kokosowa rośnie w najbardziej odległych zakątkach globu, bezludnych wyspach wewnątrz granic stref subtropikalnych. Pojedynczy orzech może dryfować aż do 110 dni. W Polsce, przykładem rośliny wykorzystującej hydrochorię w celu dyspersji jest są rośliny wodne oraz olsza czarna (*Alnus glutinosa*). Jest to drzewo porastające brzegi rzek, stawów, jezior. Owocem jest wąsko oskrzydłony orzeszek, który dzięki swojej budowie może jednocześnie być przenoszony przez wiatr jak i unosić się na wodzie.

Wiatr jest kolejnym czynnikiem transportującym nasiona lub owoce. Anemochoria (wiatrosiewność) jest dalekodystansowym sposobem dyspersji wielu gatunków roślin drzewiastych. Rośliny wiatrosiewne wykształciły wiele przystosowań: wytwarzają dużą ilość nasion, mogą posiadać specjalne struktury – np. skrzydełka (klon, lipa), puch (mniszek lekarski). Wiatro-

siewność jest bardzo rozpowszechnionym sposobem rozsiewania nasion, szczególnie w środowiskach ekstremalnych- góry, pustynie oraz sawanny.

Zoochoria to sposób przenoszenia nasion przez zwierzęta. Wyróżniamy: epizoochorię – nasiona przenoszone są przez zewnętrzne części ciała zwierzęcia, np. pióra, sierść, łuski, endozoochorię – nasiona wnioskają do wnętrza zwierzęcia, zazwyczaj przez układ pokarmowy oraz synzoochorię – zwierzęta gromadzą nasiona w kryjówkach. Nasiona, które wykorzystują epizoochorę, mają specjalne struktury – np. kolce czepne, wydzielają lepiącą substancję, haczykowate włoski, którymi się przyczepiają np. do sierści. Nasiona łopianu (*Arctium spp.*) przyczepiają się haczykowatymi strukturami okrywy, stąd pochodzi polskie powiedzenie „przyczepił się jak rzep psiego ogona”.

Soczyste, smaczne owoce o atrakcyjnym wyglądzie i zapachu są zjadane przez zwierzęta. Podczas trawienia, nasiona nie ulegają uszkodzeniu, a nawet działanie enzymów trawiennych może powodować pęcznienie oraz strawienie części łupiny nasiennej. Po wydaleniu, nasiona zdolne są do kiełkowania. Wiele gatunków zwierząt jest owocożernych, bądź jest wszystkożernymi (gdzie owoce stanowią ważne źródło pożywienia), wyróżniamy szereg adaptacji: morfologiczna – specyficzna budowa uzębienia, długie jelito i większy żołądek, fizjologiczne: obecne specyficzne enzymy. Najliczniejszymi gromadami żerującymi na owocach są ptaki (preferujące małe, kolorowe owoce) oraz ssaki (preferujące duże, aromatyczne owoce). Wśród ptaków ciekawym przykładem jest kwiczoł - ptak ten, obecny np. w miejskich parkach od wczesnej wiosny do późnej jesieni, znany przez metaliczny śpiew. Głównie jesienią żeruje na głogu, jarzębinie, w małych stadkach. Wątroba ptaków jest silnie detoksykująca, więc niebezpieczne substancje zawarte w jarzębinie – np. kwas parasorbinowy – nie są dla kwiczołów szkodliwe. Najślawniejszym przykładem

wartości nadfermentowanych nasion (które opuściły już układ pokarmowy zwierzęcia) jest kawa parzona z odchodów łaskunów (należące do podrzędu kotokształtnych, występują w Azji Południowo-Wschodniej) – *kopi luwak*. Jest ona przez znawców uważana za najbardziej aromatyczną kawę na świecie, co czyni ją również najdroższą.

Wiele gatunków zwierząt przygotowując się do zimy robi zapasy, np. wiewiórka pospolita zakopuje w ziemi, chowa w dziuplach orzechy laskowe, sójki oraz gryznie chowają nasiona dębu. Zwierzęta tworzą bardzo wiele kryjówek, o części zapominają. Jest to synzoochoria, czyli gromadzenie nasion w kryjówkach/skrytkach, co ułatwia rozsiewanie. Są zwierzęta, które chowają nasiona pojedynczo, tworząc wiele skrytek (np. wiewiórka pospolita), albo tworzą jedną, dużą spiżarnię (np. chomik europejski).

Karta Pracy Ucznia do pobrania:

<http://ebis.ibe.edu.pl/materialy/ebis-2018-2-jagiello-kp.pdf>

Literatura

Szweykowska A. i Szweykowski J. *Botanika. Tom I, Morfologia*. 2007, Wydawnictwo PWN
Schulze D.E., Beck E. i Muller-Hohenstein *Plant Ecology*, 2002, Springer Berlin.

Źródła internetowe:

https://pl.wikipedia.org/wiki/Niecierpek_pospolity#/media/File:Illustration_Impatiens_noli-tangere0_clean.jpg
<https://pl.wikipedia.org/wiki/Ballochoria>
<https://en.wikipedia.org/wiki/Coconut>
<http://ptaki.info/kwiczo%C5%82>
<http://www.ptakipolski.pl/kwiczoł/>
https://en.wikipedia.org/wiki/Sorbus_aucuparia

Prowadzenie e-Dziennika laboratoryjnego w programie OneNote

Andrzej Günther

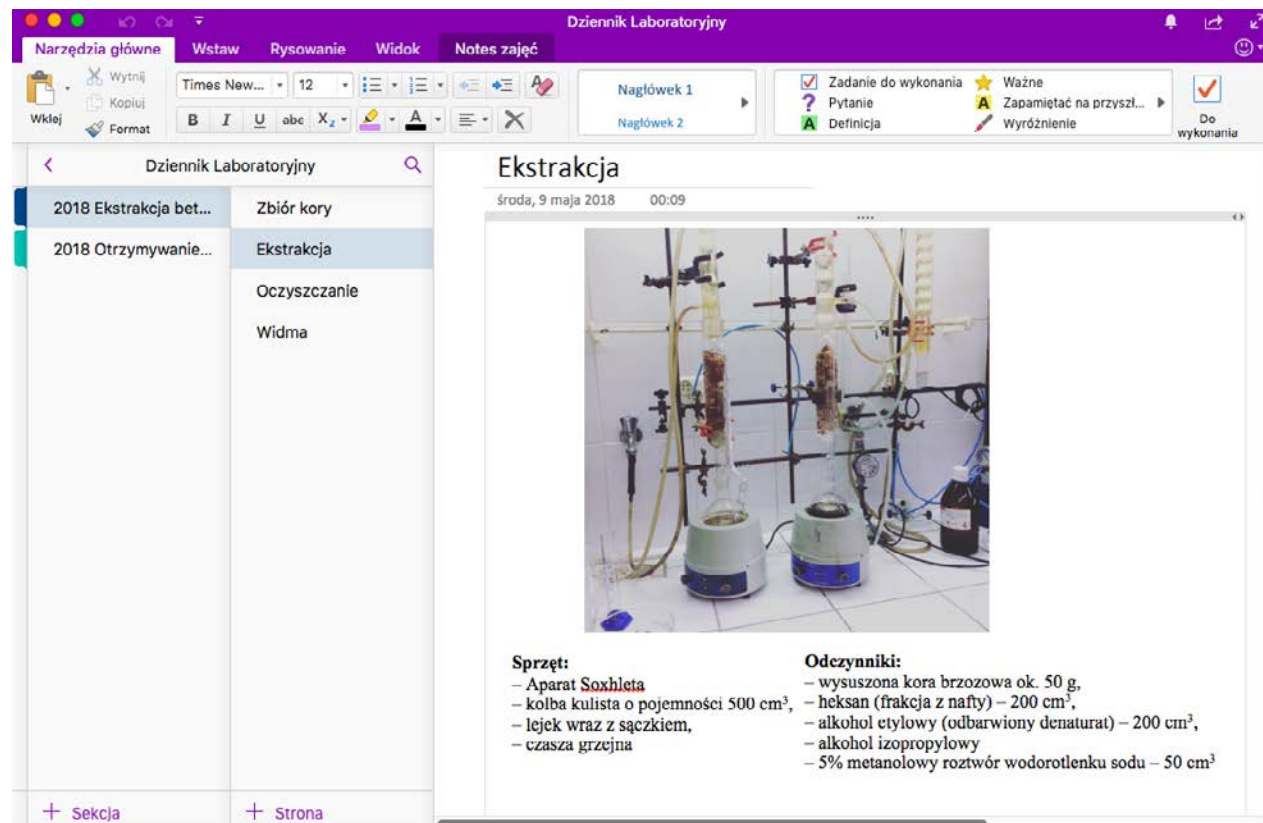
Wstęp

Dziennik laboratoryjny można uważać za dokument, w którym opisano przeprowadzone przez studenta lub pracownika badania oraz wszelkie czynności z nimi związane. W związku z tym takie zapisy powinny być jasne i czytelne, aby w razie konieczności do nich wrócić. Taki dziennik powinien być również odpowiednio trzymany (chroniony), aby go nie zniszczyć. Jedną z metod ochrony naszego dziennika może być sporządzenie cyfrowej kopii zapasowej w postaci skanów lub wykonania zdjęć. Inną formą jest prowadzenie elektronicznego dziennika laboratoryjnego (ELN, ang. *Electronic laboratory notebook*). Sporządzanie notatek w formie elektronicznej jest szczególnie praktykowane przez duże zachodnie koncerny biotechnologiczne, chemiczne i farmaceutyczne.



Mgr inż. Andrzej Günther:

Institut Technologii Chemicznej Organicznej, Wydział Technologii i Inżynierii Chemicznej, Zachodniopomorski Uniwersytet Technologiczny w Szczecinie



Rys. 1. Prowadzenie e-dziennika laboratoryjnego w programie Microsoft OneNote

W niniejszym artykule opisano przykładowe zastosowanie bezpłatnego oprogramowania OneNote firmy Microsoft. Jest on odpowiednikiem cyfrowego zaawansowanego notatnika, w którym wszystkie notatki można dzielić na sekcje i podsekcje, załączać teksty, obrazy oraz inne pliki, tagować poszczególną zawartość, a na koniec całość zsynchronizować ze smartfonem lub tabletem.

Tworzenie e-Dziennika

Przed rozpoczęciem pracy należy stworzyć konto w Microsoft OneDrive. Po zainstalowaniu programu OneNote tworzymy pierwszy notes (będący naszym wirtualnym dziennikiem). Na tym etapie należy zastanowić się jak „rozplanować” dziennik, ponieważ jest to kwestia indywidualna.

Autor artykułu jest chemikiem i zastosował następujący schemat prowadzenia notatek: nowy dziennik tworzy w „Notesach”, następnie w „Sekcjach” tworzy poszczególne syntezы np. skróty i oznaczenia, numery syntez itp. Następnie w dalszej zakładce tworzy takie strony jak przepis eksperymentu, zdjęcia z płytkami TLC, aparaturą, literaturą, widmami spektroskopowymi itd.

Program OneNote pozwala na wklejanie schematów reakcji bezpośrednio z programów typu ChemDraw czy widm spektroskopowych oraz załączanie dowolnych plików.

e-Dziennik w tablecie i smartfonie

Program OneNote jest dostępny w postaci aplikacji na większość systemów operacyjnych dla urządzeń mobilnych. Dostęp do naszego dziennika mamy z każdego miejsca, o dowolnej porze. Potrzebne informacje mamy zawsze przy sobie i możemy je nie tylko przeglądać, ale aktualizować, np. zrobić zdjęcie i bezpośrednio go załączyć do dokumentu.

Program OneNote ma wiele funkcji, które czynią go atrakcyjnym zamiennikiem dla standardowego papierowego dziennika – w dodatku jest bezpłatny. Jedynym ograniczeniem może być ilość danych, których można przechowywać w chmurze (wersja standardowa to 5 GB, można wykupić więcej miejsca aż do 1 TB). Kolejnym dużym plusem programu OneNote jest jego integralność na komputerach Mac i Windows, tabletach i smartfonach (iOS i Android). Obsługiwać OneNote można także z poziomu przeglądarki internetowej, co jest bardzo dużym udogodnieniem. Dodatkowo sama obsługa programu jest bardzo intuicyjna.

Przykład tworzenia „nowych stron” w dzienniku laboratoryjnym

1. Utworzenie nowej sekcji o nazwie „YX 01 Acylowanie betuliny”
2. Utworzenie nowej strony o nazwie „Przepis” i w niej opisać całą wykonaną procedurę, wkleić schemat reakcji z programu komputerowego (np. ChemDraw) oraz załączyć zapisany plik ze

schematem reakcji (być może później się przyda). Można także stworzyć tabelę z reagentami w programie kalkulacyjnym Excel, w którym ilości masowe lub objętościowe przeliczyć na wartości molarne itp. i wkleić go do strony z przepisem.

3. Jeśli zachodzi taka potrzeba można utworzyć nową stronę na zdjęcia płytek TLC.
4. Utworzyć stronę o nazwie „identyfikacja” w której umieści się dane fizykochemiczne jak np., temperatura topnienia oraz widma spektroskopowe.
5. Utworzyć stronę o nazwie „literatura” w której wklei się linki do poszczególnych przepisów, artykułów lub też zamieści całe pliki tekstowe czy skany.

Całą utworzoną sekcję o nazwie „YX 01” można zaszyfrować wprowadzając hasło, a także udostępnić poszczególne strony i notesy innym osobom. Powyższy przykład dostępny jest pod adresem: <https://1drv.ms/u/s!AmUBDvcQ3ehNk01PvYBbG3EV4pi7>

Link do programu OneNote:

<https://www.onenote.com/download?omkt=pl-PL>

Monitoring Puszczy Białowieskiej

Redakcja

Naukowcy z Instytutu Badawczego Leśnictwa stworzyli program „LIFE+ ForBioSensing”. Jest to kompleksowy monitoring dynamiki drzewostanów Puszczy Białowieskiej z wykorzystaniem danych teledetekcyjnych. Wszystkich zainteresowanych zapraszamy na stronę (www.forbiosensing.pl) i do polubienia profilu w serwisie Facebook (www.facebook.com/ForBioSensing/).



Złoty medal polskiej reprezentacji na Międzynarodowej Olimpiadzie Biologicznej

Redakcja

W tym roku Międzynarodowa Olimpiada Biologiczna odbyła się w dniach 15–22 lipca w Teheranie, w stolicy Iranu. Tegoroczna reprezentacja składała się z uczniów, którzy uzyskali najlepsze wyniki na szczeblu krajowym: Jaromir Hunia, Kacper Ludwig, Jaromir Tomasik i Paweł Tyrna. Dwaj z nich – Jaromir Hunia i Paweł Tyrna – to doświadczeni zawodnicy. Zdobyli oni srebrne medale na zeszłorocznej Międzynarodowej Olimpiadzie Biologicznej. Polska drużyna wyruszyła na międzynarodowe zawody pod opieką dr. Piotra Bernotowicza, dr. Takao Ishikawy i mgr. Jakuba Baczyńskiego z Wydziału Biologii Uniwersytetu Warszawskiego.

Jak co roku, zawodnicy mieli przed sobą po jednym dniu zmagać praktycznych i teoretycznych. Organizatorzy tegorocznej Międzynarodowej Olimpiady Biologicznej przygotowali zadania praktyczne z *biochemii i biologii molekularnej, systematyki, anatomii i fizjologii roślin, systematyki, anatomii i fizjologii zwierząt i ewolucji, ekologii i behawioru*. Łatwo się można domyśleć, że wymagało to od uczestników nie tylko wszechstronnej wiedzy biologicznej, lecz także umiejętności praktycznych, na zdobycie których w trakcie edukacji formalnej często brakuje czasu. Jednak Polscy reprezentanci na tle pozostałych uczestników poradzili sobie naprawdę dobrze. Na ostateczny wynik zawodników oczywiście miał



Polska reprezentacja

Z prawej: Paweł Tyrna, Kacper Ludwig, Jaromir Tomasik, Jaromir Hunia i wolonatriuszka, która była przewodnikiem polskiej reprezentacji.

też wpływ wynik egzaminu teoretycznego składającego się z dwóch części, na rozwiązanie którego zawodnicy mieli 6 godzin! Zawody były więc dużym wyzwaniem, nie tylko intelektualnym, ale i kondycyjnym.

Do ostatniej chwili nie wiadomo było, jaki wynik uzyskali polscy zawodnicy. Lista rankingowa zale-

ży bowiem od wyniku poszczególnych zawodników względem pozostałych. Dobre wrażenia z egzaminu niekoniecznie przekładają się na dobry wynik, jeśli pozostałym zawodnikom również poszło dobrze. Oczywiście trudny egzamin może powodować odwrotny efekt – nienajlepsze odczucia mogą przynieść całkiem dobry

wynik, jeśli dla pozostałych zawodników egzamin okazał się bardzo trudny.

Podczas ceremonii wręczenia medali bardzo długo nie było słycać polskich nazwisk. Gdy okazało się, że wśród ostatnich brązowych medalistów znalazł się Jaromir Hunia, było jasne, że na tegorocznej Międzynarodowej Olimpiadzie Biologicznej zostanie powtórzony zeszłoroczny sukces. Znakomitą wiadomością (i sporym stresem dla zawodników i opiekunów) była kończąca się lista srebrnych medalistów i brak jednego nazwiska – zeszłorocznego srebrnego medalisty – Pawła Tyrny. Trzeba było zresztą bardzo długo czekać na odczytanie jego nazwiska, bowiem Paweł Tyrna nie tylko został złotym medalistą, ale zajął 8. miejsce spośród aż 261 uczestników z całego świata!

Ten ogromny sukces polskiej reprezentacji to przede wszystkim owoc ciężkiej pracy zawodników. Wydaje się jednak, że pozytywny skutek przynosi także nowy sposób wyłaniania najlepszych zawodników na krajowej Olimpiadzie Biologicznej. Od zeszłego roku wprowadzono na zawodach centralnych, obok egzaminu teoretycznego, cztery pracownie praktyczne: biochemiczną, zoologiczną, botaniczno-mykologiczną i statystyczno-filogenetyczną. Uczestnicy zajmujący wysokie pozycje na liście rankingowej, którzy później biorą udział w Międzynarodowej Olimpiadzie Biologicznej, wykazują się nie tylko wiedzą, ale i umiejętnościami planowania doświadczeń i ich wykonywania. Można powiedzieć, że są prawdziwymi pasjonatami biologii.

To właśnie tacy zawodnicy stoją za ogromnym sukcesem polskiej reprezentacji biorącej udział w Międzynarodowej Olimpiadzie Biologicznej.



Ostatnie chwile przed odczytaniem listy rankingowej 29. Międzynarodowej Olimpiady Biologicznej w Teheranie.