

Navorsings- en oorsigartikels

Ou en nuwe tendense in die ekotoksikologie: die relevansie van stresekologie en ekotoksikogenomika

S.A. Reinecke

Departement Plant- en Dierkunde, Universiteit van Stellenbosch, Privaat sak X1, Matieland, 7601

E-pos: sar@sun.ac.za

UITTREKSEL

Die relatief jong wetenskapsgebied van die ekotoksikologie het in die afgelope dekade heelwat veranderinge ondergaan – vanaf 'n meer praktykgerigte, toetsgesentreerde vakgebied, na 'n basiese navorsingsveld waarin meer klem gelê word op probleemoplossing en die soeke na oorsake van effekte wat verkry word. In hierdie artikel word die ontstaan van die vakgebied in die wetenskap ontleed, asook die invloed van nuwe ontwikkelings op die gebiede van die bio-informatika en genetica. Die meriete hiervan word bespreek en die gevolgtrekking is dat die vakgebied besliste voortbestaansreg het as afsonderlike wetenskap, ongeag die multidissiplinêre aard daarvan. 'n Oorsig word gegee van die historiese ontwikkeling van die vakgebied en die skakeling daarvan met die breë ekologie, as 'n voorbeeld van stresekologie. Die belang van die inkorporering van die mees resente navorsingsontwikkelinge soos bio-informatika, multivariasie-statistiek en genomika in die biologie binne die ekotoksikologie, word bespreek. Die mening word uitgespreek dat ekotoksikologie in die nabye toekoms toenemend 'n gedaanteverwisseling sal ondergaan om ook die ekotoksikogenomika in te sluit. Dit sal die gevolg wees van die wisselwerking tussen ekotoksikologie en ekologie op 'n kruispad met genomika en bio-informatika.

ABSTRACT

Old and new tendencies in ecotoxicology: the relevance of stress ecology and ecotoxicogenomics

The relatively young science, ecotoxicology, has changed substantially during the last decade from a more practically oriented science to a basic one with more focus on problem solving and the search for causalities in the study of effects. In this article the origin and position of the discipline is analysed, as well as the influence of new developments in the fields of bio-informatics and genetics. The merit of this is discussed and the conclusion made that ecotoxicology can be seen as a separate science, notwithstanding its multidisciplinary nature. A review is given of the historic development of the subject and its connection with broad ecology as an example of stress ecology. The importance of incorporating the most recent research developments in biology into ecotoxicology, such as bio-informatics, multivariate statistics and genomics, is discussed. The view is expressed that ecotoxicology will be changing in the near future to include ecotoxicogenomics. This will be a result of the interaction between ecotoxicology and ecology on the cross roads with genomics and bio-informatics.

INLEIDING

Ekotoksikologie is een van die jongste vertakings van die wetenskap en, selfs na bykans veertig jaar, kan dit nog nie presies gedefinieer word nie – deels weens die feit dat dit 'n multidissiplinêre wetenskap is wat gebruik maak van beginsels en kennis uit die velde van die biologie, chemie, biochemie, mikrobiologie, grondkunde, ensovoorts. Die oorspronklike definisie word gewoonlik toegeskryf aan Truhaut¹ wat dit definieer as “die tak van toksikologie wat te doen het met die studie van toksiese effekte, wat veroorsaak word deur natuurlike of sintetiese besoedelingstowwe, op die integrale bestanddele van ekosistels, dierlik (insluitende die mens), plantaardig en mikrobiologies”. Heelwat wysigings en verskillende sienings is deur latere outeurs gepropageer. Moriarty² definieer ekotoksikologie as “die studie van die effekte van besoedelingstowwe op ekosistels”. Butler³ beskou ekotoksikologie as 'n “studie van effekte van vrygestelde besoedelingstowwe op die omgewing en op die organismes wat daarin voorkom”. Hayes⁴ het meer onlangs tot die verwarring toegevoeg deur omgewingstoksikologie te definieer as “alle aspekte van die toksikologie wat die klem laat val op ander organismes as mense en hulle gedomestiseerde diere” versus ekologiese toksikologie as “die studie van alle toksikante wat deur lewende organismes geproduseer word en die ekologiese

effekte wat veroorsaak word deur hierdie toksiese stowwe”. In teenstelling hiermee volstaan Klaassen en Eaton⁵ met die omskrywing dat “omgewingstoksikologie fokus op die impak op biologiese organismes deur chemiese besoedelingstowwe wat in die omgewing gevind word”.

Die gebruik van die meerderheid toksiese stowwe is onder streng beheer in ontwikkelde lande. Regulerende agentskappe soos die OECD (Organisation for Economic Co-operation and Development) in Europa en die EPA (Environmental Protection Agency) in die VSA, stel riglyne op en vereis bepaalde toetsprosedures. Alhoewel daar nog vele gebreke binne die bewaringsraamwerke by ontwikkelende lande bestaan, is dit moontlik dat bestaande toetse aangepas kan word vir plaaslike toestande en organismesoorte. Die ontwikkeling van hierdie toets- en moniteringsmetodieke van die ekotoksikologie is dus eintlik in 'n redelike mate “afgehandel”. Monitering van besoedelde omgewings, remediëring daarvan en die toetsing van nuwe chemikalieë is steeds nodig, maar verg geen besondere wetenskaplike innovasie of ontdekkings nie.⁶ 'n Afleiding kan gemaak word dat ekotoksikologie as vakgebied by 'n oorgangstadium gekom het en 'n nuwe rol moet begin speel. Depledge⁷ vra reeds in 1993 die vraag of ekotoksikologie werklik 'n wetenskap is of moontlik slegs 'n bestuursmiddel. Tans, tien jaar later, neem Van Straalen⁶ die standpunt in dat ekotoksikologie

eintlik 'n voorbeeld van stres-ekologie is en bestaansreg het as onderafdeling van ekologie.

Dit is vir enige navorser belangrik om te weet hoe sy/haar besondere navorsingsgebied inpas by die groter samehang van die wetenskap. Dit is veral belangrik in die geval van 'n jong, multidisiplinêre vakgebied wat aan die invloede van verskeie gevestigde vakgebiede onderworpe is. Daarbenewens is dit belangrik om te weet of die vakgebied steeds tred hou met die jongste ontwikkelinge in die wetenskap. Met bogenoemde vrae as uitgangspunte, is die doel van hierdie oorsigartikel om die jong vakgebied van omgewingstoksikologie onder die loep te neem, met verwysing na die ontstaan en ontwikkeling daarvan.

EKOTOKSIKOLOGIE – HISTORIES TOT HUIDIG

Omgewingsbewaring is gedurende die afgelope eeu uit verskillende oogpunte benader. Net na die begin van die vorige eeu het bioloë in Europa 'n saprobiëse stelsel, wat die graad van riool-besoedeling van water getoets het, ontwikkel.⁸ Sedert daardie tyd het ingenieurs 'n invloed uitgeoefen op omgewingsbewaring deur middel van hulle ontwerp van industriële en munisipale toets- en suiweringsfasiliteite wat dikwels in verbinding is met waterbronne wat mens en dier voorsien. Chemici het weer konsentrasies en bestemmings van chemiese stowwe in natuurlike omgewings analities bepaal en sodoende bygedra tot kwantitatiewe chemiese/fisiese standaarde as regulatoriese riglyne vir die meting en voorkoming van besoedeling.

In die sewentigerjare het toksikoloë wat in die omgewing belang gestel het, besef dat dit belangrik is om die lot en effekte van chemikalieë nie slegs by die mens nie, maar ook op die omgewing te ondersoek en dat meer nodig is as *blote chemiese analise van grond, water en lugmonsters*. Die term “ekotoksikologie” het hieruit ontstaan soos deur Truhaut¹ geformuleer. Ekotoksikologie het dus ontwikkel uit die klassieke toksikologie en omgewingschemie en reflekteer idees en konsepte wat eie is aan die eksperimentele tradisie van die toksikologie. Alhoewel die publieke bewuswording van die problematiek van chemiese besoedeling in die omgewing reeds in die sestigerjare opgeskerp is deur publikasies soos *Silent Spring* van Rachel Carson,⁹ het die eerste handboek wat oor ekotoksikologie geskryf is eers in 1977 in Frans verskyn, getiteld *Écotoxicologie* deur prof. F. Ramade, tans emeritusprofessor aan die Universiteit van Parys, Frankryk.¹⁰

Omdat dit uit die toksikologie ontstaan het, was die beginsels waarop ekotoksikologie aanvanklik berus het, soortgelyk aan dié van toksikologie: eksperimentele toetsing, analise van dosis-responsverhoudings en die bepaling van effek-konsentrasies soos die EK_{50} (Eng: EC_{50}), wat die konsentrasie is waarby 'n 50% effek waargeneem word binne 'n bepaalde tydperiode. Daar was baie voordele vir reguleerders uit hierdie “toetsgebaseerde” benadering in die ekotoksikologie. Dit het redelike wetenskaplike gronde verskaf om byvoorbeeld maksimum toelaatbare vlakke vir 'n bepaalde chemiese stof in die omgewing te bepaal en oor te skryf. Die verskillende toetse wat ontwikkel is, word steeds gebruik en nuwe, verfynde toetse word gedurig ontwikkel.

Die inhoud van en die getal teksboeke oor 'n vakgebied is dikwels goeie aanduidings van die ontwikkeling daarvan. 'n Wetenskaplike dissipline het eers werklik bestaansreg wanneer universiteitstudente uit 'n algemene kennisbasis daarvan kan leer. Teksboeke en handboeke verskaf 'n kennisbasis vir die begrip van doelwitte, metodologie en terminologie van die vakdissipline en elimineer verwarring wat hieroor mag bestaan.⁶ Boeke oor die ekotoksikologie, nuwe joernale, simposia en werksinkels het die afgelope twintig tot dertig jaar eksponensieel toegeneem. Belangstelling in die “gesondheid” van die

omgewing het ook dramaties toegeneem by politici en die algemene publiek.

Daar bestaan egter nog steeds groot meningsverskille en polemiek oor die werklike doel van ekotoksikologie en die metodes wat gebruik moet word¹¹ – deels weens die feit dat ekotoksikologie uit die mensgerigte toksikologie met weinig ekologiese insigte ontstaan het. In die werk van Ramade¹⁰ dra die toksikologie byvoorbeeld nog groot gewig en effekte op menslike gesondheid word veral beklemtoon. Ekologiese aspekte wat hy wel aanspreek, fokus hoofsaaklik op oordrag in voedselkettings en biomassa-piramiedes in ekologiese gemeenskappe. Ander boeke oor beginsels binne die “nuwe” wetenskap ekotoksikologie het hierna verskyn, maar in 'n werk van Moriarty:² *Ecotoxicology. The study of pollutants in ecosystems*, is vir die eerste keer meer aandag aan ekologiese beginsels gewy en is die ekotoksikologie nader aan die ekologie gebring. In sy boek het hierdie skrywer aspekte soos verskille in spesiesensitiwiteit en ekologiese bepaling van residu's beklemtoon. Hy het egter nie werklik die eerste aantal hoofstukke wat oor ekologie handel, geïntegreer met latere hoofstukke in die boek oor ekotoksikologie nie. Daarom meen Van Straalen⁶ dat hierdie werk eerder gesien moet word as 'n handboek oor ekologie plus toksikologie.

In die tagtigerjare het ekologiese aspekte van toksisiteit meer en meer aandag begin kry. Veral in die velde van gemeenskaps- en sisteem-ekologie (tans bekend as makro-ekologie). Dit het gelei tot die gebruik en omskrywing van ekologiese indikatore en die definiëring van die begrip “ekostelselgesondheid”¹². Die integrasie van toksikologiese effekte binne 'n ekologiese raamwerk deur wiskundige modellering te gebruik, het ook in die 1980's begin veld wen.¹³

Aan die begin van die 1990's, is die wetenskaplike basis vir die ware integrasie van ekologie en ekotoksikologie gelê toe handboeke verskyn het wat dit oorsigtelik behandel het.^{14, 15, 16, 17, 18} Ekologiese vraagstukke soos die analise van bevolkings deur van lewensloopkenmerke gebruik te maak, herstelprosesse, weerstand en aanpassing, kompetisie en predasie, het aandag gekry. M.C. Newman, die outeur van 'n baie omvattende handboek oor die ekotoksikologie¹⁹ en medewerkers het onlangs die reuse taak aangepak om 'n reeks werke die lig te laat sien wat handel oor spesifieke aspekte van die ekologie en die ekotoksikologiese impak daarop. Hulle beplan afsonderlike werke oor die ekotoksikologiese impak op organismes, bevolkings, gemeenskappe, landskappe en globaal (wêreldstelsels), waarvan sommige reeds verskyn het.^{20, 21}

Gedurende hierdie tydperk het groot veranderinge egter ook op die gebied van die ekologie ingetree en het dit baie meer divers geword, veral met die ontwikkeling van molekuleêre tegnieke wat toenemend in die ekologie aangewend word.²² Hierdie tegnieke word ook gekombineer met die ekotoksikologie in 'n boek soos *Genetics and ecotoxicology*, onder die redakteurskap van Forbes.²³

Rosemarin²⁴ het veral beklemtoon dat daar 'n dringende behoefte bestaan om ekotoksikologie op ekologiese vlak te ontwikkel. Depledge²⁵ stem hiermee saam en redeneer dat die belangrikste, maar mees verwaarloosde gebied in ekotoksikologiese navorsing, sentreer rondom individue en hulle “gesondheid” in die natuurlike omgewing en veral inter-individuele variasie. Die oproep om meer “eko” in ekotoksikologie het algaande sterker geword sonder dat gespesifiseer is watter gedeelte van die ekologie benodig word om ekotoksikologie te “verlig”.²⁶ In die boek van Baird en Maltby¹⁷ word beklemtoon dat die ekologie baie onlangs eers tot sekere vlakke ontwikkel het en nog nie genoegsaam fasiliteite kon verskaf om ekotoksikologiese probleme op te los nie. Drie belangrike teoretiese ontwikkelinge in die ekologie wat relevant sou kon wees binne die ekotoksikologie: (i) fase-struktuur demografiese modellering, veral met betrekking

tot subletale effekte van toksiese stowwe, waar alleenlik demografie die vrae kan beantwoord oor hoe bevolkingsgroei beïnvloed word en hoe vinnig 'n bevolking kan herstel nadat die oorsaak van effekte (die toksikant) verwyder is; (ii) die teorie van gemeenskapsekologie wat kaskades van veranderinge in voedselwebbe as gevolg van effekte van gifstowwe ondersoek; (iii) ruimtelike bevolkingsdinamikamodelle om aan te toon dat landskapsmanipulering die impakte van besoedeling kan verminder of versterk. Soortgelyke voorstelle is gemaak deur Van Straalen en Løkke²⁷ en die volgende drie gebiede van die ekologie – met relevansie vir die ekotoksikologie, is deur hulle geïdentifiseer: (i) molekulêre analise van bevolkingstrukture, deur byvoorbeeld gebruik te maak van ewekansig versterkte polimorfiese DNA (Eng: RADP – randomly amplified polymorphic DNA), mikrosatelliete of die lengte van fragmente van ensiemverteerde DNA (Eng: RFLP – restriction fragment length polymorfism); (ii) lewensloopteorie wat op die fenotipiese plastisiteit – afgelei van die genotiep – van kwantitatiewe eienskappe konsentreer en reaksienorme insluit; (iii) gemeenskapsanalise deur van voedselwebbe gebruik te maak.

Daar was dus in die negentigerjare pogings om ekologiese vraagstukke met die ekotoksikologie te integreer, maar sonder om af te wyk van die toksikologiese toetsingsbenadering wat die toetsing van enkelspesies of bevolkings insluit. Die ekologiese argumente het gehelp om die wetenskap te versterk maar het weinig of geen effek op regulatoriese toepassings gehad nie. Heelwat omgewingstandaarde word byvoorbeeld nog steeds gebaseer op totale, eerder as biobeskikbare (dus ekologies relevante) konsentrasies van toksiese stowwe in die omgewing. Voedselwebanalises maak nog nie deel uit van die regulasies nie en lewensloop-toksisiteitstoetse word selde aangewend as standaarde. Deesdae is die situasie besig om vinnig te verander en 'n toenemende getal ekotoksikoloë beskik oor 'n ekologiese agtergrond. Ekologiese denke en benaderings het selfs deel begin word van risikobepaling. 'n Voorbeeld is die aanvaarding van multispesietoetse en die gebruik van funksionele eindpunte soos primêre produksie en ontbinding, bykomend tot die meet van oorlewing, groei en voortplanting van enkelspesies om die impak van chemiese stowwe te bepaal.

KAN EKOLOGIESE BEGINSELS BYDRA TOT BESOEDELING? KAN EKOLOGIESE BEGINSELS BYDRA TOT BESOEDELING?

Word die *Janus*-beginsel gevolg soos voorgestel deur Koestler²⁸ (Janus, een van die Romeinse gode is dikwels uitgerf by deuropeninge, met twee gesigte wat in teenoorgestelde rigtings kyk), bestaan die wetenskap altyd uit hierdie twee gesigte: 'n geheel bestaande uit dele maar terselfdertyd ook 'n onderdeel van 'n groter geheel. Koestler²⁸ het voorgestel dat hierdie beginsel op die verskillende vlakke van hiërargiese organisasie in die biologie van toepassing kan wees. Die ekotoksikologie sal as 'n onderafdeling van die groter ekologiese geheel gesien kan word, maar bestaan terselfdertyd ook uit sy eie belangrike onderdele. Newman²⁰ verwys na die *Janus*-beginsel van Koestler en verduidelik dat oorsaak en gevolg altyd hiervolgens aaneengeskakel is. Die waarneming van 'n afname in voortplantingskoers van individue wat aan 'n toksiese stof blootgestel is – waarneming op die organismevlak – kan byvoorbeeld verklaar word deur verandering in die endokrienfunksie – 'n kousale meganisme op orgaanstelsel- of suborganismiese vlak. Die impak of skade word dan op bevolkingsvlak gesoek, en dikwels gevind; die risiko van lokale uitsterwing van bevolkings in die besoedelde gebied. Word laasgenoemde redenasie aanvaar, kan die ekotoksikologie nie geskei word van die hiërargiese ekologiese siening van die omgewing nie.

Kan ekologiese riglyne egter die analise van toksiese effekte in ekostelsels ondersteun? Sodanige effekte kan slegs getoets word indien “natuurlike” of “kontroletoestande” deur die ekologiese wetenskap gedefinieer kan word en dit is slegs moontlik indien bepaalde wetmatighede (aannames) deur die ekologie gestel word. Omdat ekotoksikologie veral te doen het met risikobepaling sal dit in 'n groot mate ook daarvan afhang of die wetenskap waarvan dit deel uitmaak, betroubare voorspellingswaarde het. Voorspellende ekotoksikologie is verskillend van omgewingsassessering en steun sterker op modellering. 'n Groot probleem in hierdie verband is dat, alhoewel die ekotoksikologie as 'n meer eksakte, sogenaamde “harde” wetenskap beskou word met hoë voorspellingswaarde wat sterk steun op fisiese en chemiese wetmatighede, die ekologie deur baie (veral fisici en chemici) as 'n “sagte” wetenskap, sonder sodanige wetmatighede beskou word.²⁹ Daar word beweer dat ekoloë nie soos fisici dink en redenaar deur vraagstukke op 'n eenvoudige, dikwels wiskundige, wyse aan te pak nie en dat daar om hierdie rede nie veel werklike vooruitgang in die ekologie is nie.²⁹ Ander soos Quentette en Gerard³⁰ antwoord hierop dat bioloë nie soos fisici moet of kan redeneer nie weens die unieke aard van die biologiese wetenskap. Daar bestaan egter steeds 'n wyd aanvaarde persepsie in beide kampe dat ekologie verskillend is van die meer eksakte wetenskappe omdat (1) dit nie aan bepaalde wetmatighede gebonde is nie en (2) dit nie 'n voorspellingswetenskap is nie – dus 'n “sagte” vakwetenskap. Hiervolgens sou die ekotoksikologie nie werklik baat deur te sterk op ekologiese beginsels te steun nie.

Argumente ten gunste van laasgenoemde lui ook dat ekologiese stelsels uiters “kompleks” is en uit so 'n groot aantal onderdele – wat in wisselwerking is – bestaan, dat die gedrag van die stelsel in sy geheel uiters sensitief is vir die aanvangstoestand sowel as vir subtiele veranderinge in faktore wat dit dryf. Dit kan dus glad nie voorspelbaar wees nie. Volgens Van Straalen⁶ is 'n aanhaling van F.E. Egler in sy boek, *The way of science: a philosophy of ecology for the layman* (1970), van toepassing in hierdie verband: “Nature is not only more complex than we think. It is more complex than we can think.”

'n Interessante debat oor die voorspellingskapasiteit van die ekologie en die bestaan van bepaalde ekologiese “wetmatighede” het onlangs weer in die joernaal *Oikos* plaasgevind. Die vraag gestel deur Lawton³¹ was: “Bestaan daar algemene wetmatighede in die ekologie?” Volgens hom bestaan daar baie min wetmatighede maar tog baie sogenaamde patrone (“rules of thumb”). Die rede wat hy hiervoor aanvoer is dat baie ekologiese verskynsels afhang van die organismes wat betrokke is en van hulle nisvereistes. In dieselfde trant het eksperimente en waarnemings in die ekologie, volgens hom, ook geen wyer toepassing as slegs die bepaalde tyd, plek en toestande waaronder dit plaasvind nie. Heel dikwels is die resultate van 'n eksperiment verskillend van vorige eksperimente maar ook nie noodwendig in konflik daarmee nie, omdat toestande moontlik slegs verander het. Hierdie nieherhaalbaarheid van ekologiese navorsing, tesame daarmee dat ekoloë tipies nie graag eksperimentele protokolle standaardiseer, of selfs eksperimentele opstellings probeer vereenvoudig nie, is in teenstelling met ekotoksikologiese gebruik.

Lawton³¹ het egter toegegee dat hierdie onsekerheid en nieherhaalbaarheid nie op alle afdelings van die ekologie van toepassing is nie. In eenvoudige stelsels (by individue en tot 'n sekere mate ook bevolkings) kan veranderlikes beheer en in 'n mate deur die navorser gemanipuleer word, asook in die makro-ekologie (sisteem-ekologie) waar die magdom van wisselwerkings uitgekanselleer word en 'n algemene patroon verskyn bokant die kompleksiteit van die onderafdelings. Volgens hom kan

herhalende patrone en wetmatighede dus op bevolkingsvlak en laer gevind word, asook op baie groot skaal, maar dikwels nie op die tussenvlakke (gemeenskaps- en ekostelselvlakke) nie. Hengeveld en Walter³² is dieselfde mening toegegaan en redeneer dat die enigste wetmatige prosesse wat in die ekologie opereer, afgelei word van die beperkings wat deur fisiese en chemiese wette daargestel word. Ghilarov³³ ondersteun hierdie menings en beweer dat ekologiese wetmatighede glad nie bestaan nie. Volgens hom is die ekologie 'n versameling van metodes wat post hoc-veranderinge in bevolkings, gemeenskappe en ekostelsels beskryf en min voorspellingswaarde het.

Murray,³⁴ aan die anderkant, opponeer die standpunt van bogenoemde outeurs en is van mening dat die feit dat universele wetmatighede en voorspellingswaardes nog nie in die ekologie gevind is nie, te doene het met 'n gebrek aan werklike pogings deur ekoloë om dit te bepaal en te formuleer. Volgens hom moet bioloë vergeet van die feit dat die omgewing so geweldig "kompleks" is en begin soek na wetmatighede met die aanvaarding dat dit moontlik is in die biologie, soos wat dit moontlik is in die fisika. Teoretiese ekologie en evolusionêre biologie sal sodoende verander kan word van onvoorspellende "sagte" wetenskappe na voorspellende "harde" wetenskappe. Turchin³⁵ ondersteun ook laasgenoemde standpunt en meen dat die ekologie wel wetmatighede demonstreer en as 'n voorspellingswetenskap gesien kan word. Hy verwys in dié verband na drie basiese beginsels in die bevolkingsekologie as voorbeelde. Eerstens die beginsel van eksponensiële groei: Solank as wat die omgewingsfaktore waaraan 'n bevolking blootgestel word, konstant bly, sal alle bevolkings eksponensieel verander. Tweedens, die beginsel van selfbeperking, wat lui dat vir elke bevolking, die relatiewe toenamekoers sal afneem met toenemende digtheid. Derdens, op die basis van die beginsel van trofiese ossillasie, sal die digtheid van 'n suiwer gebruikerhulpbronsel onvermybare onstabieleit openbaar (ooreenkomstig die Lotka-Volterra-model). Nog 'n ekologiese wetmatigheid word genoem deur Weber³⁶ wat redeneer dat die beginsel van kompeterende uitsluiting (waar spesies nie kan saamleef indien hulle dieselfde skaars voedselbron benut nie ("een nis, een spesie")) algemeen waar en toetsbaar is en selfs een van die belangrikste redes is vir 'n bepaalde gemeenskapstruktuur.

Om die voorspellingswaarde van ekologiese kennis te bepaal, is baie belangrik vir die insluiting van ekotoksikologie binne die ekologie, omdat die ekotoksikologie grootliks op ekstrapolasie afgestem is. Die integrering van ekologie en ekotoksikologie kan die voordeligste wees op bevolkingsvlak en laer, waar voorspelbaarheid die hoogste is. Bevolkingsekologie het dan ook in die resente tyd 'n goed ontwikkelde veld geword waarin kwantitatiewe voorspelling, teorie en modellering 'n permanente plek inneem.^{11,37}

EKOTOKSIKOLOGIE AS VERTAKKING VAN STRES-EKOLOGIE

Faktore wat stres op ekostelsels uitoefen en wat tans besondere aandag geniet, is dié wat in verband staan met klimaatsveranderinge. Dit sluit faktore in soos uiterstes in temperatuur en voggehalte. Ander faktore wat prominent aandag geniet, is nadelige suurgehaltes (suurreën) en osmotiese waardes asook tekorte aan oorlewingsbronne. Chemiese (toksiese) stres behoort hierby ingesluit te wees. Toksikante tree dikwels in wisselwerking op met "natuurlike" stresfaktore, veral wanneer organismes gekonfronteer word met die grense van hulle verdraagsaamheid binne die omgewingstoestande waar hulle normaal sou kon oorleef en voortplant.⁶ Nadelige "natuurlike" omgewingstoestande kan die effekte van toksiese stowwe op organismes geweldig verhoog. Ekoloë stem oor die algemeen saam

dat 'n onderskeid getref moet word tussen die terme stressor (eksterne faktor), stres (interne toestand wat deur 'n stressor veroorsaak word) en 'n stresrespons ('n kaskade van interne veranderinge wat deur stres veroorsaak word)². Stres word in die meeste gevalle, binne die veld van die ekologie, by individuele organismes ondersoek, alhoewel dit natuurlik op verskillende vlakke van ekologiese integrasie kan manifesteer, terwyl stresresponse op die sellulêre en biochemiese en meer resesent ook op molekulêre vlakke bestudeer word.^{38,39,40}

Die term "stres" is tans 'n algemeen aanvaarbare term in die biologie. Daarmee saam dus ook die vakgebied "stresiekologie". Histories gesien, was dit tot heel onlangs egter nie die geval nie. Gedurende die sewentig-tagtigerjare het 'n redelike polemiek onder ekoloë, veral plantekoloë, geheers oor die gebruik van die term in die ekologie en die betekenis daarvan.^{41,42,43} Die probleem lê hoofsaaklik by die vraag of die term gebruik moet word al dan nie.⁴⁴ Harper⁴² opper besware wat direkte betekenis vir die ekotoksikologie inhou, naamlik dat die term nie met presisie gedefinieer kan word in die ekologie nie. Hy is byvoorbeeld selfs ongelukkig met die gebruik van die term versteuring ("disturbance") in die algemeen omdat dit moeilik kwantifiseerbaar is. Volgens hom is dit 'n groot probleem indien sogenaamde "versteuring" of "stres" gemeet moet word aan die respons van 'n organisme. Dit is waar dat daar geweldig individuele variasie onder organismes voorkom wat nie altyd in berekening gebring word nie.²⁵ Aan die ander kant is individuele organismes sulke belangrike operasionele eenhede uit beide ekologiese en evolusionêre oogpunte, dat dit aanloklik is om op hulle te konsentreer.⁴⁵ Dit is ook 'n feit dat daar geen menslik ontwikkelde instrument bestaan wat toksisiteit kan meet nie.⁸

Die streskonsep is dus nie absolutisties nie en kan alleenlik gedefinieer word met verwysing na die natuurlike grense van die ekologiese funksionering van die bepaalde organisme: anders gestel, die nis van die bepaalde spesie. Wat 'n geweldige stres vir die een organsismesoort is, kan normaal of minder beperkend vir 'n ander een wees. Een organisme kan byvoorbeeld volkome anaërobies leef terwyl gebrek aan suurstof vir 'n ander dodelik kan wees. Van Straalen⁶ inkorporeer hierdie beginsel by die definisie van stres en is van mening dat "stres 'n toestand is wat in 'n organisme ontstaan as gevolg van omgewingsfaktore wat die organisme tot by of buite die grense van sy ekologiese nis neem". Stres is dus 'n oorgangstoestand en behels 'n spesifieke fisiologiese respons wat gepaardgaan met bepaalde meganismes wat die gevolge daarvan probeer teenwerk. 'n Stressituasie ontstaan dus wanneer 'n omgewingsfaktor verander en die organisme homself buite die grense/perke van sy normale ekologiese nis bevind.

Per definisie kan so 'n organisme moontlik nog buite 'n eie nis groei en moontlik selfs in 'n beperkte mate voortplant, maar uiteindelik slegs tydelik oorleef. Die stres kan verlig word deur terug te beweeg na die oorspronklike nis (gedragsresponse, of deur onderdrukking van die stressor) of deur fisiologiese (tydelik) aan te pas, wat oorlewing verseker totdat die stressor verwyder is. Dit kan ook gebeur deur die grense van die nis te verskuif (genetiese aanpassing). Wat veral belangrik is en wat voortbestaan verseker, is die vermoë tot fenotipiese of genotipiese verandering wat sterk steun op die voedingswyse, lewensloop en voortplantingswyse van die organisme aan die een kant en sy genetiese samestelling aan die ander kant.

Die niskonsep is egter dikwels nie eiesoortig vir alle lede van 'n spesie nie, en kan varieer tussen verskillende bevolkings van dieselfde spesie, veral by 'n spesie met 'n wye omvang van verdraagsaamheid. 'n Fisioloog soos Depledge²⁵ het byvoorbeeld daarop gewys dat verskillende fisiologiese parameters (byvoorbeeld hartklopkoers, bloedglukosevlakke, suurstof-

opname) gesamentlik 'n beter maatstaf van die fisiologiese toestand van 'n organisme verskaf as 'n enkele veranderlike. Stres kan dus gedefinieer word in terme van 'n afwyking van die "normale toestand" binne 'n multidimensionele ruimte en is dus multivarieerbaar.⁶ Hierdie multidimensionele konsep van stres kan ook op die vlak van gemeenskappe of selfs ekosistels toegepas word, waarin die volopheid van individuele spesies een van die veranderlikes is.

Wanneer stres ter sprake is, word ook gewoonlik na die moontlikheid van herstel verwys. Dit kan gedefinieer word as die terugkeer na die sogenaamde "normale toestand". Op die individuele vlak kan homeostatische meganismes en ingeboude stelpunte dit moontlik maak om vas te stel wanneer herstel plaasgevind het. By bevolkings en gemeenskappe is dit 'n moeiliker konsep. In die geval van die stres uitgeoefen deur toksiese stowwe kan die "normale toestand" van 'n gemeenskap byvoorbeeld verander as gevolg van besoedelingsgeïnduseerde gemeenskapsweerstand wat kan ontwikkel; stres word dus verlig op 'n wyse wat analoog is tot genetiese aanpassing, maar op gemeenskapsvlak. Hierdie besoedelingsgeïnduseerde gemeenskapsweerstand sal toeneem namate die meer sensitiewe spesies minder dominant word of verdwyn. Indien 'n stressor egter 'n inhiberende uitwerking buite 'n sekere omvang uitoefen, word verwag dat herstel nie sal plaasvind nie. Komplikasies kan voorkom indien 'n stelsel nie na die "normale toestand" terugkeer nadat 'n versteuring plaasgevind het nie, maar bly funksioneer op 'n ander nivlak. Dit kan impliseer dat stelsels meer as een stabiele toestand sou kon hê, 'n situasie wat tot katastrofiese verskuiwings sou kon lei wanneer verstourings plaasvind.⁴⁶

Stres kan dus, wanneer dit vir die eerste keer op bevolkings of gemeenskappe uitgeoefen word, Darwinistiese aangepasheid ("fitness") benadeel deurdat dit byvoorbeeld oorlewing en/of voortplantingsvaardigheid en/of die tydsduur tussen lewensloopstadia, beïnvloed.⁴⁷ Organiese evolusie is nog altyd beïnvloed deur fisiese en chemiese beperkinge en word tot vandag toe in aard en omvang beperk deur groot stresfaktore op die aarde. Selfs in relatief herbergsame omgewings ondervind bevolkings beperkinge wat ontstaan uit 'n veelvoud van faktore verwant aan weerpatrone, kompetisie om hulpbronne en die vrystelling van chemikalieë en ander toksiese stowwe.⁴⁴

Volgens Kammenga en Laskowski¹¹ bestaan daar nie groot verskille tussen die tak van die ekologie wat as "stresekologie" bekend staan en ekotoksikologie nie, behalwe miskien ten opsigte van die risikobepaling van toksiese stowwe in die omgewing. In beide gevalle word daar in die navorsing gekonsentreer op die effekte van stresveroorakende faktore op bevolkings en gemeenskappe. In beide gevalle is daar belangrike en soortgelyke verwantskappe tussen die biochemie en fisiologie van individue en effekte op hoër vlakke van organisasie. Uit hierdie oogpunt gesien, kan ekotoksikologie gesien word as 'n spesiale afdeling van stresiekologie waar die toksiese chemikalieë die stresfaktore is. Op die keper beskou, hou navorsers binne die ekotoksikologiese veld hulle eintlik besig met stres wat op die omgewing en die biodiversiteit van organismes uitgeoefen word deur die teenwoordigheid van bepaalde chemiese stowwe. Die nis van ekotoksikoloë binne die ekologie lê dus grotendeels binne die vertakking van die stresiekologie.

DIE INVLOED VAN BIO-INFORMATIKA EN GENOMIKA ("GENOMICS")

Aan die basis van die geweldige variasie wat by organismes, bevolkings, gemeenskappe en ekosistels bestaan, lê die genetica. Om te kan vasstel wanneer daar van die "normale" variasie afgewyk word as gevolg van 'n stresfaktor, moet die "normale"

genetiese aspekte binne die verskillende hiërargiese vlakke in die biologiese omgewing beter verstaan word.⁴⁸ Hierdie genetiese variasie is noodsaaklik vir die oorlewing van alle lewende organismes – 'n groot geenpoel dra by tot die totale oorlewing van 'n bevolking en bepaal uiteindelik die sukses van 'n spesie in 'n bepaalde ekologiese nis. Bevolkingsgenetici meen dat hierdie variasie so groot kan wees dat geen twee lede van 'n bevolking presies dieselfde is by alle geenlokusse nie; dat selfs klonale organismes verskil as gevolg van somatiese mutasies wat voorkom tydens ontwikkeling. Hierdie variasiepatroon word verder gekompliseer deur gebeure soos rekombinasie, wat bestaande geenkombinasies kan versteur en nuwe genotipes by elke opeenvolgende generasie kan produseer. Vanuit 'n genetiese oogpunt is elke lid van 'n bevolking moontlik uniek, met 'n geenkombinasie wat nooit weer gedurende die geskiedenis van die spesie sal voorkom nie.⁴⁸ Hierdie kombinasie kan honderde, duisende, of selfs miljoene geëvolgordes behels, met elkeen wat op sy beurt kodeer vir 'n soortgelyke groot getal polimorfiese proteïene. Dit is dus verstaanbaar dat, binne 'n bevolking van diere of plante, hierdie geenkombinasies die gevoeligheid van organismes vir toksiese chemikalieë sal beïnvloed.

Genetiese veranderinge is een van die meer subtiele effekte wat antropogeniese toksikante in die omgewing veroorsaak, waar dit die potensiaal het om groot, langtermyn gevolge te kan hê.⁴⁹ In ekotoksikologiese terme bestaan genetiese gevoeligheid in ekosistels in een van twee vorme: (i) die resultaat van gebeure wat bygedra het tot 'n reduksie van die natuurlike variasie in die geenpoel – resultaat van effekte van genetiese skade (geenmutasies of veranderinge in geëuitdrukking) of, (ii) selektiewe effekte van toksiese chemikalieë op die geenfrekwensies in blootgestelde bevolkings en gemeenskappe. Beide vorme is baie relevant vir die ekotoksikologie want hulle kan Darwinistiese aangepasheid grootliks affekteer by individue wat aan die toksiese stof blootgestel is. Dit is hierdie veranderinge in aangepasheid wat byvoorbeeld óf as vroeë afsterwe óf as 'n verandering in voortplantingsvaardigheid tot uitdrukking kom. Dit het dan verreikende gevolge vir bevolkings, gemeenskappe of selfs ekosistels. Baird et al⁵⁰ het die belangrikheid van genotipiese verskille in die vasstelling van gevoeligheid gedemonstreer deur *Daphnia magna* aan kadmium (Cd) en DCA (3,4-dichloranalien) bloot te stel. Hulle het vasgestel dat sensitiwiteit onder klone vir beide stowwe so veel as drie ordegrottes kan verskil en dat die sensitiwiteit van klone vir verskillende toksikante verskil. 'n Verdere belangrike bevinding van hierdie navorsing was dat individue van sommige klone min variasie in gevoeligheid vir toksisiteit geopenbaar het, terwyl ander weer groot variasie getoon het, wat aantoon dat selfs baie klein genetiese verskille die gevoeligheid vir stressors sterk kan beïnvloed.

Een metode om hierdie geweldige variasie te karakteriseer, is deur gebruik te maak van modelle en die toepassing van multivariasiestatistiek. Die gebruik van laasgenoemde het gegroei sedert die 1980's en Landis⁵¹ meen dat dit 'n basis vir ekologiese risikobepaling kan word. Van den Brink en Ter Braak⁵² het 'n benadering ontwikkel wat die effek van toksiese stowwe op 'n biologiese gemeenskap uitdruk in terme van 'n enkele multivariat ("multivariate") effekmaatstaf. Ander outeurs het ook strategieë beskryf om omgewingsvariasie te skei van stres-effekte.⁶ Volgens hierdie outeurs is daar nuwe moontlikhede vir ekotoksikoloë binne die multivariasiestatistiek omdat die stelsel geanaliseer word in terme van 'n baie groot getal (etlike duisende) moontlike meetbare veranderlikes. Deur 'n groot getal gedefinieerde veranderlikes te gebruik, kan die akkurate bepaling van die "normale toestand" sowel as die afwyking daarvan af, baie verhoog word.

Die data wat benodig word om bogenoemde statistiese metodes te kan toepas op 'n bepaalde stelsel in die omgewing, kan in 'n groot mate verkry word uit inligting oor die variasie in die genetiese inligting van die stelsel. 'n Groot aantal sodanige genetiese profieltegnieke is tans beskikbaar. Daar is byvoorbeeld die meer tradisionele metodes van bevolkingsgenetika soos die elektroforetiese analise van ensieme (allosieme),⁵³ asook die meer kontemporêre molekulêre metodes soos reeds genoem. Die analise van mitochondriale DNA-volgordes van individue in natuurlike bevolkings is 'n kragtige metode om die genotiepverspreiding in ekostelsels te bepaal. Ander metodes sluit profielareas van genome, soos mikrosatelliete in, wat 'n variërende getal herhalende nukleotiedvolgordes bevat. Mikrosatellietanalise is al suksesvol in vele bewaringsgenetiese studies gebruik en het groot potensiaal om vlakke van genetiese variasie in bevolkings te bepaal.⁵⁴

Die beskikbaarheid van informasie oor genoomvlak DNA-volgorde-informasie en -reagense het lewenswetenskapnavorsing ingrypend verander. Hierdie revolusie het gelei tot die ontwikkeling van 'n nuwe subdisipline, afgelei uit 'n kombinasie van die toksikologie en die genomika, naamlik die toksikogenomika. In 'n publikasie in die tydskrif *Science* noem Lovett⁵⁵ 'n aantal voordele wat die genoomrevolusie vir die toksikologie inhou. Dit sal byvoorbeeld die aanhou van groot getalle proefdier aansienlik kan verminder en ook die opoffering van proefdier grootliks beperk. Hy waarsku egter ook dat daar verifiëring vir baie van die bevindings nodig sal wees, aangesien effekte op organismes deur komplekse meganismes bepaal word en nie slegs van hulle genetica afhang nie. Toksikogenomika word dus gesien as die wetenskap wat te doen het met die identifikasie van stowwe wat moontlik vir die mens of die biologiese omgewing toksies kan wees en hulle vermeende invloedsmeganismes, deur die aanwend van genoominligtingsbronne. Een so 'n inligtingsbron is die sogenaamde mikroskyfies ("microchips"), wat die monitering van die uitdrukkingsvlakke van duisende gene gelyktydig moontlik maak.⁵⁶ Groot getalle gene word op plastiek- of glasplaatjies, so groot soos mikroskoopplaatjies, vasgeheg. Boodskapper RNA word uit diere of selkulture geëkstraheer, gemerk met radio-isotope of 'n fluoreserende stof en by die mikroskyfie gevoeg. Daar kan dan vasgestel word aan watter DNA die RNA bind en dus watter gene deur die selle van oorsprong aangeskakel word.

Nuwaysir et al⁵⁶ stel voor dat die gebruik van geenuitdrukking, soos gemeet met cDNA-mikroreëksmatrikse ("micro arrays") hoogs sensitiewe en informatiewe merkers van toksisiteit kan wees en dus baie bruikbaar is in die ekotoksikologie. Sodanige mikroreëksmatrikse kan byvoorbeeld 5000 bakteriese gene bevat wat tipies is van 'n bepaalde soort grond. Deur die matriks te gebruik kan die uitdrukkingspatroon van die grond bepaal word deur kompeterende hibridisasie van komplementêre DNA.⁵⁷ Deur herhaaldelike toepassing op "gesonde" gronde, kan die "normale toestand" gedefinieer word en kan stres waargeneem word as 'n afwyking van die tipiese geenuitdrukkingsprofiel. Gegewe die enorme getal teikens wat gelyktydig deur 'n mikroreëksmatriks geanaliseer kan word, sal so 'n benadering groot reaktiwiteit en gevoeligheid hê. Geenuitdrukking verteenwoordig dus 'n kragtige nuwe eindpunt of meetbare respons vir die toksikologie en dus ook vir die ekotoksikologie en bring die genoomrevolusie na hierdie vakwetenskap.⁵⁸

Moderne genetiese metodes het veel te bied aan ekotoksikoloë. Die tegnieke kan by die meeste organismes aangewend word met min voorkennis van die biologie van die spesie, en wanneer dit in kombinasie met nukleïensuur-amplifikasie-metodes (PKR; Eng: PCR) gebruik word, kan dit met baie klein hoeveelhede weefselmateriaal gedoen word. Dit beteken dat organismes wat

vroeër geïgnoreer is, veral talle invertebrate, nou by hierdie soort ekotoksikologiese studies ingesluit kan word.

EKOTOKSIKOLOGIE QUO VADIS?

Die slotsom is dat die ekotoksikologie oor 'n tydperk van ongeveer drie dekades in 'n meer "volwasse" vakwetenskap ontwikkel het wat nie meer so sterk aan die toksikologie gebonde is nie. Dit word dus toenemend beskou as 'n "ware" wetenskap, eerder as slegs 'n versameling van prosedures en protokolle om die omgewing te beskerm deur beheer en monitering. Dit verskaf steeds inligting vir omgewingsbestuur en die bepaling van wetgewing oor besoedeling, maar is meer fundamenteel as dit. Soos by alle wetenskappe word in die ekologie 'n gemeenskaplike protokol van waarneming, hipotesetoetsing deur eksperimentering en die opbou van 'n samehangende liggaam van konsepte en teorieë gebruik, wat 'n paradigma vir die onderwerp daarstel.

In die lig van die moderne benaderings in die ekologie, statistiek en genomika en die geweldige kennisontploffing wat daarmee gepaard gaan, is dit duidelik dat die ekotoksikologie 'n klemverskuiwing moet ondergaan. Om sy belangrike rol te vervul om omgewings en die biodiversiteit doeltreffend te beskerm teen die nadelige invloed van antropogeniese toksiese stres, sal die fokus grootliks moet verskuif na meer basiese navorsing. Die toepassing van, onder andere, bogenoemde tegnieke en protokolle, sal nodig wees sodat die geweldige variasie in die natuur, en die effekte van stres daarop, getipeer en by doeltreffende toetsprosedures en voorspellende modelle ingesluit kan word. Alleenlik goeie basiese navorsing kan ons in staat stel om te verstaan hoe besoedelingstowwe ekostelsels as geheel benadeel en hoe beide kort- en langtermyn nadelige veranderinge voorspel kan word.

ERKENNINGS

Die outeur wil graag erkenning gee aan prof. A.J. Reinecke (Universiteit van Stellenbosch) vir konstruktiewe kritiek en hulp met taalversorging van die manuskrip. Ook aan Prof. Nico van Straalen van die Vrije Universiteit in Amsterdam, Nederland, wat sy literatuurversameling tot die outeur se beskikking gestel het, tydens 'n navorsingsbesoek aan Nederland met steun van die Stigting vir Navorsingsontwikkeling in Suid-Afrika en die NWO, Nederland.

LITERATUURVERWYSINGS

1. Truhaut, R. (1975). In *Ecological toxicological research*, McIntyre, A.D., Mills, C.F. eds. New York: Plenum press, pp. 3-24.
2. Moriarty, F. (1983). *Ecotoxicology. The study of pollutants in ecosystems*. San Diego: Academic Press.
3. Butler, G.C. (1984). Developments in ecotoxicology, *Ecol. Bull.* 36, 9-2.
4. Hayes, W.J. (1991). In *Handbook of pesticide toxicology, Vol. 1*, Hayes, W.J., Laws, E.R. eds. San Diego: Academic Press, pp. 1-38.
5. Klaassen, C.D., Eaton, D.L. (1991). In *Casarett and Doull's toxicology: The basic science of poisons*, Amdur, M.O., Doull, J., Klaassen, C.D. eds. New York: Pergamon Press, pp. 12-49.
6. Van Straalen, N.M. (2003). Ecotoxicology becomes stress ecology, *Environmental Science and Technology*, September, 324-330.
7. Depledge, M.H. (1993). Ecotoxicology: a science or a management tool? *Ambio*, 22, 51-52.
8. Cairns, J., Niederlehner, B.R. (1995). In *Handbook of ecotoxicology*, Hoffman, D.J., Rattner, B.A., Burton, G.A.,

- Cairns, J. eds. Boca Raton, Florida: CRC Press, pp. 667-680.
9. Carson, R. (1962). *Silent Spring*. London: Hamish Hamilton.
 10. Ramade, F. (1977). *Ecotoxicologie*. Paris: Masson.
 11. Kammenga, J., Laskowski, R. (2000). *Demography in ecotoxicology*. Chichester, UK: Wiley & Sons.
 12. Costanza, R., Norton, B.G.H.B.D. (1992). *Ecosystem health*. Washington: Island Press.
 13. Levin, S.A., Harwell, M.A., Kelly, J.R., Kimball, K.D. (1989). *Ecotoxicology: problems and approaches*. New York: Springer-Verlag.
 14. Van Straalen, N.M., Verkleij, J.A.C. (1991). *Leerboek oecotoxicologie*. Amsterdam: VU Uitgeverij.
 15. Forbes, V.E., Forbes, T.L. (1994). *Ecotoxicology in theory and practice*. London: Chapman & Hall.
 16. Walker, C.H., Hopkin, S.P., Sibly, R.M., Peakall, D.B. (1996). *Principles of ecotoxicology*. London: Taylor & Francis.
 17. Baird, D.J., Maltby, L., Greig-Smith, P.W., Douben, P.E.T. (1996). *Ecotoxicology: ecological dimensions*. London: Chapman & Hall.
 18. Schüürmann, G., Markert, B. (1998). *Ecotoxicology. Ecological fundamentals, chemical exposure, and biological effects*. New York: Wiley & Sons; Spektrum Akademischer Verlag.
 19. Newman, M.C., Unger, M.A. (2002). *Fundamentals of ecotoxicology*. Boca Raton, Florida: Lewis Publishers.
 20. Newman, M.C. (2001). *Population ecotoxicology*. Chichester, UK: Wiley & Sons.
 21. Clements, W.H., Newman, M.C. (2002). *Community ecotoxicology*. Chichester, UK: Wiley & Sons.
 22. Berry, R.J., Crawford, T.J., Hewitt, G.M. (1992). *Genes in ecology*. Cambridge: Blackwell Science.
 23. Forbes, V.E. (1998). *Genetics and ecotoxicology*. Philadelphia, Pennsylvania: Taylor & Francis.
 24. Rosemarin, A. (1988). Ecotoxicology on the upswing – but where are the ecologists? *Ambio*, 17, 359.
 25. Depledge, M.H. (1990). New approaches in ecotoxicology: can interindividual physiological variability be used as a tool to investigate pollution effects? *Ambio*, 19, 251-252.
 26. Calow, P. (1996). In *Ecotoxicology: ecological dimensions*, Baird, D.J., Maltby, L., Greig-Smith, P.W., Douben, P.E.T. eds. London: Chapman & Hall, pp. 5-12.
 27. Van Straalen, N.M., Løkke, H. (1997). *Ecological risk assessment of contaminants in soil*. London: Chapman & Hall.
 28. Koestler, A. (1991). In *From Gaia to selfish gene, selected writings in the life sciences*, Bickham, W. ed. Cambridge: MIT Press, pp. 88-100.
 29. Murray, B.G. (1992). Research methods in physics and biology, *Oikos*, 64, 594-596.
 30. Quentette, P.Y., Gerard, J.F. (1993). Why biologists do not think like Newtonian physicists, *Oikos*, 68, 361-363.
 31. Lawton, J.H. (1999). Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84, 177-192.
 32. Hengeveld, R., Walter, G.H. (1999). The two coexisting ecological paradigms, *Acta Biotheoretica*, 47, 141-170.
 33. Ghilarov, A.M. (2001). The changing place of theory in 20th century ecology: from universal laws to array of methodologies, *Oikos*, 92, 357-362.
 34. Murray, B.G. (2000). Universal laws and predictive theory in ecology and evolution, *Oikos*, 89, 403-408.
 35. Turchin, P. (2001). Does population ecology have general laws? *Oikos*, 94, 17-26.
 36. Weber, M. (1999). The aim and structure of ecological theory, *Philosophy of Science*, 66, 71-93.
 37. Van Straalen, N.M., Kammenga, J.E. (1998). In *Ecotoxicology. Ecological fundamentals, chemical exposure, and biological effects*, Schüürmann, G., Markert, B. eds. New York: Wiley & Sons; Spektrum Akademischer Verlag, pp. 621-644.
 38. Reinecke, S.A., Helling, B., Reinecke, A.J. (2002). Lysosomal response of earthworm (*Eisenia fetida*) coelomocytes to the fungicide copper oxochloride and relation to ecologically relevant endpoints, *Environmental Toxicology and Chemistry*, 21, 1026-1031.
 39. Maboeta, M.S., Reinecke, S.A., Reinecke, A.J. (2003). Linking lysosomal biomarker and population responses in a field population of *Aporrectodea caliginosa* (Oligochaeta) exposed to the fungicide copper oxochloride, *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 56, 411-418.
 40. Reinecke, S.A., Reinecke, A.J. (2004). The comet assay as biomarker of heavy metal genotoxicity in earthworms, *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 46, 208-215.
 41. Grime, J. (1974). Vegetation classification by reference strategies, *Nature*, 250, 26-31.
 42. Harper, J.L. (1981). Review: Environmental physiology of plants, *Nature*, 295, 470.
 43. Larcher, W. (1987). Stress bei Pflanzen, *Naturwissenschaften*, 74, 158-167.
 44. Grime, J. (1989). The stress debate: symptom of impending synthesis, *Biological Journal of the Linnean Society*, 37, 3-17.
 45. Calow, P. (1989). Proximate and ultimate responses to stress in biological systems, *Biological Journal of the Linnean Society*, 37, 173-181.
 46. Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems, *Nature*, 413, 591-596.
 47. Sibly, R.M., Calow, P. (1989). A life-cycle theory of responses to stress, *Biological Journal of the Linnean Society*, 37, 101-116.
 48. Evenden, A.J., Depledge, M.H. (1997). Genetic susceptibility in ecosystems: The challenge for ecotoxicology, *Environ Health Perspect*, 105, 849-854.
 49. Van Straalen, N.M., Timmermans, M.J.T.N. (2002). Genetic variation in toxicant-stressed populations: an evaluation of the "genetic erosion" hypothesis, *Human and Ecological Risk Assessment*, 8, 983-1002.
 50. Baird, D.J., Barber, I., Calow, P. (1990). Clonal variation in general responses of *Daphnia magna* Straus to toxic stress, *Funct. Ecol.*, 4, 399-408.
 51. Landis, W.G., Matthews, G.B., Matthews, R.A., Sergeant, A. (1994). Application of multivariate techniques to endpoint determination, selection and evaluation in ecological risk assessment, *Environmental Toxicology and Chemistry*, 13, 1917-1927.
 52. Van den Brink, P., Ter Braak, C. (1999). Principle response curves: analysis of time-dependent multivariate responses of biological community to stress, *Environ. Toxicol. Chem.*, 18, 138-148.
 53. Guttman, S.I. (2004). Population genetic structure and ecotoxicology, *Environ Health Perspect*, 102, 45-48.
 54. Kryger, U., Robinson, T.J., Bloomer, P. (2002). Isolation and characterization of six polymorphic microsatellite loci in South African hares (*Lexus saxatillis* F. Cuvier, 1823 and *Lepus capensis* Linnaeus, 1758), *Molecular Ecology Notes*, 2, 422-424.
 55. Lovett, R.A. (2000). Toxicogenomics – Toxicologists brace for genomics revolution, *Science*, 289, 536-537.
 56. Nuwaysir, E.F., Bittner, M., Trent, J., Barrett, J.C., Afshari, C.A. (1999). Microarrays and toxicology: the advent of toxicogenomics, *Mol. Carcinog*, 24, 153-159.
 57. Derisi, J.L., Lyer, V.R., Brown, P.O. (1997). Exploring the metabolic and genetic control of gene expression on a genomic scale, *Science*, 278, 680-686.
 58. Snell, T., Brogdon, S., Morgan, M. (2003). Gene expression profiling in ecotoxicology, *Ecotoxicology*, 12, 475-483.

S.A. REINECKE

Sophie Reinecke is tans medeprofessor in die Departement Plant- en Dierkunde aan die Universiteit van Stellenbosch waar sy sedert 1992 werksaam is. Sy behaal haar honneursgraad in dierkunde, M.Sc. en doktorsgraad in Dierkunde (1987) aan die Randse Afrikaanse Universiteit nadat sy haar voorgraadse studies en eerste honneursgraad in Plantkunde aan die PU vir CHO behaal het. Vir haar meestersgraad het sy die S2A3 en Junior Kaptein Scott-medaljes ontvang. Gedurende haar jare as senior lektor aan die PU vir CHO verwerf sy die universiteitstoekening vir voortreflike onderrig. Sy was verskeie jare lid en sekretaris van die Raad van die Dierkundige Vereniging van Suidelike Afrika. Haar navorsingsbelangstelling is in die ekotoksikologie en behels die invloed van chemiese besoedelstowwe op diere, met besondere klem op die biochemiese, molekulêre en sellulêre biomerkerresponse by ongewerweldes. Sy het reeds as studieleier van 15 MSc- en 4 PhD-studente opgetree en lei tans vier meesters en een doktorsgraadstudent in ekotoksikologie. Sy is outeur en mede-outeur van meer as 60 publikasies in geakkrediteerde vaktydskrifte. Sy het ook reeds meer as 50 bydraes by internasionale konferensies in verskeie lande gelewer. Haar navorsing word gefinansier deur die Nasionale Navorsingstigting, die Universiteit van Stellenbosch en die Volkswagen Stigting in Duitsland en sy het onlangs 'n toekening van die Nederlandse Nasionale Wetenskapstigting (NWO) ontvang om vir drie maande aan die Vrije Universiteit van Amsterdam navorsing te doen.