

Polskie Towarzystwo Przyrodników
im. KOPERNIKA

KOSMOS

Seria A
BIOLOGIA



ROK XXX

WARSZAWA 1981

ZESZYT 4 (171)

PAŃSTWOWE

WYDAWNICTWO

NAUKOWE

POLSKIE TOWARZYSTWO PRZYRODNIKÓW im. KOPERNIKA

ROK XXX

Seria A BIOLOGIA

ZESZYT 4 (171)

K O S M O S

DWUMIESIĘCZNIK



WARSZAWA 1981

PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO NAUKOWE

KOMITET REDAKCYJNY

prof. dr Tadeusz Gorczyński, prof. dr Kazimierz Petrusiewicz
prof. dr Aleksandra Przetęcka, prof. dr Przemysław Trojan, prof. dr Adam Urbanek,
prof. dr Kazimierz Wierzchowski
redaktor naczelny: prof. dr Włodzimierz Michałłow
sekretarz: mgr Jadwiga Kobuszevska

Adres redakcji: 00-901 Warszawa, Pałac Kultury i Nauki
(tel. 20-02-11, wewn. 2544)

Państwowe Wydawnictwo Naukowe — Warszawa, Młodowa 10
Nakład 1418+112 egz. Ark. wyd. 8,5, ark. druk. 6,75. Papier
druk. mat. V 71 g, B1
Oddano do składania 29.IV.81 r. Podpisano do druku 22.IX.1981 r.
Druk ukończono w październiku 1981 r.
Zam. 245/81 L-101 Cena zł 15,—
Warszawska Drukarnia Naukowa, Warszawa, ul. Śniadeckich 8

KAZIMIERZ ZIELIŃSKI

Instytut Biologii Doświadczalnej PAN
Warszawa

BIOLOGICZNE ASPEKTY WARUNKOWANIA

Jednym z przejawów adaptacji organizmów zwierzęcych do zmieniających warunków środowiska jest ich zdolność do wytwarzania reakcji warunkowych. W procesie warunkowania ustalają się określone współzależności pomiędzy trzema klasami zjawisk: bodźcami warunkowymi, bodźcami bezwarunkowymi i reakcjami warunkowymi. Tematem niniejszego szkicu będzie próba wyjaśnienia w jakiej mierze efekt procesu warunkowania zależy od jakościowych cech tych zjawisk. W szczególności istotne znaczenie teoretyczne ma zagadnienie, czy w zależności od jakościowych cech bodźców i reakcji warunkowej sam mechanizm, leżący u podłoża procesu warunkowania, nie ulega zmianie. Problemy te są obecnie szeroko dyskutowane pod ogólną nazwą „biologiczne granice uczenia się” (biological boundaries of learning) lub też, bardziej precyzyjnie, „ograniczenia procesu warunkowania” (constraints of conditioning) [28, 37, 38]. Z bardzo bogatego zbioru danych doświadczalnych dotyczących tej problematyki wykorzystane zostaną przede wszystkim wyniki uzyskane przez polską szkołę neurofizjologiczną, utworzoną przez zmarłego w 1973 r. profesora Jerzego Konorskiego.

KLASYCZNE I INSTRUMENTALNE REAKCJE WARUNKOWE

Pawłow uważał, że w wyniku kojarzenia jakiegokolwiek bodźca warunkowego z jakimkolwiek bodźcem bezwarunkowym zawsze wytwarza się reakcja warunkowa różniąca się jedynie ilościowo od reakcji wywoływanej przez sam bodziec bezwarunkowy. Bodziec warunkowy stawał się nie tylko sygnałem, ale jakby „substytutem” bodźca bezwarunkowego [35]. Jeśli jeden bodziec warunkowy poprzedzał podanie mniejszej, a inny bodziec warunkowy poprzedzał podanie większej ilości pokarmu, to reakcja warunkowego wydzielania śliny była mniejsza na pierwszy a większa na drugi bodziec warunkowy. Jeśli po wytworzeniu reakcji warunkowej przestawano podawać pokarm po zadziałaniu bodźca warunkowego, to warunkowe wydzielanie śliny stopniowo zanikało. Ponieważ okazało się, że taki „wygaszony” bodziec warunkowy okazuje hamulcowy wpływ na reakcje wywoływane przez inne bodźce warunkowe, to trzeba było przyjąć, że w wyniku systematycznego podawania bodźca warunkowego bez bodźca bezwarunkowego wytwarza się hamulcowa reakcja warunkowa. Reakcje warunkowe wytwarzane przy stosowaniu bodźca bez-

warunkowego nazwano pobudzeniowymi reakcjami warunkowymi. Zjawiska pobudzenia i hamowania rozpatrywano jako różnoimienne, lecz symetryczne procesy nerwowe, dzięki czemu monistyczna teoria procesów warunkowania została utrzymana.

Po raz pierwszy problem zależności procesu warunkowania od jakości stosowanych bodźców pojawił się w doświadczeniach Cytowicza [1]. Okazało się, że u psów wychowanych na diecie mlecznej zapach i widok mięsa nie wywołuje bezwarunkowej reakcji wydzielania śliny. Jednakże jeśli zapach lub widok mięsa zastosować jako bodźce warunkowe poprzedzające zjadanie mięsa, to reakcja warunkowa wydzielania śliny wytwarza się na te bodźce niesłychanie szybko, po dwóch, trzech skojarzeniach z bodźcem bezwarunkowym. Dla tego rodzaju bodźców, nie wywołujących reakcji bezwarunkowej, lecz na które niesłychanie łatwo wytwarza się reakcja warunkowa przy zastosowaniu odpowiedniego bodźca bezwarunkowego, wprowadzono nazwę „naturalne bodźce warunkowe”. Termin ten sugeruje, że uświadamiano sobie znaczenie niektórych bodźców warunkowych dla zwierząt żyjących w naturalnym środowisku, nie postawiono jednak zadania wyjaśnienia przyczyn łatwości wytwarzania na nie reakcji warunkowych.

Zależność przebiegu procesu warunkowania od charakteru stosowanego bodźca bezwarunkowego bardzo wyraźnie zaznaczyła się w doświadczeniach Konorskiego i Millera nad wykrytymi przez nich reakcjami instrumentalnymi [22]. W doświadczeniach Pawłowa i jego uczniów wykonanie reakcji warunkowej nie zmieniało prawdopodobieństwa podania bodźca bezwarunkowego. Zasadą nadrzędną było zachowanie pełnej korelacji pomiędzy bodźcem warunkowym i bodźcem bezwarunkowym, korelacji pozytywnej — w przypadku treningu reakcji pobudzeniowych, lub negatywnej — w treningu reakcji hamulcowych. Natomiast w doświadczeniach Konorskiego i Millera korelacje te miały charakter warunkowy: podanie bodźca bezwarunkowego uzależnione było od wykonania określonej ruchowej reakcji warunkowej. I wówczas okazało się, że przy zachowaniu takich samych relacji pomiędzy włączeniem bodźca bezwarunkowego, wykonaniem danej reakcji ruchowej i podaniem bodźca bezwarunkowego, efekt treningu będzie różny w zależności od tego, czy bodźcem bezwarunkowym jest pokarm czy też ból. Jeśli po wykonaniu ruchu zgięcia łapy na tle tonu podany zostanie pokarm, to częstotliwość wykonania tego ruchu zwiększa się (ćwiczenie za pomocą nagrody). Jeśli natomiast po wykonaniu ruchu zgięcia łapy na tle działania takiego samego bodźca warunkowego zastosowany zostanie bodziec bólowy, to częstotliwość wykonania tego ruchu zmniejszy się i wreszcie ruch ten zaniknie (ćwiczenie za pomocą kar). Tak więc efekt procesu warunkowania reakcji instrumentalnych zależy od jakościowych cech bodźca bezwarunkowego. Powstała konieczność rozróżnienia atrakcyjnych i awersyjnych bodźców bezwarunkowych i sformułowania odrębnych zasad wytwarzania instrumentalnych reakcji warunkowych w zależności od biologicznego znaczenia bodźca bezwarunkowego. W przypadku klasycznych reakcji warunkowych zasady ich wytwarzania były identyczne, niezależnie od biologicznego znaczenia bodźca bezwarunkowego.

KONCEPCJA WARUNKOWANIA JAKO UAKTYWNIENIE
POTENCJALNYCH POŁĄCZEŃ SYNAPTYCZNYCH

Pogląd Pawłowa, że przy skojarzeniu jakiegokolwiek bodźca warunkowego z jakimkolwiek bodźcem bezwarunkowym zawsze wytworzy się reakcja warunkowa podobna do reakcji bezwarunkowej, wynikał z koncepcji kory mózgowej jako złożonej mozaiki ośrodków nerwowych stanowiących reprezentację różnorodnych ośrodków zlokalizowanych na niższych piętrach ośrodkowego układu nerwowego, odbierających informację o środowisku zewnętrznym i stanie wewnętrznym organizmu oraz zawiadujących wszelkimi reakcjami bezwarunkowymi. Pobudzenie powstałe przy zadziałaniu określonego bodźca dociera za pośrednictwem połączeń między komórkami nerwowymi do wielu różnych ośrodków. Mechanizm wytworzenia reakcji warunkowej polegał, według Pawłowa, na przepływie pobudzenia od ośrodka bodźca warunkowego do ośrodka pobudzonego przez bodziec silniejszy — bezwarunkowy. Po pewnej ilości skojarzonych w czasie pobudzeń ośrodków bodźca warunkowego i bodźca bezwarunkowego, samo pobudzenie ośrodka bodźca warunkowego wystarczyło, aby został pobudzony również ośrodek bodźca bezwarunkowego i dzięki temu w odpowiedzi na bodziec warunkowy pojawiała się reakcja identyczna z reakcją bezwarunkową, co najwyżej o mniejszym natężeniu.

Za życia Pawłowa znane już były ogólne zarysy funkcjonalnego zróżnicowania kory mózgowej a także zasada topograficznej reprezentacji niektórych bodźców, w szczególności czucia skórno. Tak więc nawet w ramach koncepcji nieograniczonego rozprzestrzeniania się fali pobudzenia po korze mózgowej trzeba było założyć, że pobudzenie będzie oddziaływać silniej na ośrodki położone bliżej pierwotnie pobudzonego ośrodka nerwowego niż na ośrodki dalsze. Hipoteza ta została potwierdzona w doświadczeniu, którego istota polegała na wytworzeniu pobudzeniowych reakcji warunkowych na drażnienie czterech punktów skóry kończyny psa i hamulcowej reakcji warunkowej na drażnienie punktu piątego. Okazało się, że po zastosowaniu bodźca wywołującego hamulcową reakcję warunkową działanie bodźców pobudzeniowych było osłabione. Najsłabszą reakcję warunkową uzyskiwano przy drażnieniu punktów położonych najbliżej bodźca hamulcowego, a najsilniejszą — przy drażnieniu punktu najbardziej oddalonego od bodźca hamulcowego [27].

W odróżnieniu od Pawłowa, Konorski w swojej książce „Conditioned reflexes and neuron organization” sformułował zasadę, że funkcjonalne połączenia między ośrodkami nerwowymi, będące substratem wytworzenia reakcji warunkowej, mogą wytworzyć się jedynie wówczas, jeśli uprzednio istniały już między nimi pewne potencjalne połączenia, powstałe w wyniku realizacji kodu genetycznego w rozwoju osobniczym [19]. Z zasady tej wynika, że w zależności od stopnia „przygotowania” układu nerwowego przy kojarzeniu jednej pary bodźców reakcja warunkowa może wytworzyć się szybko, przy kojarzeniu innej pary reakcja warunkowa wytworzy się z trudem, a w niektórych przypadkach reakcja warunkowa w ogóle się nie pojawi.

W istocie rzeczy koncepcja „połączeń potencjalnych” Konorskiego postawiła w zupełnie nowym świetle problem mechanizmów warunkowania, a w szczególności zagadnienie zależności efektów procesu warunkowania od jakości stosowanych bodźców i charakteru badanej reakcji warunkowej. Koncepcja ta stała się podstawą całej serii doświadczeń przeprowadzonych zarówno w Instytucie Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego, jak i w innych ośrodkach. Wyniki niektórych tych badań zostaną przedstawione w dalszej części tekstu.

BADANIA WŁAŚCIWOŚCI „SPECYFICZNEGO BODŹCA DOTYKOWEGO”

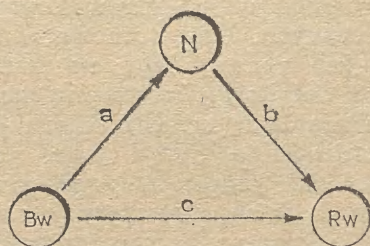
Pierwsze dane doświadczalne potwierdzające hipotezę J. Konorskiego o znaczeniu „potencjalnych połączeń” dla procesu warunkowania uzyskano dopiero w latach 60-ych. U psów wytwarzano reakcję instrumentalną kładzenia prawej przedniej łapy na karmnik wzmacnianą podaniem pokarmu przy zastosowaniu różnych bodźców słuchowych i dotykowych. Okazało się, że jeśli bodźcem warunkowym był bodziec dotykowy podawany na łapę wykonującą reakcję instrumentalną, to trening przebiegał wielokrotnie szybciej niż na pozostałe bodźce warunkowe zarówno słuchowe, jak i dotykowe stosowane na inne części ciała. W serii doświadczeń zbadano właściwości bodźca dotykowego podawanego na kończynę uczestniczącą w wykonaniu reakcji instrumentalnej różniące go od innych bodźców warunkowych [7, 11, 12, 14]. Reakcje instrumentalne na „specyficzny bodziec dotykowy” (specific tactile stimulus — STS) wykonywane są z bardzo krótkimi okresami utajenia; utrzymują się nawet u całkowicie nasyconych zwierząt, które nie jedzą już pokarmu po wykonaniu reakcji instrumentalnej; są bardzo odporne na proces wygaszania i niemal natychmiast podlegają wznowieniu po przywróceniu wzmacniania reakcji instrumentalnej podaniem pokarmu.

Jeśli reakcja instrumentalna wyworzona jest na jeden bodziec warunkowy, to z łatwością można dokonać transferu tej reakcji na inny bodziec warunkowy, stosując go w tej samej sesji doświadczalnej i podając w końcu jego działania pokarm niezależnie od wykonania reakcji instrumentalnej. Okazało się, że transfer z jakiegokolwiek bodźca słuchowego na STS następuje niesłychanie szybko, natomiast transfer reakcji instrumentalnej wytworzonej na STS na bodźce słuchowe zachodzi z wielkim trudem. Co więcej, jeśli ta sama reakcja instrumentalna została wytworzona u danego psa na szereg różnych bodźców, to wytworzenie reakcji na STS prowadzi do wyraźnego osłabienia reakcji instrumentalnej na inne bodźce.

U niektórych psów równolegle z reakcją instrumentalną przeprowadzano pomiar warunkowej reakcji ślinowej. Ponieważ reakcja ślinowa była, zgodnie z powłowowskim „prawem siły”, większa na bodźce słuchowe niż na STS, to nasuwało się przypuszczenie, że szczególne właściwości STS wynikają z istnienia wrodzonych połączeń pomiędzy okolicą czuciową i okolicą ruchową kory mózgowej. W okolicy czuciowej zlokalizowane są neurony reprezentujące bodźce dotykowe stosowane na powierzchnię ciała, a w okolicy ruchowej kory mózgowej znajdują się neurony, które stanowią reprezentację poszcze-

gólnych ruchów. Neurony tych dwóch okolic kory mózgowej połączone są włóknami w kształcie litery U przechodzącymi pod rowkiem centralnym (s. centralis). Przecięcie tych włókien całkowicie znosiło szczególne właściwości STS, który upodabniał się do innych bodźców warunkowych pod względem szybkości wytwarzania reakcji instrumentalnej, jej oporności na wygaszanie, na nasycenie zwierzęcia itp. Kontrolne doświadczenia, w których uszkodzono jedynie korę ruchową, osłabiało reakcję instrumentalną na wszelkiego rodzaju bodźce warunkowe, natomiast uszkodzenie okolicy czuciowej osłabiało wybiórczo jedynie reakcje instrumentalne na bodźce dotykowe.

Dla prawidłowej analizy wyników tych doświadczeń konieczne jest ich rozpatrzenie na tle najprostszego modelu reakcji instrumentalnych, zaproponowanego przez Wyrwicką [41, 42]. Zgodnie z tym modelem wykonanie reakcji instrumentalnej zachodzi dzięki wytworzeniu trzech rodzajów połączeń warunkowych (rys. 1): pomiędzy



Rys. 1. Najprostszy model instrumentalnego odruchu warunkowego

Bw — ośrodek bodźca warunkowego; Rw — ośrodek reakcji instrumentalnej; N — ośrodek napędu; a, b, c — połączenia pomiędzy ośrodkami.

ośrodkiem bodźca warunkowego i ośrodkiem napędu (połączenie „a”), pomiędzy ośrodkiem napędu i ośrodkiem reakcji warunkowej (połączenie „b”) i pomiędzy ośrodkiem bodźca warunkowego i ośrodkiem reakcji warunkowej (połączenie „c” zwane również połączeniem bezpośrednim). Według Konorskiego, w modelu reakcji instrumentalnej na specyficzny bodziec dotykowy oprócz tych połączeń warunkowych istnieje jeszcze połączenie dodatkowe, równoległe do połączenia „c”, które zostaje przecięte przez oddzielenie okolicy czuciowej od ruchowej. Konorski wyciągnął na tej podstawie wniosek, że siła reakcji warunkowej zależy od łącznego działania połączeń bezpośrednich i pośrednich (poprzez ośrodek napędu) pomiędzy ośrodkiem bodźca warunkowego i reakcji warunkowej. Jeśli połączenia bezpośrednie są bardzo silne, jak w przypadku STS, to reakcja instrumentalna może być wykonywana nawet przy bardzo słabym napędzie motywującym wykonanie tej reakcji (na przykład przy nasyceniu zwierzęcia). W przypadku słabych połączeń bezpośrednich rolę dominującą w realizacji reakcji instrumentalnej przejmują połączenia pośrednie i zależność siły reakcji od wielkości napędu występujące bardzo wyraźnie [21].

Mimo iż określony poziom napędu jest niezbędny przy wykonaniu jakiegokolwiek reakcji instrumentalnej, to rozważania Konorskiego postawiły bardzo istotny problem teoretyczny: reakcje instrumentalne

mogą być wykonywane w oparciu o dwa różne mechanizmy wykorzystujące różne połączenia między ośrodkami nerwowymi.

Niektórzy uczeni próbowali wyjaśnić szczególne właściwości specyficznego bodźca dotykowego na podstawie innej prawidłowości zaobserwowanej w badaniach odruchów warunkowych. W wielu doświadczeniach okazało się, że warunkowanie przebiega szybciej, jeżeli występuje przestrzenna zbieżność pomiędzy źródłem bodźca warunkowego a miejscem podania pokarmu (spatial contiguity).

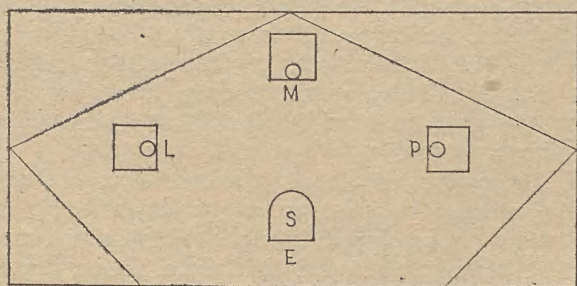
W przypadku STS występuje przestrzenna zbieżność pomiędzy miejscem zastosowania bodźca warunkowego i samej reakcji warunkowej. Jeśliby ta zasada mogła wytłumaczyć przynajmniej część szczególnych właściwości STS, to hipoteza Konorskiego o znaczeniu „potencjalnych połączeń” dla procesu warunkowania uległaby poważnemu osłabieniu. Jednakże kolejna seria doświadczeń dostarczyła przekonujących dowodów, że warunkowanie przebiega znacznie szybciej, jeśli procedura treningu umożliwia wykorzystanie pewnych wrodzonych połączeń nerwowych. Psy trenowano w wykonywaniu reakcji położenia lewej lub prawej łapy na karmniku w odpowiedzi na warunkowy bodziec dotykowy stosowany na tylnych kończynach zwierzęcia. Test ten, niezależnie od charakteru bodźców i ich lokalizacji, nosi nazwę różnicowania „lewa łapa, prawa łapa” (left-leg, right-leg differentiation). W grupie A wymagano wykonania reakcji lewą przednią łapą na bodziec zastosowany na lewej tylnej łapie, a reakcji prawą przednią łapą na bodziec zastosowany na prawej tylnej łapie. Natomiast w grupie B wymagano wykonywania reakcji przednią łapą przeciwną w stosunku do bodźca dotykowego zastosowanego na tylnych łapach [3]. Trening w grupie B okazał się ponad dwukrotnie szybszy niż w grupie A. Ta różnica w szybkości warunkowania przy zastosowaniu identycznych par bodźców i reakcji warunkowych wynika z biologicznych właściwości psa jako obiektu badań. Jeśli zastosować bodziec dotykowy na prawej tylnej łapie, to reakcja orientacyjna zwierzęcia wyraża się w skrócie głowy w prawo, co pociąga za sobą przemieszczenie środka ciężkości ciała na prawo i w efekcie — zwiększenie napięcia mięśni wyprostnych prawej przedniej łapy. Jednocześnie jednak zgodnie z prawami odkrytymi przez Sherringtona osłabia się napięcie mięśni wyprostnych lewej przedniej łapy. Zwiększa to gotowość przedniej lewej łapy do zgięcia i następnie położenia jej na karmniku. Tak więc łatwość treningu psów w grupie B związana była z faktem, że przestrzenna lokalizacja bodźców i wymaganych reakcji warunkowych była zgodna z biologicznymi właściwościami psa, z zasadami organizacji stosunkowo niskich pięter ośrodkowego układu nerwowego.

Doświadczenia te wykazały, że przebieg procesu warunkowania w znacznym stopniu zależy od wykorzystania zakodowanych genetycznie połączeń pomiędzy ośrodkami nerwowymi. Jednakże połączenia takie w określonych sytuacjach mogą utrudniać wytwarzanie reakcji warunkowych. Jednym z wielu możliwych przykładów na potwierdzenie tej tezy są doświadczenia z wytwarzaniem różnicowania „lewa łapa, prawa łapa” na bodźce dotykowe podawane na symetryczne pola przedniej części tułowia psa [4, 5, 6, 10]. Obserwacje zachowania

się zwierząt podczas treningu świadczą, że psy dobrze rozróżniały miejsca stosowania bodźców, ponieważ ich reakcje orientacyjne były adekwatne do drażnionej części ciała. Tym niemniej trening był długi i wymagał kilkuset prób. Z danych anatomicznych wynika, że w okolicy czuciowej kory istnieją silnie rozwinięte połączenia między półkulami mózgu dla reprezentacji proksymalnych części ciała, w szczególności dla tułowia. W rezultacie bodziec dotykowy działający na jednej stronie tułowia pobudza neurony nie tylko swojej okolicy projekcyjnej (w przeciwległej półkuli), ale i przez włókna asocjacyjne spoidła wielkiego pobudza również neurony okolicy czuciowej drugiej półkuli. Operacyjne przecięcie spoidła wielkiego spowodowało, że operowane psy wyuczyły się testu różnicowania kilkakrotnie szybciej niż psy normalne. Szybkość treningu u psów z przeciętnym spoidłem wielkim była jedynie nieznacznie mniejsza niż przy zastosowaniu w analogicznym teście bodźców dotykowych na przednie łapy. Ten ostatni fakt jest jeszcze jednym dowodem, że szczególnych właściwości STS nie można wytłumaczyć jedynie przestrzenną zbieżnością miejsca podawania bodźca i wykonywanej reakcji.

ZNACZENIE REAKCJI ORIENTACYJNYCH W TESTACH RÓŻNICOWANIA TYPU „IŚĆ NA LEWO, IŚĆ NA PRAWO”

Badania nad noworodkami wykazały, że reakcja zwrócenia się w kierunku, z którego rozchodzi się bodziec akustyczny jest reakcją wrodzoną, nie wymagającą procesu uczenia [40]. Bardzo wyraźnie tego rodzaju „reakcja celownicza” polegająca na zwróceniu głowy i nastawienie uszu w kierunku, z którego rozlega się bodziec akustyczny, występuje u psów. Ławicka [29] zbadała zachowanie się psów przy treningu tzw. reakcji odroczonej. W teście tym bodziec warunkowy sygnalizuje karmnik, w którym po pewnym czasie od zakończenia działania bodźca warunkowo podawany jest pokarm (rys. 2).



Rys. 2. Schemat pomieszczenia używanego w doświadczeniach nad reakcjami odroczonej

E — miejsce eksperymentatora; S — platforma startowa; L, M, P — lewy, środkowy i prawy karmnik. W doświadczeniach z różnicowaniem „iść na lewo, iść na prawo” demontuje się środkowy karmnik. W doświadczeniach z różnicowaniem typu „iść, nie iść” w pomieszczeniu zostawia się jedynie środkowy karmnik.

Wzmocnienie pokarmowe dawane jest tylko w tym przypadku, gdy pies po zwolnieniu z płaszczyzny startowej podejdzie do prawidłowego karmnika. Test ten stosowany jest w wielu laboratoriach do badań

nad zdolnością utrzymywania śladów pamięciowych bodźca. Okazało się, że psy są zdolne do utrzymywania śladów pamięciowych brzęczyka przez kilkanaście minut, natomiast przy stosowaniu bodźca wzrokowego wyniki doświadczeń były znacznie gorsze. Różnica ta związana była z charakterem reakcji orientacyjnej na dwa rodzaje bodźców. O ile na bodziec słuchowy reakcja orientacyjna była natychmiastowa i bezbłędna, to pies, w odróżnieniu od prymatów nie jest zdolny do precyzyjnego zlokalizowania źródła światła, lecz potrafi dokonać prawidłowego wyboru porównując jasność oświetlenia poszczególnych karmników. Tak więc trudność rozwiązania testu reakcji odroczonej przy zachowaniu bodźca świetlnego polega na nie upośledzeniu pamięci tego bodźca, lecz na trudności jego rozpoznania.

W ślad za tą pierwszą obserwacją nastąpiła seria badań, dziś uważanych za klasyczne, poświęconych różnicom w przebiegu procesów warunkowania w zależności od jakości stosowanych bodźców warunkowych. Porównywano szybkość wytwarzania dwóch rodzajów różnicowania: (1) „lewa łapa, prawa łapa” względnie „iść na lewo, iść na prawo” (go-left, go-right) lub też (2) „iść, nie iść” (go, no-go), przy stosowaniu bodźców warunkowych różniących się lokalizacją lub też innymi cechami jakościowymi (jak wysokość tonów). Zarówno w doświadczeniach na psach [30, 31] jak i na małpach [34] wykazano, że zwierzęta z łatwością rozwiązują test „iść na lewo, iść na prawo” przy stosowaniu bodźców słuchowych różniących się lokalizacją, natomiast z wielkim trudem, jeśli bodźce różnią się tylko wysokością tonu. Z drugiej strony test „iść, nie iść” jest niesłychanie łatwy przy zastosowaniu tonów różnej wysokości, a bardzo trudny — jeśli tony różnią się jedynie miejscem, z którego są podawane. Łatwość, z jaką zwierzęta rozwiązywały test „iść na lewo, iść na prawo” w oparciu o bodźce kierunkowe nie można było wytłumaczyć zbieżnością przestrzenną bodźców warunkowego i bezwarunkowego, ponieważ bodźce były podawane z dwóch głośników umieszczonych przy platformie startowej, jeden na podłodze a drugi ponad psem.

Wykazano również, że przy stosowaniu bodźców różniących się zarówno lokalizacją jak i jakością, zwierzęta ignorują, w zależności od stosowanego testu różnicowania, jedną lub drugą cechę bodźca, a ich zachowanie się jest całkowicie określone tylko przez dominującą w danych warunkach cechę.

W tym celu stosowano w treningu bodźce wyraźnie różniące się jakościowo (np. brzęczyk i metronom) podawane w różnych miejscach, a następnie w specjalnych próbach testowych te same bodźce rozlegały się z przeciwnych miejsc. W teście „lewa łapa, prawa łapa” zwierzęta ignorowały cechy jakościowe bodźców i ich reakcje były zdeterminowane miejscem zastosowania bodźców, natomiast w teście „iść, nie iść” reakcje zwierząt były określone cechami jakościowymi bodźców słuchowych niezależnie od ich lokalizacji [8, 9, 13, 39]. Tak więc przy stosowaniu tych samych bodźców warunkowych, w zależności od rodzaju testu, zwierzęta wykorzystują różne cechy bodźców dla prawidłowego rozwiązania zadania [20].

Pozostawało tylko wyjaśnić, jaki mechanizm fizjologiczny jest odpowiedzialny za ujawnioną w doświadczeniach nierównocенność przestrzennych i jakościowych cech bodźców warunkowych. W tym

celu znów musimy się zwrócić do najprostszego modelu instrumentalnych reakcji warunkowych (rys. 1). W różnicowaniu „iść, nie iść” jeden z bodźców warunkowych sygnalizuje podanie bodźca bezwarunkowego, a więc zwiększa poziom pobudzenia ośrodka napędowego, a drugi bodziec sygnalizuje brak bodźca bezwarunkowego, co prowadzi do procesu hamowania w ośrodku napędowym. Natomiast w różnicowaniu typu „iść na lewo, iść na prawo” obydwa bodźce warunkowe sygnalizują możliwość otrzymania bodźca bezwarunkowego, w efekcie czego oba bodźce warunkowe wywołują proces pobudzenia w ośrodku napędowym. Tak więc o tym, jaki ruch (iść w lewo, czy też iść w prawo) ma być wykonany, decyduje połączenie „c” pomiędzy ośrodkiem bodźca warunkowego i ośrodkiem danej reakcji instrumentalnej. Nasuwał się wniosek, że najprostszym rozwiązaniem jest przyjęcie hipotezy, iż w teście „iść na lewo, iść na prawo” zwierzęta wykorzystują połączenia nerwowe między ośrodkami reprezentującymi określoną reakcję orientacyjną wywoływaną przez dany bodziec warunkowy i ośrodkami reprezentującymi wymagane reakcje ruchowe. Jedno z pierwszych doświadczeń potwierdzających tę hipotezę polegało na wytworzeniu różnicowania „iść na lewo, iść na prawo” na bodźce podawane z jednego miejsca, lecz różniące się jakościowo. Jeśli bodźce wywoływały podobne reakcje orientacyjne, jak w przypadku stosowania różnych wysokości tonów, to trening był bardzo trudny i długotrwały. Jeśli jednak bodźce warunkowe wywoływały wyraźnie różniące się reakcje orientacyjne, jak w przypadku zastosowania bodźca dźwiękowego i zapalenia lampki, to trening był stosunkowo łatwy [9]. Analiza wszystkich przytoczonych doświadczeń jest zgodna z koncepcją, według której w różnicowaniu typu „iść na lewo, iść na prawo” bodźcem warunkowym określającym wybór prawidłowej reakcji instrumentalnej jest bodziec kinestetyczny wywołany przez reakcję orientacyjną na bodziec warunkowy.

Koncepcja ta przez długi okres czasu nie była jednak w sposób jednoznaczny potwierdzona doświadczalnie. Dopiero stosunkowo niedawno zagadnienie to zostało rozwiązane przez Ławicką [32]. Uczyła ona psy różnicowania „iść na lewo, iść na prawo” w warunkach, w którym bodźce dźwiękowe rozlegały się z głośników umieszczonych przy karmnikach a zwierzęta były zwalniane z płaszczyzny startowej dopiero w określonym czasie po zaprzestaniu działania bodźca warunkowego. W jednej grupie psów bodziec dźwiękowy podawany z lewego karmnika sygnalizował konieczność podejścia do tego właśnie karmnika, a bodziec z prawej strony — podejście do prawego karmnika (sytuacja przestrzennej zbieżności bodźca warunkowego i prawidłowej reakcji warunkowej). W drugiej grupie bodziec dźwiękowy sygnalizował konieczność rozbieżności bodźca warunkowego i reakcji). Ucząca przestrzennej rozbieżności bodźca warunkowego i reakcji). Zwierzęta z pierwszej grupy uczyły się testu niesłychanie szybko i reakcje ich były prawidłowe, niezależnie od pozycji zajmowanej przez zwierzę na płaszczyźnie startowej w chwili działania bodźca warunkowego. Zwierzęta z drugiej grupy uczyły się ze znacznym trudem i reakcje ich były prawidłowe jedynie w tym przypadku, gdy podczas działania bodźca warunkowego zajmowały one stałą

pozycję na płaszczyźnie startowej. Zarówno u jednych jak i u drugich zwierząt obserwowano wyraźną reakcję celowniczą w chwili włączenia każdego z bodźców warunkowych. Obserwacje zwierząt wskazują, że w sytuacji przestrzennej zbieżności bodźca i wymaganej reakcji zwierzę lokalizuje sygnalizowany karmnik w przestrzeni niezależnie od położenia ciała w czasie działania bodźca warunkowego i w okresie odroczenia. Natomiast w sytuacji przestrzennej rozbieżności bodźca i reakcji rozwiązanie testu oparte jest o różnicowanie bodźców kinestetycznych wywoływanych przez różne reakcje orientacyjne. Dlatego też w tej sytuacji dla prawidłowego rozwiązania testu niezbędne jest zachowanie określonego położenia ciała na płaszczyźnie startowej. Wykazano również, że psy z usuniętym zawojem prorealnym zarówno w warunkach przestrzennej rozbieżności, jak i przestrzennej zbieżności bodźców i reakcji rozwiązują testy wykorzystując bodźce kinestetyczne związane z różnymi reakcjami orientacyjnymi. Dzięki temu test „iść na lewo, iść na prawo” w warunkach przestrzennej rozbieżności bodźców rozwiązywany jest przez psy z usuniętym zawojem prorealnym szybciej niż przez psy normalne [32]. Psy normalne próbują rozwiązać test w warunkach przestrzennej rozbieżności bodźców lokalizując karmnik w przestrzeni, ponieważ jednak ta taktyka nie zapewnia prawidłowych odpowiedzi, to po pewnym czasie przedstawiają się na wykorzystanie bodźców kinestetycznych. Stosowanie nieadekwatnej taktyki na początku treningu wydłuża prawidłowe rozwiązanie testu.

W dalszych badaniach wykazano, że zwierzęta normalne wyuczone prostej reakcji podjęcia do jednego tylko karmnika na sygnał dźwiękowy podawany z tego właśnie karmnika, musiały na nowo uczyć się tego zadania, gdy źródło dźwięku przeniesiono w inne miejsce. Natomiast reakcje psów uczonych od początku w warunkach przestrzennej rozbieżności bodźców zupełnie nie ulegały zakłóceniu przy zmianie źródła dźwięku [33].

Tak więc można stwierdzić, że przy rozwiązywaniu testów w sytuacji przestrzennej zbieżności lub też rozbieżności bodźców wykorzystywane są dwie różne zasady uczenia. W zadaniu, w którym wymagana jest orientacja przestrzenna karmnika i skierowanej ku niemu reakcji instrumentalnej, najlepszym sygnałem dla wyboru prawidłowej reakcji jest bodziec kinestetyczny wywoływany przez reakcję celowniczą skierowaną do bodźca warunkowego. Bodźce warunkowe wywołujące jakościowo różne reakcje orientacyjne, a więc i różniące się od siebie bodźce kinestetyczne, sprzyjają szybkiemu wyuczeniu reakcji warunkowych w testach typu „iść na lewo, iść na prawo”. Przyczyną tej łatwości uczenia się jest wykorzystanie wrodzonych połączeń pomiędzy ośrodkami nerwowymi reprezentującymi różne reakcje orientacyjne i ośrodkami nerwowymi reprezentującymi różne ruchy ciała przy chodzeniu lub kładzeniu określonej łapy na karmnik. Również i w tym przypadku istnienie lub brak wrodzonych połączeń „c” pomiędzy ośrodkiem bodźca warunkowego i ośrodkiem reakcji warunkowej jest czynnikiem decydującym.

ZNACZENIE „PRAWA SIŁY BODŹCÓW” W TESTACH RÓŻNICOWANIA TYPU „IŚĆ, NIE IŚĆ”

Z przedstawionych poprzednio badań Ławickiej wynika, że zarówno u psów, jak i u małp wytworzenie różnicowania typu „iść, nie iść” (go, no-go differentiation) zachodzi z mniejszą ilością błędów, jeśli bodźcami warunkowymi są tony o różnej wysokości, niż przy zastosowaniu tonów o tej samej wysokości, lecz różniących się lokalizacją źródła dźwięku. Nasuwa się pytanie, czy nie istnieją „potencjalne połączenia” pomiędzy ośrodkami nerwowymi będącymi reprezentacją poszczególnych dźwięków a ośrodkami napędowymi.

Wiadomo, że połączenie pomiędzy ośrodkiem bodźca warunkowego i ośrodkiem napędu (połączenie „a”) jest podstawą wytwarzania klasycznych reakcji warunkowych. Można założyć, że niektóre bodźce mają „specyficzną” afiliację do określonych ośrodków napędowych, na przykład do ośrodka głodu, ośrodka strachu, lub też do ośrodka napędu seksualnego. Na bodźce takie niesłychanie szybko wytwarzałyby się odpowiednie klasyczne reakcje warunkowe, podobnie jak na STS z łatwością wytwarza się reakcja instrumentalna dzięki istnieniu włókien U pomiędzy korą ruchową i czuciową. Z kolei przy zaangażowaniu innych napędów (a więc przy zastosowaniu innych bodźców bezwarunkowych) reakcje warunkowe na te same bodźce warunkowe wytwarzałyby się znacznie trudniej. Garcia i Koelling [15] uczyli szczury picia w określonej sytuacji doświadczalnej na tle działania kompleksowego bodźca warunkowego złożonego z bodźca smakowego, bodźca słuchowego i bodźca wzrokowego. Jeśli ten kompleksowy bodziec warunkowy kojarzony był z zatruciem pokarmowym wywołanym iniekcją chlorku litu, to jedynie bodziec smakowy powodował powstrzymanie się szczurów od picia podawanego roztworu. Wytwarzała się reakcja warunkowej awersji smakowej. Jeśli jednak ten sam bodziec kompleksowy był kojarzony z szokiem elektrycznym (szczur pijąc roztwór zamykał swoim ciałem obwód elektryczny), to jedynie bodźce wzrokowe i słuchowe kontrolowały reakcję powstrzymania się od picia. Na podstawie tego typu badań można sformułować bardziej ogólne pytanie, a mianowicie: jakie cechy bodźca warunkowego wpływają na szybkość wytworzenia połączeń „a” w najprostszym modelu reakcji instrumentalnych? Z przytoczonych już danych wiadomo, że lokalizacja bodźca w przestrzeni nie jest taką cechą.

W laboratoriach Pawłowa zauważono, że przy stosowaniu takiego samego wzmocnienia (porcji pokarmu o standardowym składzie i ciężarze) wielkość warunkowego wydzielania śliny jest różna w zależności od stosowanego bodźca warunkowego. Na tej podstawie sformułowano „prawo siły” bodźców warunkowych, które Pawłow uważał za podstawowe prawo ilościowe w dziedzinie badań odruchów warunkowych. Zgodnie z tym prawem reakcja warunkowa była największa na bodźce dźwiękowe, następnie na bodźce świetlne i najmniejsza na bodźce dotykowe. W obrębie bodźców danej modalności reakcje warunkowe były tym większe, im większa była fizyczna intensywność bodźca. Przy jednakowej intensywności bodźców reakcja

warunkowa była większa na bodźce rytmiczne, przerywane, niż na bodźce ciągłe. Zasada ta była słuszną dla warunkowej reakcji ślinienia wytworzonej zarówno na bazie wzmocnienia pokarmowego, jak też w klasycznych reakcjach obronnych, w których bodźcem bezwarunkowym było wlewianie słabego roztworu kwasu solnego do pyska zwierzęcia. Jedynym wyjątkiem od tej zasady było zmniejszanie się wielkości reakcji ślinowej w pokarmowych reakcjach warunkowych na bodźce o bardzo dużej intensywności.

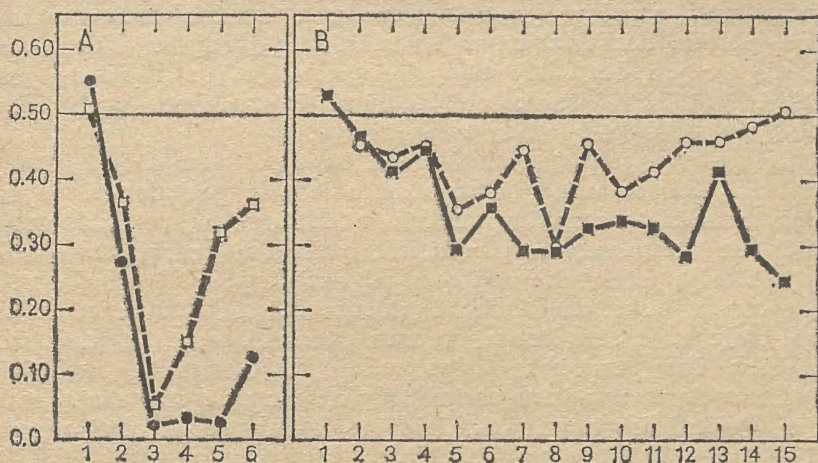
Badania przeprowadzone w wielu laboratoriach potwierdziły słuszność „prawa siły” bodźców warunkowych w różnego rodzaju reakcjach warunkowych zarówno klasycznych, jak i instrumentalnych [16]. Najbardziej przekonujące wyniki uzyskano wówczas, gdy porównywano efekty bodźców warunkowych różniących się jedynie intensywnością (natężeniem dźwięku lub jasnością oświetlenia), ale wykryto również, że tony o wyższej częstotliwości wywołują silniejszą reakcję warunkową niż tony o niższej częstotliwości [36].

Interesujące wyniki uzyskano stosując bodźce różniące się intensywnością w treningu różnicowania typu „iść, nie iść” w dwóch różnych układach: kojarząc bardziej intensywny bodziec warunkowy z podaniem bodźca bezwarunkowego, a bodziec warunkowy o mniejszej intensywności sygnalizował brak bodźca bezwarunkowego, lub też stosując układ odwrotny, w którym pobudzeniowym bodźcem warunkowym był bodziec o mniejszej intensywności a hamulcowym bodźcem warunkowym bodziec o wyższej intensywności.

W serii doświadczeń przeprowadzonych na psach, kotach i szczurach wykazano, że różnicowanie typu „iść, nie iść” zachodzi znacznie łatwiej, jeśli bodźcem pobudzeniowym jest bodziec o wyższej intensywności niż bodziec hamulcowy. Zasada ta jest słuszną zarówno dla klasycznych, jak i dla instrumentalnych reakcji warunkowych. Wyniki doświadczeń są podobne niezależnie od tego, czy najpierw wytwarzano pobudzeniową reakcję warunkową a następnie wprowadzano bodziec hamulcowy, czy też oba bodźce warunkowe, pobudzeniowy i hamulcowy, wprowadzano jednocześnie. Co więcej, wyniki takie uzyskiwano również i w tym przypadku, gdy bodźce różniły się nie tylko intensywnością. W tym przypadku istotnym czynnikiem określającym przebieg procesu różnicowania było to, czy na bodziec zastosowany w charakterze bodźca pobudzeniowego reakcja warunkowa wytwarzała się szybciej i była silniejsza, niż na drugi bodziec, który w danej parze bodźców miał charakter hamulcowy [18, 23, 43, 50, por. przegląd piśmiennictwa w 48].

W trakcie tych badań okazało się, że przy wprowadzeniu obu bodźców jednocześnie, na samym początku treningu zwierzęta nie rozróżniające bodźców różniących się jedynie intensywnością. U szczurów wytwarzano klasyczną reakcję obronną, której wskaźnikiem było zahamowanie instrumentalnej reakcji pokarmowej naciskania na dźwignię. Bodźcem warunkowym dla reakcji instrumentalnej była cała sytuacja doświadczalna, natomiast bodźcem warunkowym dla klasycznej reakcji był biały szum o określonej intensywności, którego zakończenie było skojarzone z krótkim uderzeniem prądem elektrycznym. Jeśli w takiej sytuacji w kolejnych próbach stosować

dwie intensywności białego szumu i każda próba kojarzona była z bodźcem bólowym, to proces wytwarzania reakcji obronnej przebiegał identycznie jak w innej grupie szczurów, w której stosowano tylko jedną, wyższą, intensywność białego szumu [51]. Podobny wynik uzyskano również i w tym przypadku, gdy od samego początku treningu różnicowania typu „iść, nie iść” stosowano dwie intensywności białego szumu, z których jedna była kojarzona z bezwarunkowym bodźcem bólowym, a druga intensywność sygnalizowała brak bodźca bólowego. W tym przypadku wielkość reakcji warunkowej na obydwa bodźce określała całkowicie intensywność bodźca warunkowego kojarzonego z bodźcem bólowym (rys. 3). Dopiero po



Rys. 3. Różnicowanie dwóch intensywności białego szumu w treningu „emocjonalnej reakcji warunkowej”

Oś odciętych — kolejne dni treningu różnicowania. Oś rzędnych — stopień zahamowania instrumentalnej reakcji pokarmowej przez klasyczny obronny bodziec warunkowy. Poziom 0,50 oznacza brak hamowania, poziom 0 oznacza całkowite hamowanie. A. Białe kołki o intensywności 70 dB (czarne kołki) jest pobudzeniowym obronnym bodźcem warunkowym, szum o intensywności 50 dB (białe kwadraty) jest hamulcowym bodźcem warunkowym. B. Białe kwadraty o intensywności 70 dB (czarne kwadraty) jest pobudzeniowym obronnym bodźcem warunkowym, szum o intensywności 50 dB (białe kołki) jest hamulcowym bodźcem warunkowym.

kilku dniach treningu następowało różnicowanie reakcji na dwa bodźce warunkowe, przejawiające się w dalszym zwiększeniu siły reakcji na bodziec pobudzeniowy i stopniowym zanikiem reakcji obronnej na bodziec hamulcowy [18]. Natomiast trening różnicowania na bodźce, z których jeden oznaczał nasilenie, a drugi — osłabienie poziomu szumu działającego przez cały czas doświadczenia, był niesłychanie łatwy i reakcje na bodźce pobudzeniowe i hamulcowe wyraźnie różniły się od samego początku [44].

Wszystkie te doświadczenia wskazują, że intensywność bodźca warunkowego ma istotny wpływ na wielkość reakcji warunkowej. Co więcej, na początku treningu zwierzęta nie są zdolne do różnicowania intensywności bodźców warunkowych i nabywają te umie-

jętności w trakcie treningu. Jednakże porównanie wielkości reakcji warunkowej u dwu grup zwierząt przedstawionych na rys. 3 wyraźnie wskazują, że wielkość klasycznej reakcji obronnej od samego początku treningu jest proporcjonalna do intensywności bodźca warunkowego kojarzonego z bodźcem bezwarunkowym. Można przypuścić, że istnieje pewien wrodzony mechanizm odpowiedzialny za tę zależność wielkości reakcji warunkowej od intensywności bodźca warunkowego.

Dla rozpatrzenia tego zagadnienia musimy znów powrócić do najprostszego modelu reakcji instrumentalnych (rys. 1). W różnicowaniu typu „iść, nie iść” bodziec warunkowy sygnalizujący podanie bodźca bezwarunkowego zwiększa poziom pobudzenia ośrodka napędowego, natomiast drugi bodziec sygnalizujący brak bodźca bezwarunkowego wywołuje proces hamowania w ośrodku napędowym. Całość przedstawionych w tym rozdziale danych zgodna jest z hipotezą, że intensywność bodźców warunkowych jest czynnikiem wpływającym na poziom pobudzenia ośrodka napędowego.

Wyniki doświadczenia przedstawione na rys. 3 sugerują, że wpływ intensywności bodźca warunkowego na wielkość pobudzenia w ośrodku napędowym ma charakter reakcji wrodzonej, wykorzystującej zaprogramowane genetycznie połączenia pomiędzy ośrodkami będącymi reprezentacją różnych bodźców warunkowych i ośrodkami napędu. Pewne wyniki doświadczeń potwierdzają tę hipotezę. Wykazano, że zmiana intensywności szumu stanowiącego tło doświadczenia zwiększa lub zmniejsza odpowiednio częstotliwość reakcji warunkowej nawet w tym przypadku gdy zmiany te nie mają żadnego znaczenia sygnalizacyjnego, tzn. nie są kojarzone ze zmianą prawdopodobieństwa zastosowania bodźca bezwarunkowego [45]. Ten wpływ intensywności szumu na natężenie reakcji warunkowej (w danym przypadku była to reakcja instrumentalna wzmacniana aperiodycznie podaniem pokarmu) nie ulegał habituacji w długim okresie czasu [17], co również świadczy o wrodzonym a nie nabytym charakterze opisywanej zależności.

Tak więc można założyć, że w ośrodkowym układzie nerwowym istnieje mechanizm, dzięki któremu wszelka zmiana w środowisku zewnętrznym zmienia poziom pobudzenia ośrodków napędowych. „Prawo siły” bodźców warunkowych, wykryte przez szkołę Pawłowa i potwierdzone w dziesiątkach laboratoriów, wydaje się świadczyć, że dzięki temu mechanizmowi układ nerwowy jest w stanie „porównywać” intensywność poszczególnych bodźców niezależnie od różnic w ich modalności. Szereg danych fizjologicznych wydaje się wskazywać, że mechanizmem tym jest stan wzbudzenia (arousal) mózgu charakteryzujący się desynchronizacją EEG. Wszelka zmiana w środowisku zewnętrznym percepowana przez zwierzę lub człowieka zwiększa poziom wzbudzenia. Brak jednak bezpośrednich przekonujących dowodów na to, iż mechanizm ten odpowiedzialny jest za wykazane doświadczalnie różnice w szybkości treningu testu różnicowania typu „iść, nie iść” w zależności od intensywności bodźca warunkowego kojarzonego z podaniem bodźca bezwarunkowego. Można jedynie przypuszczać, że prawidłowe rozwiązanie tego zadania osiągane jest w oparciu o bardzo prostą zasadę: określenie pewnego

poziomu wzbudzenia w ośrodku napędowym, przy przekroczeniu którego następuje wykonanie reakcji warunkowej, a poniżej tego poziomu reakcja warunkowa nie jest wykonywana. Na poziomie tego wzbudzenia wpływa zarówno procedura warunkowania, jak i intensywność bodźca warunkowego. Trudność różnicowania typu „iść, nie iść” przy kojarzeniu z bodźcem bezwarunkowym mniej intensywnego z pary bodźców warunkowych wynika stąd, że ośrodkowy układ nerwowy nie jest zdolny do wykorzystania w sposób niejako automatyczny informacji związanej ze wzrostem poziomu wzbudzenia w chwili zadziałania bodźca warunkowego. W takiej sytuacji zadanie musi być rozwiązane przy wykorzystaniu innych cech bodźców.

Jakie więc cechy bodźców wykorzystuje zwierzę w teście różnicowania typu „iść, nie iść”, jeśli bodźce różnią się jedynie intensywnością a układ bodźców uniemożliwia wykorzystanie naturalnych różnic w poziomach wzbudzenia wywoływanych przez bodziec pobudzeniowy i bodziec hamulcowy? Odpowiedź na to pytanie dało ostatnio przeprowadzone doświadczenie, w którym oba bodźce oznaczały zmniejszenie intensywności białego szumu działającego przez cały czas przebywania szczura w klatce, w której przeprowadzono trening różnicowania. Okazało się, że zwierzęta łatwiej różnicowały większe obniżenie intensywności szumu kojarzone z podaniem bodźca bólowego i mniejsze obniżenie intensywności szumu będące bodźcem hamulcowym, niż te same bodźce warunkowe o przeciwnym znaczeniu sygnalizacyjnym [49]. Tak więc w tym doświadczeniu najniższa intensywność białego szumu była najlepszym bodźcem pobudzeniowym. Jednakże najniższa intensywność białego szumu oznaczała największą różnicę w stosunku do poziomu szumu działającego przez cały czas doświadczenia. Okazuje się, że większe zmiany intensywności białego szumu, a więc większe różnice w poziomie wzbudzenia, są łatwiej kojarzone z bodźcem bezwarunkowym, niż mniejsze zmiany. Zasada ta jest słuszną zarówno dla bodźców oznaczających zwiększenie, jak i zmniejszenie fizycznej intensywności szumu stanowiącego stały element sytuacji doświadczalnej [48].

Wszystkie przytoczone w tym rozdziale wyniki doświadczeń zgodne są z tezą, że zmiany w poziomie wzbudzenia związane z włączeniem bodźca warunkowego są wykorzystywane przy wytwarzaniu połączenia „a” w najprostszym modelu instrumentalnych reakcji warunkowych. Dodatkowym dowodem na słusność tej tezy są doświadczenia, w których porównywano wpływ intensywności bodźców warunkowych na szybkość wyuczenia różnicowania „iść, nie iść” z asymetrycznym lub z symetrycznym wzmocnieniem. Dotychczas przeanalizowaliśmy przebieg różnicowania typu „iść, nie iść”, w którym bodziec bezwarunkowy kojarzono z jednym tylko bodźcem warunkowym, bodźcem pobudzeniowym. Jeśli badania prowadzone są na klasycznych reakcjach warunkowych, to możliwe jest zastosowanie tylko takiego typu różnicowania. Natomiast w badaniach reakcji instrumentalnych istnieje więcej możliwości. Oprócz omówionego poprzednio różnicowania typu „iść na lewo, iść na prawo” można stosować różnicowanie typu „iść, nie iść” nie tylko z asymetrycznym, lecz też z symetrycznym podawaniem bodźca bezwarunkowego. Różnicowanie „iść, nie iść” z asymetrycznym podawaniem bodźca bez-

warunkowego jest podobne do różnicowania reakcji klasycznych: jeśli w odpowiedzi na jeden bodziec warunkowy zwierzę wykona określoną reakcję instrumentalną, to otrzyma bezwarunkowy bodziec apetytywny bądź też uniknie bodźca awersyjnego, a drugi bodziec warunkowy nigdy nie jest kojarzony z podaniem bodźca bezwarunkowego. Natomiast w różnicowaniu „iść, nie iść” z symetrycznym zastosowaniem bodźca bezwarunkowego, powstrzymanie się od wykonania określonej reakcji instrumentalnej podczas działania hamulcowego bodźca warunkowego jest nagradzane podaniem apetytywnego bodźca bezwarunkowego. W treningu reakcji obronnych wykonanie reakcji instrumentalnej na bodziec hamulcowy („nie iść”) jest karane zastosowaniem awersyjnego bodźca bezwarunkowego.

W różnicowaniu typu „iść, nie iść” z symetrycznym podawaniem bodźca bezwarunkowego oba bodźce warunkowe wywołują stan pobudzenia w ośrodku napędu, w związku z czym zdanie to nie może być rozwiązywane w oparciu o różnice w poziomie pobudzenia ośrodka napędu, jak to ma miejsce w różnicowaniu „iść, nie iść” z asymetrycznym wzmocnieniem. Test ten rozwiązywany jest w oparciu o połączenie „c”, pomiędzy ośrodkiem bodźców warunkowych i ośrodkami odpowiednich reakcji instrumentalnych [2, 46]. Ponieważ cecha intensywności bodźców słuchowych ma znaczenie przy warunkowaniu połączenia „a”, a nie ma takiego znaczenia dla połączenia „c”, to należy oczekiwać, że stosunki pomiędzy intensywnością bodźców warunkowych stosowanych w różnicowaniu „iść, nie iść” z symetrycznym podawaniem bodźca bezwarunkowego nie odegrają żadnej roli w szybkości treningu. Hipoteza ta została potwierdzona w serii doświadczeń przeprowadzonych na psach, u których badano różnicowanie bodźców akustycznych za pomocą instrumentalnych reakcji obronnych [24, 25, 26, 46].

Podsumowując przedstawione wyniki można stwierdzić, że istnieją dane doświadczalne świadczące o istnieniu „potencjalnych połączeń” pomiędzy niektórymi bodźcami warunkowymi a ośrodkami określonych napędów. Co więcej, intensywność bodźców warunkowych, a ściślej — zmiany poziomu wzbudzenia ośrodkowego układu nerwowego, są czynnikiem wykorzystywanym przy wytwarzaniu połączeń pomiędzy ośrodkami bodźców warunkowych a ośrodkami napędów. Trening różnicowania typu „iść, nie iść” w znacznym stopniu zależy od jakościowych cech bodźców warunkowych, a zwłaszcza od ich intensywności.

WARUNKOWANIE I PAMIĘĆ

Logiczną konsekwencją koncepcji Konorskiego rozpatrującej proces warunkowania jako uaktywnienie „potencjalnych połączeń” pomiędzy ośrodkami nerwowymi jest hipoteza, że wytworzone, a raczej uaktywnione, w procesie warunkowania połączenia muszą okazywać wpływ na przebieg dalszych procesów warunkowania. W latach 50-ych Konorski wraz ze Szwejkowską i Wyrwicką uzyskali wiele danych świadczących o słuszności tej hipotezy [46]. W oparciu o wyniki doświadczeń, w których na różnych etapach treningu ten sam

bodziec warunkowy był lub też nie był kojarzony z bodźcem bezwarunkowym, względnie, był kojarzony z różnymi bodźcami bezwarunkowymi, Konorski sformułował zasadę „pierwszeństwa połączeń”. Zgodnie z tą zasadą wytworzone połączenia warunkowe nigdy nie zanikają całkowicie. Przy zmianie relacji pomiędzy bodźcem warunkowym i bodźcem bezwarunkowym powstają nowe połączenia warunkowe, które istnieją obok poprzednio wytworzonych. Za pomocą odpowiednich testów można wykryć istnienie zarówno poprzednio wytworzonych, jak i ostatnio trenowanych połączeń.

Problem ten bezpośrednio wiąże się z badaniami nad tzw. pamięcią trwałą. Cały szereg danych doświadczalnych świadczy o tym, że system połączeń wytworzony w procesie warunkowania stanowi podłoże pozwalające utrzymać w pamięci poprzednio istniejące relacje pomiędzy bodźcami warunkowymi, bodźcami bezwarunkowymi i reakcjami uwarunkowanymi [47].

Wszystkie te rozważania można podsumować w jednym ogólnym wniosku. Nigdy nie zdarza się sytuacja, w której badany obiekt byłby „białą kartą” zapisywaną w trakcie procesu warunkowania. Przebieg procesu warunkowania zależy od szeregu czynników zarówno warunkowanych genetycznie, jak i będących wynikiem rozwoju zwierzęcia, a w szczególności treningu jego zdolności asocjacyjnych i kojarzeniowych. W związku z tym utrwalanie stosowanych w procesie warunkowania relacji pomiędzy bodźcami warunkowymi, bodźcami bezwarunkowymi i reakcjami warunkowymi zależy od jakościowych cech tych trzech klas zjawisk. To samo zadanie może być rozwiązane rozmaicie, z wykorzystaniem różnych mechanizmów, w zależności od jakościowych cech bodźców i badanej reakcji warunkowej.

LITERATURA

- [1] Citowič I. S. — *Proischozhenie i obrazovanie naturalnykh uslovnykh refleksov*. Petersburg 1911. Dis.
- [2] Dąbrowska J. — In: A. Dickinson and R. A. Boakes, Eds. *Mechanisms of learning and motivation*. Lawrence Erlbaum Ass., Hillsdale, 317—335, 1979.
- [3] Dobrzecka C. — *Acta Neurobiol. Exp.* 35, 361—367, 1975.
- [4] Dobrzecka C. — *Activ. nerv. sup.* (Praha) 18, 123—125, 1976.
- [5] Dobrzecka C. — *Folia Biol.* (Kraków) 26, 154—169, 1978.
- [6] Dobrzecka C. — *Kosmos* 3, 273—289, 1979.
- [7] Dobrzecka C., Konorski J. — *Acta Biol. Exp.* (Warsaw) 22, 215—226, 1962.
- [8] Dobrzecka C., Konorski J. — *Acta Biol. Exp.* (Warsaw) 27, 163—168, 1967.
- [9] Dobrzecka C., Konorski J. — *Acta Biol. Exp.* (Warsaw) 28, 61—69, 1968.
- [10] Dobrzecka C., Konorski J. — *Acta Neurobiol. Exp.* 33, 543—551, 1973.
- [11] Dobrzecka C., Sychowa B., Konorski J. — *Acta Biol. Exp.* (Warsaw), 25, 91—106, 1965.

- [12] Dobrzecka C., Sychowa B., Konorski J. — In: E. A. Asratian, Ed. *Nervnye mekhanizmy dvigatelnoi deiatelnosti*, Izdat. Nauka, Moskwa, 216—222 1966.
- [13] Dobrzecka C., Szwejkowska G., Konorski J. — *Science*, 153, 87—89, 1966.
- [14] Dobrzecka C., Wyrwicka W. — *Bull. Acad. Polon. Sci., Sér. Sci. Biol.* 8, 373—375, 1960.
- [15] Garcia J., Koelling R. A. — *Psychon. Sci.*, 4, 123—124, 1966.
- [16] Gray J. — *Psychol. Bull.*, 63, 180—196, 1965.
- [17] Jakubowska E., Zieliński K. — *Bull. Acad. Polon. Sci., Sér. Sci. Biol.* 23, 135—142, 1975.
- [18] Jakubowska E., Zieliński K. — *Acta Neurobiol. Exp.* 36, 427—446, 1976.
- [19] Konorski J. — *Conditioned reflexes and neuron organization*. Univ. Press, Cambridge, 1948.
- [20] Konorski J. — *Excerpta Medica Internat. Congress Series No. 49*, vol. III, 318—329, 1962.
- [21] Konorski J. — *Integracyjna działalność mózgu*. PWN, Warszawa, 1969.
- [22] Konorski J., Miller S. — *Podstawy fizjologicznej teorii ruchów nabytych*. Ruchowe odruchy warunkowe. Książnica-Atlas, Warszawa, 1—167, 1933.
- [23] Kowalska D., Dąbrowska J., Zieliński K. — *Acta Neurobiol. Exp.* 35, 549—580, 1975.
- [24] Kowalska D., Dąbrowska J., Zieliński K. — *Bull. Acad. Polon. Sci., Sér. Sci. Biol.* 23, 487—494, 1975.
- [25] Kowalska D., Zieliński K. — *Activ. nerv. sup. (Praha)* 13, 15—16, 1976.
- [26] Kowalska D., Zieliński K. — *Acta Neurobiol. Exp.* 40, 403—432, 1980.
- [27] Krasnogorski N. I. — *O processe zaderživania i o lokalizacji kożnogo i dvigatel'nogo analizatorov v kore bols'hih polušarii u sobaki*. Petersburg 1911. Dis.
- [28] LoLordo V. M. — In: A. Dickinson and R. A. Boakes, Eds., *Mechanisms of learning and motivation*. Lawrence Erlbaum Ass., Hillsdale, 367—398, 1979.
- [29] Ławicka W. *Acta Biol. Exp. (Warsaw)* 19, 199—219, 1959.
- [30] Ławicka W. — *Bull. Acad. Polon. Sci., Sér. Sci. Biol.* 12, 35—38, 1964.
- [31] Ławicka W. — *Acta Biol. Exp. (Warsaw)* 29, 83—92, 1969.
- [32] Ławicka W. — *Acta Neurobiol. Exp.* 32, 261—276, 1972.
- [33] Ławicka W. — *Acta Neurobiol. Exp.* 39, 537—552, 1979.
- [34] Ławicka W., Mishkin M., Rosvold H. E. — *Acta Neurobiol. Exp.* 35, 581—607, 1975.
- [35] Pavlov I. P. — *Tr. Fiziol. Lab. Akad. I. P. Pavlova* 6, 115—118, 1936.
- [36] Runquist W. N., Sidovski J., Gormezano I. — *Psychol. Reports*, 11, 43—50, 1962.
- [37] Seligman M.E.P., Hager J.L. — *Biological boundaries of learning*. Appleton Century Crofts, New York, 1972.
- [38] Shettleworth S. L. — In: A. Dickinson and R. A. Boakes, Eds., *Mechanisms of learning and motivation*. Lawrence Erlbaum Ass., Hillsdale, 399—416, 1979.
- [39] Szwejkowska G. — *Acta Biol. Exp. (Warsaw)*, 27, 413—420, 1967.

- [40] Wertheimer M. — *Science*, 134, 1692, 1961.
- [41] Wyrwicka W. — *Acta Biol. Exp. (Warsaw)*, 16, 131—137, 1952.
- [42] Wyrwicka W. — *Acta Biol. Exp. (Warsaw)*, 20, 137—146, 1960.
- [43] Zieliński K. — *Acta Biol. Exp. (Warsaw)*, 25, 317—335, 1965.
- [44] Zieliński K. — *Acta Biol. Exp. (Warsaw)*, 25, 337—357, 1965.
- [45] Zieliński K. — *Acta Biol. Exp. (Warsaw)*, 26, 43—53, 1966.
- [46] Zieliński K. — In: A. Dickinson and R. A. Boakes, Eds., *Mechanisms of learning and motivation*. Lawrence Erlbaum Ass., Hillsdale, 269—293, 1979.
- [47] Zieliński K. — In: T. Oniani, Ed., *Neirofiziologičeskie osnovy pamiaty*, Gagrskie Besedy 7, 533—545. Metsniereba, Tbilisi, 1979.
- [48] Zieliński K. — *Acta Neurobiol. Exp.* 39, 263—283, 1979.
- [49] Zieliński K. — *Acta Neurobiol. Exp.*, 41, w druku, 1981.
- [50] Zieliński K., Czarkowska J. — *Acta Neurobiol. Exp.*, 33, 467—490, 1973.
- [51] Zieliński K., Walasek G. — *Acta Neurobiol. Exp.*, 37, 299—309, 1977.

ANDRZEJ ELŻANOWSKI

Zakład Paleontologii IGP WG UW
Warszawa

PROCESY PRZYSTOSOWAWCZE I METODY FILOGENETYKI *

Teoria doboru naturalnego jest uniwersalnym systemem teoretycznym w biologii, bo stosuje się do całego świata żywego. Dlatego można by się spodziewać, że biologia ewolucyjna powinna być najbardziej zunifikowaną dziedziną nauk o życiu. Z tego punktu widzenia zaskakująca jest luka, która oddziela współczesną teorię ewolucji (teorię czynników i mechanizmów ewolucji) od filogenetyki czyli nauki o przebiegu filogenezy. Luka ta może być łatwo wyjaśniona historycznie. Badania czynników i mechanizmów wywodzą się z genetyki populacyjnej i chociaż uwzględnione zostały później np. aspekty ekologiczne, to cały aparat pojęciowy funkcjonujący w tym kierunku badań, ukształtowany został przez genetykę populacji, a sama ewolucja zdefiniowana została jako systematyczna zmiana składu genetycznego populacji. Badania genetyczno-populacyjne niemal całkowicie ukształtowały tzw. syntetyczną teorię ewolucji jako teorię zmian składu genetycznego populacji [25].

We współczesnej filogenetyce zaznaczają się dwa kierunki badań, rozwijane na ogół również niezależnie. *Filogenetyka klasyczna* zajmuje się odtwarzaniem genealogii taksonów, a *filogenetyka eksplikatywna* [2] wyjaśnia przekształcenia, które doprowadziły do powstania charakterystycznych cech poszczególnych taksonów. Metody filogenetyki klasycznej były i są nadal prawie niezależne od teorii ewolucji, o czym świadczy dominująca obecnie, przynajmniej ilościowo, kladystyka. Zasadniczym problemem odtwarzania genealogii jest wartościowanie cech. Problem ten został ostro i czysto postawiony, ale bynajmniej nie rozwiązany przez kladystów. Wartościowanie cech powinno i może być robione tylko na gruncie teorii ewolucji [27], ale rozumianej nie jako teoria zmian składu genetycznego populacji, w której cechy są tylko markerami występowania alleli, lecz jako teoria zmian organizacji biologicznej. Teorii takiej nie ma i dopóki jej nie będzie, próby precyzyjnego odtwarzania genealogii drobniejszych taksonów, zwłaszcza pozbawionych istotnej dokumentacji paleontologicznej, od-

* Praca finansowana z Problemu MR/II/6 „Procesy ewolucyjne i ich interpretacja oraz rola teorii w biologii”. Za pomoc w matematycznym ujęciu zależności fitness od zmiennych funkcjonalnych składam podziękowanie doktorowi Markowi Kimmlowi (Instytut Automatyki Politechniki Śląskiej, Gliwice). Za krytykę maszynopisu wdzięczny jestem profesorowi Henrykowi Szarskiemu (Instytut Zoologii UJ, Kraków).

bywać się będą na zasadzie chwytania ryb w mętnej wodzie, chociaż procedura tego rodzaju może być również zoptymalizowana, czego przykładem jest właśnie kładystyka.

Filogenetyka eksplikatywna opiera się na interpretacji funkcjonalnej zmieniających się elementów organizacji [15]. Podstawowym warunkiem wyjaśnienia przekształceń filogenetycznych jest ułożenie odpowiedniej sekwencji zdarzeń [1, 30], a ściślej zmian sposobów funkcjonowania ewoluujących struktur, jak to np. zrobił Razowski [31] dla poszczególnych elementów aparatu kopulacyjnego samców zwójkowatych. Sposób funkcjonowania (działania) struktury można określić tylko przy jednoczesnej znajomości samej struktury oraz spełnianego przez nią zadania czyli funkcji. Zatem konieczne jest przyporządkowanie struktur określonym funkcjom, przy czym przyporządkowanie to też nie jest stałe — zmieniają się zarówno sposoby funkcjonowania struktur, jak i ich funkcje (zadania). Ustalenie filogenetycznej sekwencji zdarzeń jest często zadaniem trudnym i wymagającym podstaw teoretycznych, których genetyczna teoria ewolucji oczywiście dostarczyć nie może, choćby dlatego, że same pojęcia funkcji czy funkcjonowania nie mieszczą się w aparacie pojęciowym genetyki populacyjnej. Dlatego nadal hipotezy o wymogach funkcjonalnych czy „naciskach selekcyjnych” odpowiedzialnych za takie czy inne przekształcenia ograniczone są tylko inwencją badaczy oraz zakresem znanych przystosowań, zwłaszcza takich, którym zdarzyło się wystąpić u dzisiejszych organizmów [13]. Zresztą nawet możliwości prostych zmian strukturalnych nie mogą być określone na podstawach genetycznych, bo nieznane są reguły korespondencji pomiędzy zmianami w „przestrzeni genotypowej” i „przestrzeni fenotypowej” [21, 35].

Postęp filogenetyki, zarówno klasycznej jak i eksplikatywnej, uwarunkowany jest stworzeniem teorii przystosowawczych zmian organizacji, która powinna oczywiście, w swojej pełnej postaci, uwzględniać również genetyczne uwarunkowania przekształceń. Wydaje się, że dzięki rozwojowi kilku dziedzin biologii, zresztą tak różnych jak bioenergetyka i anatomia czynnościowa, stworzenie teorii przystosowawczych zmian organizacji staje się możliwe. Zadaniem tej pracy jest pokazanie pewnej możliwości stworzenia takiej teorii.

Dla sformułowania teorii przystosowawczych zmian organizacji na gruncie teorii doboru konieczne jest powiązanie zmiennych funkcjonalnych z liczbą pozostawionego w następnych pokoleniach potomstwa, która jest miarą fitness. Dzięki temu dowolny proces przystosowawczy można będzie ująć jako pewną dynamikę tych zmiennych, spowodowaną odpowiednimi przekształceniami działających struktur.

ZMIENNE FUNKCJONALNE

Spełnianie każdej funkcji polega na wytwarzaniu pewnych efektów, czyli efektów funkcjonalnych, które wykorzystywane są do spełniania innych funkcji. Ogólnie, sensowne wydają się dwa sposoby ilościowej oceny efektów funkcjonalnych: miara bezwzględ-

na, np. ilość pewnego produktu czy zakres odbierania bodźców, oraz miara względna zasługująca na miano skuteczności działania. Można mianowicie przyjąć, że dla organizmów każdej populacji, żyjącej w określonych warunkach środowiska, istnieje pewien maksymalny pożądaný poziom efektów, określony przez potrzeby działań wykorzystujących te efekty. A więc np. przy określonej szybkości asymilacji pokarmu i aktywności zwierzęcia, wyznaczyć można pewną ilość tlenu, która całkowicie zaspokaja potrzeby organizmu. Stosunek efektów aktualnie wytwarzanych do efektów pożądaných nazwany został skutecznością działania.

Z drugiej strony efekty funkcjonalne nie mogą być wytwarzane za darmo. Każde działanie zachodzi przynajmniej dzięki obecności, a zwykle także aktywności pewnych struktur. Zarówno wytworzenie i utrzymanie tych struktur jak i ich działanie zużywa energię, czas i materiały, wymaga więc pewnych nakładów. Sama obecność oraz/lub działanie pewnych struktur może ponadto bezpośrednio interferować z działaniami spełniającymi inne funkcje. Dlatego każde działanie spełniające jedną funkcję może wpływać ujemnie na spełnianie innych funkcji czyli obniżać inne efekty funkcjonalne w wyniku konkurencji o te same zasoby niespecyficzne, jak energia i czas, lub w wyniku interferencji bezpośrednich. Obniżenie innych efektów funkcjonalnych oznacza ograniczenie fitness, które zasługuje na miano kosztu rozrodczego funkcji (RCF). Tak więc to samo działanie, które z jednej strony dostarcza efektów funkcjonalnych, może z drugiej strony na różne sposoby ograniczać fitness.

Żadna funkcja nie może być spełniana bez pewnych nakładów energetycznych, ponieważ, po pierwsze, są one niezbędne do wytworzenia struktur, bez których niemożliwe jest żadne działanie. Struktury wytwarzane są i kształtowane w procesie wzrostu. Energia na wzrost i różnicowanie dostarczana jest jako wysiłek rozrodczy przez osobniki rodzicielskie, oraz/lub przez sam rozwijający się organizm.

Po drugie, nakłady energetyczne są również niezbędne do utrzymania struktur żywych (a więc poza martwymi wydzielinami), które są w stanie równowagi dynamicznej, a więc stałej wymiany składników, co oczywiście zużywa energię. Ponadto pewne własności struktur zwiększać mogą nakłady energetyczne na działania spełniające inne funkcje, np. ciężkie struktury zwierząt muszą podwyższać nakłady energetyczne na lokomocję.

Po trzecie, nakłady energetyczne zużywane są na samo działanie większości struktur, tzn. takich, które muszą przejawiać pewną aktywność (wykonywać pewną czynność).

Energia, która dostarczana jest przez subsystem energetyczny (pobieranie energii i oddychanie), zużywana jest przez organizm na trzy zasadnicze cele:

- (1) Wzrost i różnicowanie;
- (2) Funkcjonowanie somatyczne, obejmujące metabolizm podstawowy i spełnianie funkcji warunkujących przeżycie z zachowaniem pełnej sprawności do rozrodu;
- (3) Rozród (funkcjonowanie rozrodcze) obejmujący produkcję potomstwa i spełnianie wszystkich związanych z tym funkcji.

Zużycie energii na jeden cel czy pojedynczą funkcję może ograniczyć nakłady energetyczne na pozostałe cele czy inne funkcje, co oznacza alternatywny rozdział energii (energetic trade-off).

Alternatywny rozdział energii między funkcjonowaniem i wzrostem wykazał Ricklefs [32] w rozwoju postembrionalnym ptaków: tempo wzrostu jest odwrotnie proporcjonalne do aktywności piskląt, co wyjaśnia wolniejsze tempo wzrostu zagniazdowników. W rozwoju embrionalnym konkurencja energetyczna powoduje opóźnienie rozwoju skrzydła, charakterystyczne dla przeważającej większości współczesnych ptaków, które zaczynają latać dopiero po pewnym okresie od wyklucia się.

Alternatywny rozdział energii między funkcjonowaniem reprodukcyjnym i funkcjonowaniem somatycznym wykazał na bogatym materiale badań empirycznych Calow [5]. Miara tej konkurencji jest stosunek ilości energii pozostawionej przez rozród na potrzeby somatyczne do potrzeb energetycznych funkcjonowania somatycznego. Stosunek ten określa wyrażenie

$\frac{1 - \text{Rep}}{\text{Rest}}$ pochodzące ze wzoru, który podał Calow [5] na wydatki energetyczne na rozród (c):

$c = 1 - \frac{1 - \text{Rep}}{\text{Rest}}$, w którym:

Rep — wydatki energetyczne na rozród,

Rest — zużycie energii przez dorosłego osobnika w okresie przed-rozrodczym.

Na podstawie analizy danych empirycznych Calow [5] stwierdził, że u przeważającej większości roślin nasiennych i zwierząt tkankowych występuje negatywna korelacja między energetycznymi kosztami rozrodu a dalszym przeżyciem oraz/lub rozmnażaniem, i że korelacja ta na ogół związana jest ze zjawiskiem rozrzućności rozrodczej (reproductive recklessness) polegającym na tym, że rozród zużywa więcej energii ($c > 0$) niżby to było możliwe bez obniżenia sprawności organizmu, określającej szanse dalszego przeżycia. Największym spośród nielicznych wyjątków, u których nie ma ujemnej korelacji między wysiłkiem rozrodczym i późniejszym przeżyciem oraz/lub rozrodem, są pasożyty wewnętrzne, które charakteryzuje umiar rozrodczy (reproductive restraint, $c > 0$). Calow [5] tłumaczy ten stan rzeczy nadmiarem pokarmu i niskimi kosztami metabolicznymi. Dodajmy do tego, że pobieranie pokarmu jest u pasożytów wewnętrznych w mniejszym niż u innych zwierząt stopniu ograniczone przez cykle dobowe czy roczne, i nie jest ograniczone czasowo przez działania spełniające inne funkcje. Wydaje się zatem, że alternatywny rozdział energii jest niemal powszechny u wolnożyjących organizmów tkankowych. Nie ma powodu żeby było inaczej u jednokomórkowców i prokariotów, u których samo tempo rozmnażania odgrywa średnio większą rolę w sukcesie rozrodczym.

Drugim, poza nakładami energetycznymi, czynnikiem powodującym RCF są nakłady czasowe, spowodowane tym, że czas spełniania jednej funkcji może ograniczać czas spełniania innej funkcji.

Jeżeli nakłady czasowe ograniczają czas spełniania funkcji energetycznych (odżywianie i oddychanie), a więc np. czas żerowania, to można je potraktować łącznie z nakładami energetycznymi, pamiętając jednak o tym, że nie wszystkie fazy cyklu dobowego czy rocznego są równocenne energetycznie [28]. Jeżeli natomiast nakłady czasowe ograniczają czas spełniania innych funkcji, to muszą być potraktowane niezależnie. Wydaje się, że nakłady czasowe mają największe znaczenie u zwierząt, ponieważ spełnianie wielu funkcji zwierzęcych wymaga odpowiednich zachowań (zwłaszcza lokomocji), angażujących całego osobnika, np. wiele zachowań ochronnych i rozrodczych wyklucza jednoczesne żerowanie.

Trzecią kategorią czynników powodujących RCF są interferencje bezpośrednie, polegające na tym, że spełnianie jednej funkcji lub sama obecność struktury obniża skuteczność oraz/lub podwyższa nakłady innej funkcji. Znany przykład interferencji bezpośredniej jest konflikt pobierania pokarmu i wymiany gazowej u czworonogów, spowodowany połączeniem przednich odcinków przewodu pokarmowego i dróg oddechowych; konflikt ten został częściowo przynajmniej rozwiązany w niektórych grupach przez wytworzenie podniebienia wtórnego. Innym przykładem jest obniżenie skuteczności działania ubarwienia kryptycznego przez aktywność zwierzęcia, konieczną do spełniania wielu innych funkcji, jak zdobycie pożywienia czy niektóre funkcje rozrodcze.

Nakłady energetyczne są zapewne najbardziej rozpowszechnionym, ale nie jedynym czynnikiem powodującym RCF. Zatem w wyjaśnieniach filogenetycznych uwzględniane muszą być również nakłady czasowe i interferencje bezpośrednie, a także nakłady materiałowe, które tu nie były rozpatrywane, i które mogą powodować RCF jeżeli przy niedostatku pewnego składnika jest on zużywany przy spełnianiu co najmniej dwóch funkcji. W wyjaśnieniach filogenetycznych należy również brać pod uwagę zależności synergistyczne między procesami spełniania różnych funkcji; problem ten wymaga oddzielnej analizy.

DYNAMIKA ZMIENNYCH FUNKCJONALNYCH W PROCESACH PRZYSTOSOWAWCZYCH

Fitness organizmu zależna jest od wszystkich efektów funkcjonalnych. Dlatego spełnianie pojedynczej funkcji wpływa na fitness nie tylko poprzez swoje efekty, ale również poprzez nakłady obniżające efekty innych funkcji. Rozpatrując więc wpływ spełniania wyróżnionej funkcji na fitness, jak to się robi *implicite* dla wyjaśnienia poszczególnych przekształceń filogenetycznych, należy brać pod uwagę dwie zmienne: efekty i nakłady. Trzeba więc traktować fitness jako funkcję tych dwóch zmiennych: $\Phi = f(e, n)$.

Efekty i nakłady zmieniają się w czasie, tzn. $n = n(t)$, $e = e(t)$, dlatego fitness, $\Phi = f(e, n)$, może być rozpatrywana jako funkcja złożona:

$$\Phi = f(e(t), n(t)) = \Phi(t).$$

Stosując znany wzór na pochodną cząstkową funkcji złożonej otrzymujemy:

$$\dot{\Phi}(t) = \frac{\partial f}{\partial e} \dot{e}(t) + \frac{\partial f}{\partial n} \dot{n}(t)$$

gdzie $\frac{\partial f}{\partial e}$ oraz $\frac{\partial f}{\partial n}$ oznaczają odpowiednio pochodną cząstkową funkcji $f(e, n)$ względem efektów lub nakładów. Wprowadzając pomocnicze funkcje czasu:

$$\varepsilon(t) = \frac{\partial f}{\partial e} \dot{e}(t), \quad \nu(t) = \frac{\partial f}{\partial n} \dot{n}(t)$$

otrzymujemy następujący rozkład $\Phi(t)$:

$$\dot{\Phi}(t) = \varepsilon(t) + \nu(t)$$

Sumaryczne tempo $\dot{\Phi}(t)$ przyrostu fitness w czasie jest więc sumą tempa przyrostu od efektów $\varepsilon(t)$ i tempa przyrostu od nakładów $\nu(t)$. Fitness jest rosnącą funkcją efektów i malejącą funkcją nakładów, tzn. $\frac{\partial f}{\partial e} > 0$, $\frac{\partial f}{\partial n} < 0$. Z tego powodu np. spadek nakładów w czasie, tzn. $\dot{n}(t) < 0$, oznacza $\nu(t) > 0$, a więc zwiększenie fitness.

Ewolucja przystosowawcza polega na takich przekształceniach, które poprzez zmianę wielkości efektów oraz/lub nakładów powodują w dowolnie małym przedziale czasowym sumaryczne zwiększenie fitness, co równoważne jest warunkowi

$$\dot{\Phi}(t) = \varepsilon(t) + \nu(t) > 0$$

Najprostsze są następujące trzy warianty spełnienia tego warunku:

- (1) Jednoczesne zwiększanie efektów i zmniejszanie nakładów: $\varepsilon(t) > 0, \nu(t) > 0$.
- (2) Zwiększanie efektów przy stałych nakładach: $\varepsilon(t) > \nu(t) = 0$.
- (3) Zmniejszanie nakładów przy stałych efektach: $\nu(t) > 0, \varepsilon(t) = 0$.

Warianty te możliwe są jednak tylko w zakresie, w którym nie przejawia się sprzężenie między efektem i nakładem, a więc tylko dla niektórych funkcji (zwłaszcza spełnianych biernie) i tylko w określonym przedziale zmian dla innych funkcji (spełnianych czynnie). Warianty te nie wyczerpują wszystkich możliwości dynamiki zmiennych funkcyjnych w procesach przystosowawczych.

Każdy efekt wymaga pewnego nakładu, a więc każda funkcja spełniana jest z pewną skończoną sprawnością rozumianą jako stosunek efektów do nakładów (przez analogię do sprawności silników). Struktury spełniające swoje funkcje w sposób czynny wykonują określoną pracę (w sensie fizycznym), dlatego wielkości efektów i nakładów energetycznych muszą być w pewnym stopniu sprzężone, co wynika z prawa zachowania energii. Przystosowawcze zmiany struktur mogą osłabiać to sprzężenie i zwiększać sprawność, ale tylko do

pewnej granicy. Po pierwsze, dla każdego rozwiązania biotechnicznego (jak np. skrzydło ptasie) istnieje pewna maksymalna sprawność, której nie da się przekroczyć mimo wszelkich przystosowawczych udoskonaleń. Po drugie, zmiany strukturalne zwiększające sprawność wymagają odpowiedniego czasu i mogą być niemożliwe do przeprowadzenia równocześnie ze zwiększaniem efektów. Dlatego w danym etapie ewolucji uzyskanie określonych efektów może być sprzężone z wyższymi nakładami niżby to wynikało z całkowicie zoptymalizowanego modelu biotechnicznego, a więc np. zwiększenie efektów może wymagać czasowego zwiększenia nakładów, które w toku dalszych zmian przystosowawczych będą mogły być ewentualnie obniżone.

Jeżeli więc przejawia się sprzężenie między efektem i nakładem, to zmiana wartości jednej zmiennej funkcjonalnej (efektu albo nakładu) zdeterminowana jest nie tylko przez:

(a) wartość pochodnej cząstkowej po tej zmiennej $\left(\frac{\partial f}{\partial e} \text{ albo } \frac{\partial f}{\partial n}\right)$;

czyli jej aktualny „przelicznik rozrodczy”,
ale również przez:

(b) wartość pochodnej cząstkowej po drugiej zmiennej
oraz

(c) stopień sprzężenia między zmiennymi czyli między efektem i nakładem.

Wynika stąd możliwość dwóch dalszych wariantów dynamiki zmiennych funkcjonalnych w procesach przystosowawczych czyli sumaryczny przyrost fitness może być osiągnięty przez:

(4) Zwiększanie efektów przy wzrastających nakładach: $\varepsilon(t) > 0$, $\nu(t) < 0$. Możliwość ta wydaje się oczywista nawet na pierwszy rzut oka, bo liczne przystosowania, jak np. u zwierząt naziemna lokomocja czy rozdrabnianie pokarmu, obejmujące całe kompleksy aktywnych struktur, z pewnością nie mogły być wykształcone bez zwiększenia nakładów energetycznych. Jeżeli zwiększanie efektów sprzężone jest ze wzrostem nakładów, to zmiany przystosowawcze zachodzić mogą tylko w przedziale, w którym tempo przyrostu fitness spowodowanego przez wzrost efektów jest większe niż tempo zmniejszania fitness spowodowanego przez wzrost nakładów, a więc $\varepsilon(t) > |\nu(t)|$. Jeżeli przy tym nakłady są czym innym niż efekty, a więc mają inne „przeliczniki rozrodcze”, to przy odpowiednich wartościach $\varepsilon(t)$ i $\nu(t)$ nakłady $n(t)$ mogą wzrastać nawet nieproporcjonalnie szybciej od efektów $e(t)$. Natomiast od momentu kiedy $\varepsilon(t) = |\nu(t)|$, efekty mogą być dalej zwiększane tylko pod warunkiem odpowiedniego zmniejszenia tempa wzrostu nakładów dzięki zwiększeniu sprawności przez doskonalenie przystosowań (struktur oraz/lub samej czynności). Sprzężenie z nakładami może więc z jednej strony zwiększać nacisk doboru na doskonalenie przystosowań w kierunku większej sprawności spełniania funkcji, ale może też ograniczać zmiany przystosowawcze, jeżeli zwiększenie sprawności jest (przynajmniej na danym etapie) niemożliwe. „Ograniczenie to przejawia się często

jako alternatywa, tak, że ulepszenie jednej funkcji nieuniknienie oznacza obniżenie skuteczności innych funkcji" [7].

- (5) Zmniejszenie nakładów przy malejących efektach: $v(t) > 0$, $\varepsilon(t) < 0$. Możliwym wynikiem procesów przystosowawczych jest więc również zmniejszenie efektów (!) sprzężone ze zmniejszeniem nakładów, jeżeli tempo przyrostu fitness spowodowanego zmniejszeniem nakładów jest większe od tempa spadku fitness, spowodowanego zmniejszeniem efektów, a więc $v(t) > |\varepsilon(t)|$. Sytuacja taka może wystąpić w dwóch wypadkach: albo gdy wskutek zmian otoczenia pewne efekty stają się mniej potrzebne, albo gdy dotychczasowe nakłady zaczęły w większym stopniu obniżać efekty innych funkcji. W tym drugim przypadku czynność może być zaniedbana (czyli funkcja utracona) mimo że jej efekty nie stały się mniej potrzebne, ale ich wytwarzanie okazało się w pewnym momencie „za drogie”. Tak mogło być np. z utratą lotu samicy wielu nie zagrożonych wiatrem owadów, m.in. motyli [11].

Warunek $\varepsilon(t) + v(t) > 0$, który musi być spełniony w każdym procesie przystosowawczym, wyklucza tylko zwiększanie nakładów przy stałych lub malejących efektach. Jeżeli efekty i nakłady są różnej natury i wpływają na fitness niezależnie, to wszystkie pozostałe kombinacje ich zmian mogą zachodzić w procesach przystosowawczych.

Przy odpowiednich wartościach pochodnych cząstkowych $\frac{\partial f}{\partial e}$ i $\frac{\partial f}{\partial n}$, sumaryczny przyrost fitness może być osiągnięty nawet przez stosunkowo niewielkie zwiększenie efektu przy stosunkowo dużym wzroście nakładu. Na przykład przy silnej presji drapieżników, niewielki wzrost skuteczności obrony może być osiągnięty za cenę znacznego wzrostu nakładów energetycznych. Natomiast przy silnym nacisku doboru na ograniczenie nakładów energetycznych możliwe jest nawet zaprzestanie niektórych działań czyli utrata funkcji.

Jeżeli natomiast efekty i nakłady są tej samej natury i wpływają na fitness w sposób skorelowany, to oczywiście możliwości zmian efektów i nakładów są odpowiednio ograniczone. Stosuje się to do procesów przystosowawczych w obrębie subsystemu energetycznego (odżywianie i oddychanie). Subsystem ten dostarcza energii na funkcjonowanie całego organizmu, ale w tym także na własne działanie, a więc nakłady energetyczne pochłaniają po prostu część efektu. Dlatego zysk rozrodczy może być tu osiągnięty tylko poprzez zysk energetyczny, czyli wszystkie zmiany przystosowawcze w subsystemie energetycznym muszą być opłacalne energetycznie, a więc muszą spełniać warunek $\dot{\varepsilon}(t) > \dot{n}(t)$, który oznacza, że nakłady muszą rosnąć wolniej albo maleć szybciej niż efekty. W subsystemie energetycznym niemożliwa jest oczywiście utrata funkcji, której spełnianie daje jakikolwiek zysk energetyczny.

Specyfika zmian przystosowawczych w subsystemie energetycznym dostarcza ważnych przesłanek dla wyjaśnień filogenetycznych. Jeżeli geneza pewnego przystosowania, które musiało znacznie zwiększyć nakłady energetyczne, wiązana jest z funkcją energetyczną, to trzeba wykazać, że zwiększenie zysków energetycznych przynajmniej

mogło znacznie przewyższyć zwiększenie nakładów. Jeżeli nie można wykazać takiej możliwości, to pierwotnej funkcji tego przystosowania szukać należy w innych subsystemach, szczególnie wśród funkcji obronnych. Dotyczy to przede wszystkim wyjaśnienia genezy nowych sposobów lokomocji, które często wiązane są z żerowaniem. Na przykład jako wyjściowe stadium ewolucji lotu ptaków postuluje ostatnio Ostrom [26] chwytanie zdobyczy za pomocą kończyn piersiowych, które najpierw, dzięki płaszczyznom utworzonym przez pióra, służyć miały w szczególności do zbijania latających owadów. Takie funkcjonowanie kończyn doprowadziło do zwiększenia siły i udoskonalenia przywodzącego ruchu kończyny (głównie przez rozwój mięśni działających jako przywodziciele), co umożliwiło z kolei podfruwanie za uciekającą zdobyczą. W ten sposób aparat lotny powstać miał jako przystosowanie pokarmowe. Trzeba w związku z tym podkreślić, że wykształcenie lotu musiało bardzo obciążyć budżet energetyczny pierwotnych ptaków, nie tylko ze względu na wymogi energetyczne samego lotu (tym większe, im mniej doskonały był lot na początku), ale również z tego powodu, że aparat lotny wykształcony został jako drugi aparat lokomotoryczny działający obok, a nie zamiast aparatu bieżnego. Dlatego powstanie aparatu lotnego musiało również poważnie zwiększyć koszty energetyczne rozrodu. Hipoteza Ostroma będzie więc mogła być utrzymana tylko wtedy, gdy uda się wykazać, że chwytanie zdobyczy pierwotnymi skrzydłami mogło znacznie zwiększyć dopływ energii. Alternatywą jest wyjaśnienie genezy lotu jako przystosowania obronnego (do ucieczki).

Gospodarka energetyczna ludzkiej cywilizacji wydaje się ewoluować według tych samych zasad, co gospodarka energetyczna organizmów. Nowe technologie wprowadzane są do gospodarki tylko wtedy (przynajmniej w krajach, w których gospodarka opiera się na rachunku ekonomicznym), gdy są opłacalne, podczas gdy nakłady na cele militarne zdeterminowane są dostępnymi środkami i stopniem zagrożenia — przy dużym zagrożeniu nowe rodzaje broni mogą być wprowadzane nawet za wszelką cenę.

ZASADA OSZCZĘDNOŚCI EWOLUCYJNEJ

Jeżeli w dowolnym okresie życia organizmu, ale przed utratą zdolności reprodukcyjnej, następuje alternatywny rozdział energii związany z ograniczeniem nakładów energetycznych na spełnianie poszczególnych funkcji, powodujący odpowiednie zmniejszenie ich efektów, to oznacza to energetyczne ograniczenie wartości reprodukcyjnej (reproductive value), a tym samym — energetyczne ograniczenie fitness. Ograniczenie nakładów energetycznych na spełnianie pojedynczej funkcji zależy od zużycia energii na spełnianie wszystkich pozostałych funkcji oraz szybkości dopływu (asymilacji) energii. Dobór naturalny musi więc preferować te warianty, które, po pierwsze, asymilują najwięcej energii, po drugie — zużywają ją możliwie najoszczędniej dzięki zwiększeniu sprawności spełniania wszystkich funkcji (łącznie z funkcjami energetycznymi), co umożliwia uzyski-

wanie tych samych efektów przy mniejszych nakładach, i dzięki optymalizacji wielkości efektów w stopniu w jakim te sprzężone są z nakładami. Warto przy okazji odnotować, że maksymalna sprawność systemu energetycznego nie zapewnia jednocześnie maksymalnego dopływu energii, co zostało ujęte jako alternatywa (trade off) między mocą i sprawnością [34] — przy dużej dostępności pokarmu maksymalizowana jest moc, przy małej — sprawność systemu energetycznego.

Oszczędzanie nakładów energetycznych przyjmowane jest obecnie bardzo szeroko chociaż nie zawsze w pełni *explicite*, w szczególności w założeniach modeli wyjaśniających strategię rozrodcze [6, 14, 28, 38] oraz w koncepcji strategii ewolucyjnie stałej [22]. Teorię oszczędzania nakładów energetycznych opracowali przede wszystkim Bock i von Wahlert [3] oraz Peters i Gutmann [27].

Bock i von Wahlert [3] zdefiniowali proces ewolucyjnego przystosowania jako (pomijając specyficzną terminologię) każdą zmianę ewolucyjną, która redukuje nakłady energetyczne na funkcjonowanie do możliwego minimum¹. Definicja ta jest niewystarczająca, ponieważ uwzględnia tylko jedną zmienną funkcjonalną, tzn. nakłady, pomijając możliwość ilościowych czy jakościowych zmian efektów. Wyrażenia "to maintain successfully a synerg" i "the minimum possible amount" (of energy) odnieść można tylko do takich funkcji, które mogą być spełniane albo z pełną skutecznością, albo wcale. Jeżeli jednak funkcja może być spełniana mniej lub bardziej skutecznie, jak to ma miejsce w większości przypadków, to efekty muszą być uwzględnione jako druga zmienna funkcjonalna. Wtedy można łatwo wykazać, jak to zrobiono powyżej, że zmniejszanie nakładów stanowi tylko jedną z możliwości i bynajmniej nie zawsze zachodzi w procesach przystosowawczych.

Peters i Gutmann [27] sformułowali zasadę oszczędności ewolucyjnej, która głosi: „dobór musi (statystycznie) preferować te mutacyjne warianty, które umożliwiają bardziej ekonomiczne funkcjonowanie organizmu, (a więc) optymalizację funkcjonowania”². Zasada oszczędności ewolucyjnej dopuszcza zwiększenie nakładów, których „nigdy nie można rozpatrywać bezwzględnie lecz zawsze w odniesieniu do sukcesu rozrodczego” [16], co wydaje się zgodne z przedstawionymi tutaj poglądami. Podkreślić jednak należy, że również samo oszczędzanie nie może być rozumiane w sensie absolutnym lecz tylko relatywnie. Oszczędzanie w sensie absolutnym wymagałoby w każdym wypadku zwiększenia sprawności funkcjonowania (czyli stosunku efekt/nakład). W rzeczywistości, zwiększanie sprawności spełniania funkcji wcale nie zawsze jest możliwe w procesach przystosowawczych, a to z powodu

¹ "Evolutionary adaptation, the process, is defined as any evolutionary change which reduces the amount of energy required to maintain successfully a synerg, or the niche as the case may be, toward the minimum possible amount".

² „Die Selektion muss (im statistischen Durchschnitt) diejenigen mutativ erzeugten Varianten begünstigen, die eine ökonomischere Leistung des Organismus, eine Optimierung seiner Leistungen gestatten".

wyżej omówionego sprzężenia efektów z nakładami. Nie jest to jednak sprzeczne z zasadą oszczędności ewolucyjnej ponieważ również w takich wypadkach nakłady zwiększane są możliwie jak najmniej.

Zasadę oszczędności ewolucyjnej można uogólnić na inne (nie energetyczne) nakłady i, uwzględniając w pełni efekty jako drugą zmienną funkcjonalną, przeformułować w sposób następujący: jeżeli fitness ograniczana jest przez nakłady, to dobór musi preferować takie warianty, które spełniają swoje funkcje z najwyższą lub pełną skutecznością przy najmniejszych nakładach.

Zasada oszczędności ewolucyjnej stosuje się oczywiście tylko wtedy, gdy nakłady ograniczają fitness czyli powodują RCF. Zarówno Bock i von Wahlert [3] jak i Peters i Gutmann [27] założyli uniwersalność energetycznego ograniczenia fitness bez zadowalającego dowodu. Gutmann i Peters [16] sformułowali ponadto twierdzenie, że „każda nadwyżka energii musi zwiększać szansę na sukces rozrodczy”, co znaczyłoby, że w każdej populacji dowolnych organizmów każdy zysk energetyczny może być wykorzystany w procesie przystosowawczym. Prawdziwość tego rodzaju uniwersalnego twierdzenia trudno wykazać. Po pierwsze, funkcjonowanie somatyczne (zob. wyżej) wymaga określonej i skończonej ilości energii dla zapewnienia pełnej skuteczności funkcji (warunkujących przeżycie i zdolność do rozrodu). Po drugie, wprowadzie tempo zużycia energii przez wzrost i rozród może potencjalnie rosnać do nieskończoności, tzn. potencjalnie każdy nadmiar może być zużyty dla przyspieszenia wzrostu albo włączony do wysiłku rozrodczego, ale tempo wzrostu i wysiłek rozrodczy są też ograniczone innymi czynnikami, które mogą uniemożliwiać wykorzystanie nadmiaru energii. Na przykład wzrost może być ograniczony ilością pewnych składników w pokarmie, a liczba oraz/lub wielkość osobników potomnych — pewnymi parametrami przestrzennymi (np. jak wielkość ptaka ograniczająca liczbę wysiadywanych jaj). W wielu wypadkach zapewne możliwe jest przezwyciężenie takich ograniczeń przez dodatkowe nakłady energetyczne [34], ale znowu nie sposób dowieść, aby było to zawsze możliwe.

Natomiast słuszne jest twierdzenie, że dobór dąży do wykorzystania możliwie największej ilości energii do zwiększenia fitness, ale ze względu na wspomniane ograniczenia nie zawsze prowadzi to do niedostatku energii. Ponieważ jednak przewagę mają te organizmy, które zdołały ograniczenia przezwyciężyć lub ominąć, większość organizmów wykazuje niedostatek energii, przejawiający się alternatywnym jej rozdziałem. Zwiększanie energii ekspansywnej [36] należy jednak traktować jako progresywny trend ewolucji przebiegający się na zasadzie doboru międzygatunkowego, a nie jako prawo obowiązujące w każdej populacji. Dlatego zasady oszczędności ewolucyjnej Petersa i Gutman-na [27] nie można uznać za uniwersalną i z tego punktu widzenia nie można wykluczyć, wbrew twierdzeniom tych autorów [17] występowania pewnych struktur selekcyjnie neutralnych. Energetyczne ograniczenie fitness występuje zapewne u większości, ale niekoniecznie u wszystkich organizmów. Dlatego zasada oszczędności ewolucyjnej nie może być stosowana automatycznie i wymaga uprzedniej analizy czynników ograniczających fitness w danym ciągu filogenetycznym.

UWAGI O KRYTERIACH POLARYZACJI CECH

Odróżnienie cech prymitywnych od zaawansowanych, w odniesieniu do konkretnego taksonu określonych jako plezjo- i apomorficzne, jest warunkiem każdej poprawnej rekonstrukcji filogenetycznej [23]. Wprawdzie odróżnienie tych dwóch kategorii cech stosowane było od dawna [23] przez wielu systematyków, którzy zadali sobie trud analizy podstaw własnej działalności, ale zasługą stworzonej przez Henniga [18, 19] kladystyki jest jednoznaczne sformułowanie „zasady Henniga” [33] głoszącej, że tylko cechy apomorficzne mogą świadczyć o bliższym pokrewieństwie w obrębie rozpatrywanego taksonu, przynajmniej w sensie kladystycznym [23]. Prawdliwość odróżnienia cech plezjomorficznych od apomorficznych ma decydujące znaczenie dla wyników analizy kladystycznej. Wydaje się, że w większości przypadków błędne wnioski analizy kladystycznej zdeterminowane zostały błędnym odróżnieniem cech. Odróżnienie to jest proste i nie wymaga specjalnych kryteriów w tych stosunkowo rzadkich przypadkach, gdy znane są odpowiednie cechy formy wyjściowej dla danego taksonu. We wszystkich innych przypadkach potrzebne są specjalne kryteria pozwalające ustalić kierunek (wektor) przekształceń, a więc odróżnić cechy prymitywne od zaawansowanych. Nawet pobieżna analiza praktyki kladystycznej przekonuje, że stosowane tu kryteria są wątpliwe.

W amerykańskim wydaniu swojego podstawowego dzieła Hennig [19] podaje trzy kryteria odróżnienia cech plezjo- od apomorficznych:

1. Kryterium geologicznej kolejności występowania cech;
 2. Kryterium rozprzestrzenienia chorologicznego (chorological progression);
 3. Kryterium ontogenetycznej kolejności występowania cech.
3. Kryterium poddali wyczerpującej krytyce Peters i Gutmann [27] i te same zarzuty stosują się do 1. kryterium. Obydwa te „kryteria” wymagają mianowicie znajomości tego, co ma być odkryte: 3. kryterium (ontogenetyczne) wymaga wyróżnienia cech rekapitulowanych, a 1. kryterium (geologiczne) wymaga znajomości odpowiednich cech u form wyjściowych. W obydwu tych przypadkach musimy więc po prostu znać formy ancestralne i wtedy żadne kryteria nie są potrzebne. Krytyka ta ma znaczenie nie tylko formalne, ponieważ zespół cech stwierdzonych w kręgu form wyjściowych musi być traktowany jako podstawowa przesłanka, a nie jako jedno z możliwych do zastosowania kryteriów, jak to często praktykują kladystyci, przyjmując za ważniejsze nieraz inne kryteria, zwłaszcza kryterium rozkładu częstości cech (zob. niżej).

2. Kryterium (chorologiczne), chociaż poprawne logicznie, jest prawie bezwartościowe, ponieważ zakłada ono paralelizm między geograficznym rozprzestrzenianiem się a dywergencją, co nie może być uznane nawet za regułę statystyczną. Darlington (10) wykazał, że, po pierwsze, ewolucja przebiegać może proporcjonalnie do odległości tylko w pewnych szczególnych warunkach, m.in. gdy, przy braku innych komplikacji, warunki środowiska zmieniają się proporcjonalnie do odległości, co zachodzi oczywiście tylko na pewnych obszarach i dla pew-

nych kierunków rozprzestrzeniania; po drugie, pozostawanie form prymitywnych w centrum pochodzenia bynajmniej nie jest regułą, a nawet wydaje się, że formy wyspecjalizowane częściej pozostają na obszarze pochodzenia, a nawet wysoki stopień zróżnicowania taksonów przyjmowany jest za jedno z kryteriów rozpoznawania centrum pochodzeniowego [9]. Prawdliwość ta jest zupełnie zrozumiała, ponieważ drugim, obok warunków środowiska geograficznego, i przynajmniej równie silnym czynnikiem dywergencji, jest konkurencja. W wyniku działania konkurencji dzisiejsze formy na obszarach najdłużej zasiedlonych mogą odbiegać od form pierwotnych w równym lub większym stopniu niż formy obszarów zasiedlonych później. W każdym razie ewentualne zastosowanie kryterium chorologicznego musiałoby być ograniczone do tych taksonów, dla których znane jest centrum pochodzeniowe, a więc praktycznie do tych, które mają dobrą dokumentację paleontologiczną wczesnych stadiów filogenezy, ponieważ wyznaczenie centrum pochodzeniowego na podstawie rozmieszczenia form dzisiejszych jest z zasady niepewne [9].

Niezależnie od nowszych poglądów Henniga na wyróżnianie cech plezjomorficznych i apomorficznych, w praktyce kladystycznej najczęściej stosowane jest [33] wprowadzone uprzednio [18] kryterium rozkładu częstości cech (outgroups comparison): cechy plezjomorficzne mają być nieregularnie rozprzestrzenione w obrębie większej grupy, do której należy badany takson, natomiast cechy specyficzne dla danego taksonu, występujące u wszystkich lub większości jego reprezentantów, uznawane są za cechy apomorficzne (autapomorficzne).. Stosowanie tego kryterium, opartego na założeniach o charakterze statystycznym, do grup reliktowych jak ptaki paleognatyczne [8, 24] czy stekowce i torbacze [20], musi prowadzić do jawnie fałszywych wniosków, ponieważ można się spodziewać, że cechy specyficzne dla tych grup są w większości cechami prymitywnymi (np. dla ptaków lub dla ssaków).

Czy są więc teoretycznie poprawne metody ustalania kierunku (wektora) przekształceń filogenetycznych? Wektor tych przekształceń powinien być ustalany na podstawie kryteriów wyprowadzonych z teorii doboru [4, 27], ponieważ dobór jest jedynym czynnikiem, który może powodować kierunkowe przekształcenia filogenetyczne. Dla zastosowania selekcyjnego kryterium polaryzacji cech należy przede wszystkim ustalić czynniki ograniczające fitness. Jeżeli czynniki te działają jako nakłady, to należy zastosować zasadę oszczędności ewolucyjnej, z której wynika, że zwiększanie nakładów jest niemożliwe bez zwiększenia efektów. Wniosek ten, chociaż wydaje się trywialny, może dostarczać ważnych dyrektyw do ustalania kierunku przekształceń filogenetycznych. Jeżeli mianowicie możemy w pewien sposób porównywać efekty i nakłady działania spełniającego tę samą funkcję na różnych etapach hipotetycznych stadiów filogenetycznych, to możliwe jest wykluczenie jednego (z dwóch możliwych) kierunku przekształceń. Przykładu dostarcza klasyczny problem filogenezy ptaków tinamu (*Tinamiformes*), u których, jako skrajnych zagniazdowników, energetyczne ograniczenie fitness nie budzi wątpliwości. Jako jedyne spośród paleognatycznych, tinamu po-

sługują się lotem. Lot ten jest krótkotrwały³, jak u przeważającej większości (osiadłych) kuraków, i słabo sterowany z powodu niefunkcjonalnych sterówek, które nie mogą również hamować pędu przed lądowaniem, co stwarza dodatkowe trudności oraz/lub zwiększa nakłady energetyczne. Lot tinamu spełnia te same funkcje (głównie ucieczka) i jest co najwyżej równie skuteczny, u lepiej latających gatunków, jak lot przeciętnie latających kuraków. Natomiast aparat lotny tinamu jest znacznie cięższy niż u jakichkolwiek neognatycznych: ciężar mięśni piersiowych tinamu wynosi 37—40% ciężaru ciała [17, 37] podczas gdy u neognatycznych ciężar mięśni piersiowych oscyluje wokół 1/4 ciężaru ciała, a u kuraków dochodzi najwyżej do 1/3 ciężaru ciała [17]. Przyjmując nawet, że na jednostkę ciężaru ciała aparat lotny nie zużywa więcej energii niż u neognatycznych, to i tak przejście od aparatu lotnego tinamu do aparatu lotnego neognatycznych (np. kuraków) wymagałoby zwiększenia nakładów na lokomocję bez zwiększenia efektów żadnej funkcji, co jest niemożliwe. Zatem tinamu nie mogą pochodzić od żadnej (przynajmniej spośród współcześnie znanych) grupy neognatycznych.

Stosowanie zasady oszczędności ewolucyjnej do celów filogenetycznych będzie nabierało znaczenia w miarę poznawania bilansów funkcjonowania (energetycznych, czasowych, materiałowych) w badanych grupach. Na razie jest to możliwe tylko w niektórych wypadkach, zwłaszcza gdy jednemu z parametrów można w obydwu porównywanych grupach przypisać w przybliżeniu tę samą wartość, podczas gdy wartości drugiego są wyraźnie różne.

LITERATURA

- [1] Bock W. J. — *Microevolutionary sequences in macroevolutionary models*. *Evolution* 24: 704—722, 1970.
- [2] Bock W. J., von Wahlert G. — *Two evolutionary theories — a discussion*. *Brit. J. Phil. Sci.* 14: 140—146, 1963.
- [3] Bock W. J., von Wahlert G. — *Adaptation and the Form-Function Complex*. *Evolution* 19: 269—299, 1965.
- [4] Bonik K., Gutmann W. F., Peters D. S. — *Optimierung und Ökonomisierung im Kontext der Evolutionstheorie und phylogenetischer Rekonstruktionen*. *Acta Biotheor.* 26: 75—119, 1977.
- [5] Calow P. — *The cost of reproduction — a physiological approach*. *Biol. Reviews* 54: 23—40, 1979.
- [6] Cody M. L. — *A general theory of clutch size*. *Evolution* 20: 174—184, 1966.
- [7] Cohen D. — *The limits on optimization in evolution*. W: Locker A. (red.): *Biogenesis, Evolution, Homeostasis*. Springer, Berlin—Heidelberg—New York, 39—40, 1973.

³ Pełny zestaw rozsianej literatury na temat lotu tinamu podali Prager i in. [29].

- [8] Cracraft J. — *Phylogeny and Evolution of Ratite Birds*. The Ibis 116: 494—521, 1974.
- [9] Darlington P. J. — *Zoogeography*. John Wiley & Sons, New York, 1957.
- [10] Darlington P. J. — A practical criticism of Hennig-Brundin „Phylogenetic Systematics” and antarctic biogeography. Syst. Zoology 19: 1—18, 1970.
- [11] Dierl W., Reichholf J. — *Die Flügelreduktion bei Schmetterlingen as Anpassungsstrategie*. Spixiana 1: 27—40, 1977.
- [12] Driesch H. — *Philosophie des Organischen*. Engelmann, Leipzig, 1909.
- [13] Elżanowski A. — *Nowe poglądy na pochodzenie ptaków*. Kosmos 25 (4): 315—323, 1976.
- [14] Gadgil M., Bossert W. H. — *Life historical consequences of natural selection*. Am. Naturalist 104: 1—24, 1970.
- [15] Gutmann W. F. — *Phylogenetic reconstruction: theory, methodology, and application to Chordate evolution*. W: Hecht M. K., Goody P. C., Hecht B. M. (red.): *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. NATO Advanced Study Institutes Series (A: Life Sciences), Plenum, New York—London, 645—669, 1977.
- [16] Gutmann W. F., Peters D. S. — *Konstruktion und Selektion: Argumente gegen einen morphologisch verkürzten Selektionismus*. Acta Biotheor. 22: 151—180, 1973.
- [17] Hartman F. A. — *Locomotor mechanism of birds*. Smithson. Misc. Coll. 143: 1—91, 1961.
- [18] Hennig W. — *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Dt. Zentralverlag, Berlin, 1950.
- [19] Hennig W. — *Phylogenetic systematics*. Univ. Illinois Press, Urbana, 1966.
- [20] Kühne W. G. — *Marsupium and marsupial bone in mesozoic mammals and the Marsupionta*. Coll. Int. CNRS (Paris): 585—8, 1975.
- [21] Lewontin R. C. — *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia University Press, New York, 1974.
- [22] Maynard Smith J., Price G. R. — *The logic of animal conflicts*. Nature 246: 15—18, 1973.
- [23] Mayr E. — *Cladistic analysis or cladistic classification?* Z. zool. Syst. u. Evolut. forsch. 12: 98—128, 1974.
- [24] Meise W. — *Verhalten der straussartigen Vögel und Monophylie der Ratitae*. Proc. 13. Int. Orn. Congr. (Ithaca): 115—125, 1963.
- [25] Nowiński C. — *Pojęcie doboru naturalnego*. W: Nowiński C. (red.): *Ewolucja biologiczna*. Ossolineum, Wrocław—Warszawa—Kraków—Gdańsk, 39—124, 1974.
- [26] Ostrom J. H. — *Archaeopteryx and the origin of flight*. Quart. Rev. Biol. 49: 27—47, 1974.
- [27] Peters D. S., Gutmann W. F. — *Über die Lesrichtung von Merkmals- und Konstruktions-Reihen*. Z. zool. Syst. u. Evolut. forsch. 9: 237—263, 1971.
- [28] Pianka E. R. — *Natural selection of optimal reproductive tactics*. Am. Zool. 16: 775—784, 1976.

- [29] Prager E. M., Wilson A. C., Osuga D. T., Feeney R. E. — *Evolution of flightless land birds on southern continents: transferrin comparison shows monophyletic origin of ratites*. J. Mol. Evol. 8: 283—294, 1976.
- [30] Purchon R. D. — *The biology of the Mollusca*. Int. Series of Monographs in Pure and Applied Biology/Zoology 40, Pergamon, 1968.
- [31] Razowski J. — *Próba wyjaśnienia filogenezy Tortricidae (Lepidoptera) na podstawie morfologii funkcjonalnej*. Przegląd Zool. 20 (3): 315—323, 1976.
- [32] Ricklefs R. E. — *Patterns of growth in birds. 2. Growth rate and mode of development*. The Ibis 115: 177—201, 1973.
- [33] Schlee D. — *Die Rekonstruktion der Phylogenese mit Hennig's Prinzip*. Aufsätze u. senckenb. naturf. Ges. 20: 1—62, 1971.
- [34] Smith C. C. — *When and how much to reproduce: the trade-off between power and efficiency*. Am. Zool. 16: 763—774, 1976.
- [35] Stearns S. C. — *The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 145—171, 1977.
- [36] Van Valen L. — *Energy and evolution*. Evolutionary Theory 1: 179—229, 1976.
- [37] Wagner H. O. — *Beitrag zur Anatomie und Biologie der Steisshühner (Tinamidae)*. W: Mayr E., Schüz E. (red.): Ornithologie als biologische Wissenschaft. C. Winter, Heidelberg, 240—246, 1949.
- [38] Williams G. C. — *Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle*. Am. Nat. 100: 687—690, 1966.

AKTUALNE ZAGADNIENIA ENDOKRYNOLOGII PTAKÓW

W ostatnim 10-leciu zauważa się znaczne zainteresowanie mechanizmami regulacyjnymi u ptaków, czego dowodem są liczne prace badawcze, publikacje i sympozja naukowe, między innymi, zostało zorganizowane pierwsze sympozjum endokrynologii ptaków w Kalkucie w 1977 r., następne w Madrycie 1980 r. oraz w Budapeszcie w tym samym roku. Sympozjum w Budapeszcie było zorganizowane jako sympozjum satelitarne przy Międzynarodowym Kongresie Nauk Fizjologicznych.

Uwzględniając specyfikę tej grupy zwierząt, która w erze mezozoicznej, mniej więcej przed 100 mln lat oddzieliła się od grupy gadów, z której również wydzieliły się ssaki, stwierdzić można, że w układzie endokrynnym u ssaków i ptaków istnieje duże podobieństwo.

Rozpatrując jednak niektóre zjawiska fizjologiczne u ptaków zauważa się, że u tej grupy zwierząt istnieją swoiste zagadnienia, które różnią je od ssaków i do zagadnień tych zalicza się procesy rozrodu związane z owulacją, przesuwaniem jaja w jajowodzie, kwoczeniem, tworzeniem się skorupki jajowej, regulacja gospodarki wodnej i elektrolitami oraz wymianą piór. Układami regulacyjnymi, które kierują tymi zjawiskami są układy hormonalne występujące u ssaków, a mianowicie hormony układu podwzgórzowo-przysadkowego, hormony uwalniane przez obwodowe gruczoły wewnętrznego wydzielania oraz hormony tkankowe jakimi są prostaglandyny.

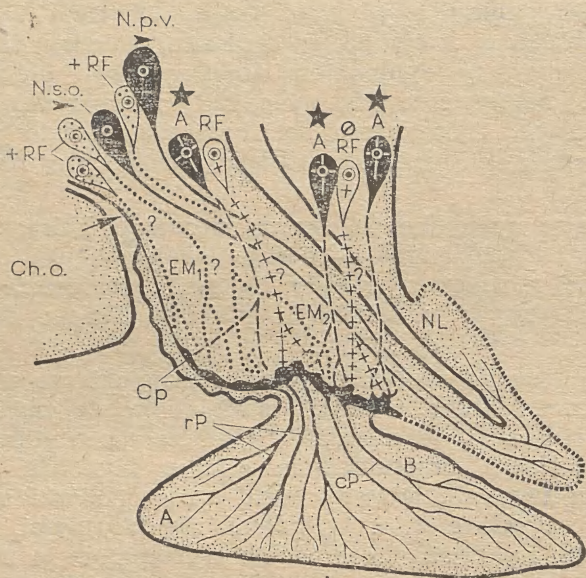
REGULACJA PROCESÓW ROZRODU

Układ neurosekrecyjny u ptaków jest podobny do układu u ssaków, wykazano bowiem, że sekrecja hormonów części gruczołowej przysadki jest pod kontrolą hormonów uwalniających i hamujących wytwarzane przez neurony podwzgórza, które naczyniami układu wrotnego dostają się do części gruczołowej przysadki. Natomiast inne jądra syntetyzują neurohormony, które spływają włóknami osiowymi do części nerwowej. Jeżeli chodzi o strukturę chemiczną hormonu LH-RH, który warunkuje sekrecję hormonów gonadotropowych z części gruczołowej przysadki, to prawdopodobnie różni się od struktury chemicznej LH-RH ssaków. Wprowadzony jednak hormon LH-RH ssaków ptakom wywołuje efekty biologiczne wyrażające się wzmożoną sekrecją gonadotropin. Chemizm neurohormonów został dokładnie poznany, a występujące u ptaków hormony — oksytocy-

na, wazotocyna i mezotocyna różnią się tylko składem aminokwasów w pozycji 3 i 8 od wazopresyny i oksytocyny ssaków.

Na Sympozjum w Budapeszcie przedstawiono szereg doniesień dotyczących właściwości podwzgórza ptaków, a między innymi lokalizacji poszczególnych ośrodków neurosekrecyjnych oraz mediatorów ośrodkowego układu nerwowego.

Bons [2] posługując się techniką immunocytochemiczną opartą na specyficznych przeciwciałach określiła miejsce syntezy hormonów w poszczególnych częściach podwzgórza i stwierdziła, że w polach przywzrokowych podwzgórza rozsiane są neurony syntetyzujące mezoto-



Rys. 1. Układ podwzgórzowo-przysadkowy ptaków (Oksche, 1971)

N.s.o. — jądro nadwzrokowe; N.p.v. — jądro przykomorowe; EM₁ — wyniosłość pośrodkowo przednia; EM₂ — wyniosłość pośrodkowo tylna; NL — część nerwowa przysadki; A i B — część gruczołowa przysadki; A — fluorescencyjne neurony; RF — nie fluorescencyjne Gomori negatywne neurony; +RF — nie fluorescencyjne Gomori pozytywne neurony; Cp, rP — naczynia krwionośne; Ch.o. — optic chiasma.

cynę i wazotocynę. Wykazała również, że jądro nadwzrokowe posiada liczne neurony wytwarzające wazotocynę i mezotocynę, zaś ich włókna osiowe przebiegają przez wyniosłość przysadkową i kończą się w części nerwowej przysadki. Natomiast główne komórki produkujące LH-RH są rozmieszczone w guzowo-lejkowatej części podwzgórza i ich włókna kończą się w zewnętrznej części wyniosłości przysadkowej. Ogólnie można przyjąć, że rozmieszczenie neuronów, jak i przebieg włókien osiowych jest zbliżony do systemu neurosekrecyjnego u ssaków.

Rabi i wsp. [23] opsalili czynniki warunkujące sekrecję LH-RH i wykazali, że biorą w niej udział aminy katecholowe, a mianowicie noradrenalina i dopamina, ponadto stwierdzili obecność receptorów

opiatowych, co wskazywało na możliwość udziału endorfin w uwalnianiu hormonów podwzgórza.

Badacze, czechosłowaccy, Juran i wsp. [15], stwierdzili występowanie różnych ilości serotoniny w poszczególnych częściach mózgu i sugerują, że w czasie stresu zachodzi zróżnicowana reakcja w poszczególnych częściach mózgowia.

Scanes [29] zbadał, że sekrecja hormonu luteinizującego w przysadkach mózgowych jest zależna od hormonu LH-RH. Hormon luteinizujący jest czynnikiem warunkującym owulację u samic i jego sekrecja jest również uzależniona od poziomu progesteronu w krwi. Wykazał ponadto zależności jakie zachodzą pomiędzy sekrecją prolaktyny i progesteronu. Badacz powyższy zajmował się też sekrecją prolaktyny i stwierdził, że jest ona kierowana bezpośrednio hormonem podwzgórza PIF. Mechanizm działania tego hormonu jest uwarunkowany serotoniną, która pobudza uwalnianie prolaktyny, zaś dopamina ma działać hamująco. Prolaktyna zarówno *in vivo*, jak i *in vitro* ma obniżać produkcję progesteronu.

Johnson i wsp. [14] badali reakcję układu podwzgórzowo-przysadkowego na wprowadzony progesteron oraz LH-RH u kur i stwierdzili, że sekrecja hormonu luteinizującego jest uzależniona od stanu fizjologicznego kur, czy są one w okresie nieśności, czy też w okresie pierzenia.

Tanaka [34] określał występowanie receptorów progesteronu w cytozolu komórek podwzgórza i przysadki mózgowej u kur z cyklem jajnikowym i stwierdził, że szczyt pik występuje w 8 do 18 godz. przed owulacją, natomiast w badaniach na kurach nie znoszących jaj nie stwierdzono zmian w ilości receptorów. Tanaka sugeruje, że ilość receptorów progesteronowych w ośrodkowym układzie nerwowym jest uwarunkowana poziomem hormonów sterydowych uwalnianych przez jajnik.

Stosunkowo dobrze został poznany mechanizm warunkujący owulację i wiadomo, że decydującą rolę w tym procesie odgrywa hormon luteinizujący uwalniany w dużej ilości (4,7—7,4 ng/ml osocza) w 6—8 godz. przed owulacją, przy czym maksymalne stężenie wynosi ok. 4,7 ng/ml w osoczu (7). U kur, którym usunięto przysadkę mózgową nie zachodzi jajczkowanie. Wstrzyknięcie hormonu luteinizującego po hypofizektomii wywołuje jajczkowanie nie tylko największego pęcherzyka, ale również kilku mniejszych. Jeżeli natomiast po hypofizektomii wstrzyknie się FSH, a następnie hormon luteinizujący, wówczas zachodzi owulacja największego pęcherzyka. Wskazuje to, że FSH jest czynnikiem, który hamuje owulację wszystkich pęcherzyków z wyjątkiem najbardziej dojrzałego [20].

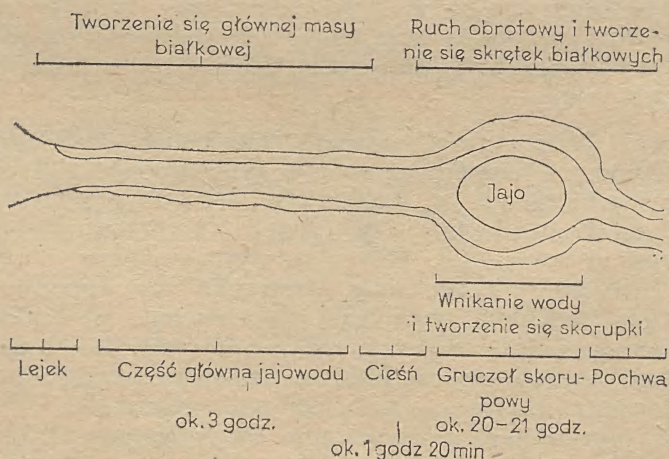
Jeżeli chodzi o hormony jajnikowe, to stwierdzono, że w jajniku są syntetyzowane takie hormony sterydowe jak progesteron, estrogeny oraz androgeny. U samic ptaków pęcherzyki po owulacji utrzymują się przez dosyć długi okres czasu i mają pełnić funkcję gruczołu dokrewnego. Poziom tych hormonów waha się w poszczególnych okresach cyklu jajnikowego. Niżej zamieszczona tabela podaje dane

odnoszące się do poziomu hormonów sterydowych 1 godz. przed owulacją [5]:

Progesteron	—	1,93 ng/ml
Testosteron	—	< 1,00 ng/ml
Androstendion	—	< 1,00 ng/ml
Estron	—	0,09 ng/ml
Estradiol	—	0,27 ng/ml

MECHANIZMY WARUNKUJĄCE PRZESUWANIE SIĘ JAJA W JAJOWODZIE

Od momentu owulacji do chwili zniesienia jaja u ptaków upływa ok. 24 godz. i ostatnio szereg prac poświęcono mechanizmom humoralnym warunkującym ten proces. Wykazano, że istotną rolę w tym zjawisku odgrywa hormon części nerwowej przysadki, będący naturalnym analogonem oksytocyny — wazotocyna. Różni się ona od oksytocyny obecnością argininy w pozycji 8. U kury w czasie znoszenia jaja zmniejsza się znacznie ilość wazotocyny w przysadce mózgowej [33] oraz zachodzi wzrost jej poziomu w krwi. W badaniach *in vitro* i *in vivo* wykazano, że wazotocyna silnie kurczy mięśnie gładkie gruczołu skorupowego ptaków [17]. Niezgoda i wsp. [18] stwierdzili, że podanie dożylnie wazotocyny kurom powoduje przedwczesne zniesienie jaja na 1—20 godz. przed przewidywanym czasem. Brzezińska i wsp. [3] wykazali, że podczas znoszenia jaj zmniejsza się w krwi aktywność cystyno-aminopetydazy, enzymu unieczynniającego wazotocynę.



Rys. 2. Schemat obrazujący tworzenie się jaja u kury

Drugim czynnikiem, który jest włączony w mechanizm znoszenia jaja są prostaglandyny. Hertelendy i wsp. [12] zbadali, że podając przepiórkom japońskim prostaglandyny serii E i F można uzyskać przedwczesne zniesienie jaja i sugerują, że spełnia ona fizjologiczną

rolę w tym procesie. Podobne efekty uzyskali u kur Rzasa i Ewy [27]. Rzasa w swoich badaniach *in vivo* i *in vitro* nad rolą prostaglandyn wykazał zależność oksytotycznego działania wazotocyny i prostaglandyn od obecności hormonów sterydowych. Wykazał on również, że poziom prostaglandyn w gruczole skorupowym jest wyższy, gdy jajo znajduje się w tych odcinkach oraz, że synteza prostaglandyn i spontaniczna kurczliwość gruczołu skorupowego może być wstrzymana przez podanie indometacyny, jak też, że różne poziomy prostaglandyny E_1 występują w poszczególnych odcinkach jajowodu [25, 26].

Zagadnieniom roli prostaglandyn poświęcono też uwagę na Sympozjum w Budapeszcie. I tak Wechsung i wsp. [41] przedstawili w badaniach *in vivo* i *in vitro* metabolizm kwasu arachidynowego w jajowodzie u kur i wykazali między innymi, że sam kwas arachidynowy posiada zdolność kurczenia mięśni gruczołu skorupowego. Stwierdzili ponadto, że kwas arachidynowy w narządach rozrodczych był przemieniany do PGF , PGE_2 , PGD_2 , tromboksanu oraz do trzech nieznanых metabolitów. Olson i wsp. [19] wykazali możliwość zahamowania działania prostaglandyn przez podanie surowic odpornościowych przeciw prostaglandynom. Hammond i wsp. [9] w swoich badaniach nad wpływem prostaglandyn na czynność jajników u kur stwierdzili, że prostaglandyny nie biorą udziału w dojrzewaniu pęcherzyków w jajniku oraz w procesie sterydogenezy, natomiast nie wiadomo jaką rolę odgrywają w owulacji. Hertelendy [13] omawiając rolę prostaglandyn przekazał, że nie można ich działania ograniczyć tylko do wywoływania kurczliwości jajowodu, odgrywają one bowiem też rolę w metabolizmie wapnia, czynności nerek, układu naczyniowego itd.

REGULACJA HORMONALNA TWORZENIA SKORUPY JAJA

U ptaków zachodzi specyficzna gospodarka wapniowa związana z tworzeniem się skorupy jaja. Wykazano na przykład, że skorupa jaja kury zawiera ok. 2 g wapnia. Za pomocą metod izotopowych ^{45}Ca wykazano, że 40% wapnia pochodzi z układu kostnego, zaś reszta, jest to wapń wchłonięty z pokarmu w jelitach, który drogą krwi dostaje się do gruczołu skorupowego, gdzie odbywa się formowanie skorupki jajowej. Taylor i Hertelendy [35] badając zachowanie się poziomu wapnia dyfundującego w osoczu kur stwierdzili, że w okresie formowania się skorupy jaja poziom jego jest od 0,1 do 2,6 mg/100 ml krwi niższy od stanu normalnego.

W okresie dojrzałości płciowej samic zachodzi tzw. hyperkalcemia estrogenowa. Uwolnione hormony estrogenne i androgenne powodują tworzenie się tkanki kostnej gąbczastej, która staje się swoistym magazynem wapnia, który jest uruchamiany w okresie tworzenia się skorupy jaja. Tworzenie tej tkanki można wywołać również u młodych ptaków przez podawanie sterydowych hormonów płciowych. Powstała tkanka gąbczasta natychmiast ulega resorpcji po zaprzestaniu podawania hormonów. Ostatnie badania Taylora [36] wskazują, że metabolizm wapnia u ptaków kieruje, oprócz znanych hormonów przytarczyc — parathormonu i kalcytoniny, także hormon wytwa-

rzany przez nerki — 1,25-cholykalceferol. Hormon ten został odkryty przez Deluca [6]. Jest on metabolitem cholykalceferolu, jest bardzo czynny biologicznie i syntetyzowany pod wpływem promieni UV w skórze ptaków. W syntezie tej bierze udział enzym hydrolaza wytwarzana przez mitochondria komórek części korowej nerek. Uwalniany hormon wiąże się z białkiem osocza i jest dostarczany do narządów docelowych. Stwierdzono, że poziom tego hormonu w krwi wzrasta u ptaków w okresie znoszenia jaja i jego sekrecja łączy się z obecnością hormonów estrogennych.

KWOCZENIE

Ptaki nie posiadają części pośredniej przysadki mózgowej, występuje u nich natomiast część gruczołowa i nerwowa w płacie przednim. Cytologia komórek części gruczołowej jest zbliżona do cytologii komórek u ssaków, ale ich funkcja jest mniej znana. W części obwodowej płata gruczołowego występują dwa typy komórek kwasochłonnych oraz komórki zasadochłonne. W okresie kwoczenia komórki kwasochłonne i zasadochłonne prawie całkowicie zanikają, natomiast w ich miejsce powstają tzw. komórki kwoczenia. Zawierają one ziarnistości kwasochłonne. Występują ponadto różnice w wielkości jądra i jego lokalizacji. Istnieją sporne poglądy na temat roli tych komórek, jeżeli chodzi o sekrecję prolaktyny.

Właściwym hormonem warunkującym kwoczenie jest prolaktyna. W doświadczeniach, których obiektem były kury, bażanty oraz samice innych gatunków ptaków wykazano, że iniekcje prolaktyny wywołują kwoczenie. Stwierdzono ponadto, że poszczególne rasy, względnie odmiany różnią się w sposobie reakcji na wprowadzoną prolaktynę. Na przykład do wywołania kwoczenia u kur ras niekwoczących Leghornów należy podać 4 do 5 razy więcej prolaktyny, aniżeli kurom rasy Cornish, u której to rasy zjawisko kwoczenia występuje jako naturalne.

Burke i wsp. [4] określali poziom prolaktyny u indyczek i stwierdzali wysoki jej poziom w czasie kwoczenia oraz w czasie wysiadywania jaj, natomiast gdy nie pozwalano ptakom na wysiadywanie jaj, poziom prolaktyny obniżał się. W okresie wyklucia się piskląt, poziom prolaktyny w krwi samiec raptownie spadał, mimo że indyczki przebywały z pisklętami w gnieździe.

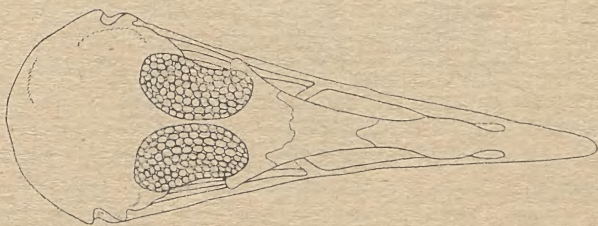
Przypuszcza się, że sekrecja prolaktyny może być uzależniona od hormonów sterydowych płciowych, bowiem pod wpływem hormonów estrogennych następuje przerwanie kwoczenia.

GOSPODARKA WODNA I ELEKTROLITOWA

Gospodarka wodna i elektrolitowa ptaków jest podobnie jak u zwierząt ssących kierowana układem wewnętrznego wydzielania, przy czym główną rolę odgrywa hormon części nerwowej przysadki wazotocyna oraz hormony kory nadnercza. Narządami, które są włączone w ten proces są nerki oraz gruczoł nosowy. Nerki ptaków ma-

ją pewne właściwości morfologiczne takie, jakie występują u ssaków i gadów. Znajdują się w nich nefrony normalne jak u ssaków oraz nefrony o małych, wąskich kłębkach bez pętli Henlego — charakterystyczne dla gadów. Hormon części nerwowej przysadki — wazotocyna obniża filtrację kłębuszkową w nefronach charakterystycznych dla gadów oraz zwiększa resorpcję wody w kanalikach z pętlą Henlego. Uwalnianie wazotocyny zależy od osmolalności krwi i na przykład w czasie odwodnienia, lub pod wpływem hipertonicznego zastrzyku chlorku sodu zachodzi wzmożona sekrecja [8].

U ptaków morskich i pustynnych istnieje dodatkowy mechanizm wydalania elektrolitów przez tzw. gruczoły nosowe. Gruczoł ten jest zbudowany z gruczołów cewkowych biegnących promiennie do kanału centralnego. Rozwój tych gruczołów zachodzi w warunkach wzrostu ciśnienia osmotycznego płynów ustrojowych. Hormonalna kontrola czynności gruczołu nosowego jest kierowana hormonami kory nadnercza. Wykazano, że kaczka pozbawiona nadnerczy i obciążona chlorkiem sodu nie wydala elektrolitów przez gruczoł nosowy, natomiast gruczoł ten zostaje uczynniony po wstrzyknięciu sterydów kortykosteronów.



Rys. 3. Na schemacie są widoczne gruczoły nosowe miewy morskiej umieszczone na szczycie czaszki powyżej oczodołów (Schmidt-Nielsen, 1963)

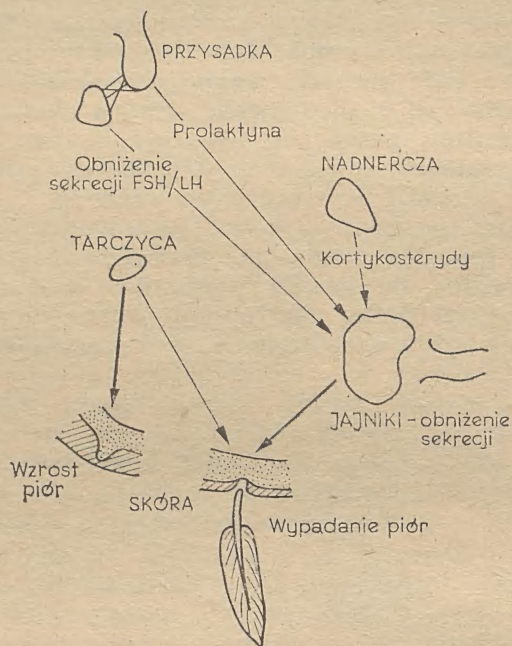
Sandor i Mehdi [28] wykazali, że u kaczek w gruczole nosowym występują receptory hormonów kortykosterydowych. Nie wykazali jednak, czy hormonem regulującym czynność gruczołów nosowych jest kortykosteron, czy też 11-dehydrokortykosteron.

REGULACJA HORMONALNA PROCESÓW WYMIANY PIÓR

Zagadnieniem bardzo istotnym i charakterystycznym dla ptaków jest wymiana piór, tzw. pierzenie się. Jest to zjawisko fizjologiczne przebiegające zasadniczo raz w roku i jest związane z wstrzymaniem nieśności, dlatego też w szeregu badań starano się poznać rolę układu wewnętrznego wydzielania w mechanizmie wymiany piór. Badania te wykazały, że reakcja ptaków na wprowadzone hormony zależy od gatunku oraz stanu fizjologicznego w jakim aktualnie znajdują się ptaki.

Przyjmuje się, że zjawisko pierzenia jest uzależnione od hormonów przysadki mózgowej, gonad, tarczycy oraz nadnerczy. Usunięcie

przysadki mózgowej powoduje intensywną wymianę piór i tak bezpośrednio po zabiegu oraz w okresie późniejszym zachodzi wypadanie piór, co sugeruje, że brak hormonów gonadotropowych wywołuje zanik gonad i obniżenie sekrecji hormonów płciowych, czego następstwem jest przyspieszenie procesów pierzenia. Kastracja kur i in-



Rys. 4. Schemat obrazujący wpływ gruczołów wewnętrznego wydzielania na proces wymiany piór

nych ptaków powoduje w mniejszym, lub większym stopniu pierzenie się, co potwierdzałoby fakt, że hormony płciowe są czynnikiem hamującym wymianę piór [1].

Podawanie hormonów androgennych i estrogennych zwalnia lub wstrzymuje normalny przebieg pierzenia u licznych gatunków ptaków, między innymi u gołębi [16] i wróbli [38]. Pośrednim dowodem hamującego działania estrogenów jest pierzenie się ptaków, u których proces wymiany piór występuje po zakończeniu nieśności [31], a także obserwacje dzikich ptaków, u których stwierdzono, że w innych okresach występują procesy rozrodcze i z tym związana aktywność płciowa, zaś w innych procesy pierzenia się.

Tanabe i Katsuragi [32] oraz Harris i Shattner [10] podawali ptakom progesteron i wywolywali wstrzymanie nieśności na skutek atrezji pęcherzyków, zaś po kilku dniach występowała utrata piór. Przyjmuje się, że wystąpienie pierzenia po wprowadzonym progesteronie nie jest zjawiskiem fizjologicznym, bowiem w okresie nieśności poziom progesteronu w krwi ptaków jest wyższy aniżeli u ptaków nieznoszących jaj [30]. Działane egzogenne progesteronu ma być zwią-

zane ze zwiększonym tempem wychwytu jodu przez tarczycę, a tym samym zwiększoną sekrecją tyroksyny. Ponadto uważa się, że istnieje pewien antagonizm progesteronu oraz hormonów androgennych i estrogenów [10]. U dzikich ptaków progesteron odgrywa tylko niewielką rolę przy wymianie piór, większość bowiem przebadanych ptaków nie pierzy się po jego podaniu.

Nierównoznaczne wyniki osiągnięto u różnych gatunków ptaków po wprowadzeniu egzogennej prolaktyny, bowiem u wróblowatych nie wywołuje się pierzenia, natomiast u kur proces ten występuje. Można to wytłumaczyć antygonadowym działaniem prolaktyny, która u tego gatunku ptaków powoduje hamowanie sekrecji hormonów płciowych [40].

Sekrecja hormonów tarczycy jest najczęściej uważana jako czynnik odpowiedzialny za pierzenie. Szereg badaczy stwierdziło, że wyciążi z tego gruczołu oraz egzogenna tyroksyna powoduje gwałtowne wystąpienie pierzenia już po 4—7 dniach [37, 39]. Tyreodektomia przerywa pierzenie u kur oraz innych gatunków ptaków. Tyroksyna bezpośrednio stymuluje brodawki piór i powoduje gwałtowne dzielenie się i wzrost komórek. Hypotyreoza opóźnia wzrost piór. Są też badacze, którzy nie podzielają opinii o decydującej roli tarczycy w procesie pierzenia [31, 21] i uważają, że oprócz hormonów tarczycy, inne hormony biorą udział w tym procesie. Jako argument podają fakt, że w badaniach histologicznych przy nadczynności tarczycy nie stwierdzono zmian w jej obrazie oraz wzrostu wydzielania hormonów w okresie pierzenia u niektórych gatunków ptaków. W badaniach prowadzonych przez Pietrasa [22] wykazano, że u kur w okresie pierzenia się występuje wzrost masy tarczycy, zaś sekrecja tyroksyny i trójiodotyroniny zależy od intensywności utraty piór.

Ostatnio dużo uwagi poświęca się roli hormonów części korowej nadnercza, a w szczególności dezyksykortykosteronowi. Hormon ten podany kurom powoduje wstrzymanie nieśności, atrofię gruczołów rozrodczych oraz wymianę upierzenia. Wystąpienie pierzenia u ptaków poddanych działaniu czynników stresowych można wytłumaczyć wzmożoną sekrecją hormonów kory nadnercza.

Reasumując przedstawione dane stwierdzić można, że proces wymiany piór u ptaków jest regulowany układem podwzgórzowo-przysadkowym, zaś hormony części gruczołowej przysadki oddziałują na sekrecję hormonów gonad, tarczycy oraz nadnerczy.

LITERATURA

- [1] Assenmacher I. — *La mue des oiseaux et son determinisme endocrinien*, Alauda 26, 242—289, 1958.
- [2] Bons N. — *Immunocytochemical localization of the neurohormones in bird hypothalamus*, XXVIII Int. Congr. Physiol. Sci., Symp. in Avian Endocrinol., Budapest 1980, Abstracts str. 1.
- [3] Brzezińska E., Rząsa J., Ewy Z. — *Plasma aminopeptidase activity during oviposition in the hen*, Bull. Acad. Pol. Sci., seria biol., 3, 143—146, 1967.

- [4] Burke W. H., Dennison P. T., Silsby J. L., El Halawani M. E. — *Serum Prolactin levels of turkey hens in relation to reproductive function*, XXVIII Int. Congr. Physiol. Sci., Symp. in Avian Endocrinol., Budapest 1980, Abstracts str. 11.
- [5] Dick H., Culbert J., Wells J., Gilbert A., Bavixson M. — *Steroids hormones in the post-ovulatory follicle in the domestic fowl*, J. Reprod. Fert., 53, 103, 1978.
- [6] Deluca H. F. — *The kidney as an endocrine organ for the production of 1,25-dihydroxyvitamin D₃ a calcium mobilizing hormone*, New Eng. J. Med., 289, 359, 1973.
- [7] Etches R. J., Cunningham F. J. — *Plasma concentration of testosterone and LH during the ovulatory cycle of the hen*, Acta endocrinol. 84, 357, 1977.
- [8] Ewy Z., Niezgoda J. — *Rola argininowazotocyny w regulacji gospodarki wodnej u ptaków*, Acta Physiol. Pol., Supl. 19, 30, 5–6, 1979.
- [9] Hammond R. W., Todd H., Raab B., Zakar T., Hertelendy F. — *Are prostaglandins involved in ovarian function of the domestic hen?*, XXVIII Int. Congr. Physiol. Sci., Symp. in Avian Endocrinol., Budapest 1980, Abstr. str. 22.
- [10] Harris P. C., Shaffner C. S. — *Effect of season and thyroid activity on the molt response to progesterone in chickens*, Poultry Sci. 36, 1186–1193, 1957.
- [11] Hertelendy F., Yeh M., Biellier H., Todd H. — *Induction of oviposition in the domestic hen by prostaglandins*, Gen. Comp. Endocrinol. 22, 529, 1974.
- [12] Hertelendy F., Yeh M., Biellier H., Todd H. — *Effects of the egg cycle and route of administration on prostaglandin induced oviposition in the hen a quail japanese*, J. Reprod. Fert. 44, 579, 1975.
- [13] Hertelendy F. — *Current and future trends in prostaglandin research*, XXVIII Int. Congr. Physiol. Sci., Symp. in Avian Endocrinol., Budapest 1980, Abstr. str. 24.
- [14] Johnson A. I., van Tienhoven A. — *Hypothalamohypophyseal sensitivity to central injections of progesterone and LH-RH in the laying and molting hen*, XXVIII Int. Congr. Physiol. Sci., Symp. in Avian Endocrinol., Budapest 1980, Abstr. str. 10.
- [15] Juráni M., Kmecová D., Výboh P., Nvota J. — *Serotonin in different brain parts of Quail under stress condition*, XXVIII Int. Congr. Physiol. Sci., Symp. in Avian Endocrinol., Budapest 1980, Abstr. str. 3.
- [16] Kobayashi H. — *Studies on molting in the pigeon. VIII. Effects of sex steroids on molting and thyroid gland*, Ann. Zool. Jap., 27, 22–26, 1954.
- [17] Munsick C., Sawyer W., van Dyke H. — *Avian neurohypophysial hormones, pharmacological properties in tentative identification*, Endocrinol. 66, 860, 1960.
- [18] Niezgoda J., Rzaša J., Ewy Z. — *Changes in blood vasotocin activity during oviposition in hen*, J. Reprod. Fert. 35, 505–509, 1973.
- [19] Olson D. M., Biellier H. V., Hertelendy F. — *Role of prostaglandins in oviposition*, XXVIII Int. Congr. Physiol. Sci., Symp. in Avian Endocrinol., Budapest 1980, Abstr. str. 20.

- [20] Opel H. — *Oviposition in chickens after removal posterior lobe of the pituitary by an improved method*, Endocrinol. 76, 673, 1966.
- [21] Payne R. B., Landolt M. — *Thyroid histology in the annual cycle, breeding and molt of Tricolored Blackbirds*, Condor, 72, 445—451, 1970.
- [22] Pietras M. — *Przemiany energetyczne oraz czynność niektórych gruczołów wewnętrznego wydzielania u kur w okresie pierzenia*, Rozprawa doktorska, Kraków 1980.
- [23] Rabii J., Buonomo F., Scanes C. G. — *Studies on the hypothalamic regulation of luteinizing hormone secretion in the domestic fowl*, XXVIII Int. Congr. Physiol. Sci., Symp. in Avian Endocrinol., Budapest 1980, Abstr. str. 2.
- [24] Raitt R. J. — *Annual cycle of adrenal and thyroid glands in Gambel Quail of southern New Mexico*, Condor, 70, 366—372, 1968.
- [25] Rząsa J. — *Effects of arginine vasotocin and prostaglandin E_1 on the hen uterus*, Prostaglandins, 16, 3, 357—372, 1978.
- [26] Rząsa J. — *Prostaglandin production by the hen oviduct in vivo and in vitro*, XXVIII Int. Congr. Physiol. Sci., Symp. in Avian Endocrinol., Budapest 1980, Abstr. str. 19.
- [27] Rząsa J., Ewy Z. — *Effect of vasotocin and oxytocin on oviposition in the hen*, J. Reprod. Fert. 21, 549—550, 1970.
- [28] Sandor T., Mehdi A. Z. — *Corticosteroid receptors of the nasal salt gland of the domestic duck*, XXVIII Int. Congr. Physiol. Sci., Symp. in Avian Endocrinol., Budapest 1980, Abstr. str. 35.
- [29] Scanes C. G. — *Adenohypophyseal hormones their chemistry, physiology and control*, XXVIII Int. Congr. Physiol. Sci., Symp. in Avian Endocrinol., Budapest 1980, Abstr. str. 6.
- [30] Scanes C. G., Sharp P. J., Harvey S., Goddem P. M. M., Chadwick A., Newcomer W. S. — *Variations in plasma prolactin, thyroid hormones, gonadal steroids and growth hormone in turkeys during the induction of egg laying and moult by different photoperiods*, Br. Poult. Sci. 20, 143—148, 1979.
- [31] Tanabe Y., Himeno K., Nozaki H. — *Thyroid and ovarian function in relation to molting in the hens*, Endocrinol. 61, 661—666, 1957.
- [32] Tanabe Y., Katsuragi T. — *Thyroxine secretion rates of molting and laying hens, and general discussion on the hormonal induction of molting in hens*, Bull. Nat. Inst. Agric. Sci., Tokyo, 21, 49—59, 1962.
- [33] Tanaka K., Nakajo S. — *Difference in the neurohypophysial hormone content between the laying and non-laying hen*, Poultry Sci., 42, 729, 1963.
- [34] Tanaka K. — *Progesterone receptors in hypothalamus and pituitary of the hen during the ovulatory cycle*, XXVIII Int. Congr. Physiol. Sci., Symp. in Avian Endocrinol., Budapest 1980, Abstr. str. 4.
- [35] Taylor T. G., Hertelendy F. — *Changes in the blood calcium associated with egg shell calcification in the domestic fowl*, Poultry Sci. 40, 115, 161.
- [36] Taylor T. C. — *The regulation of calcium metabolism in birds*, XXVIII Int. Congr. Physiol. Sci., Symp. in Avian Endocrinol., Budapest 1980, Abstr. str. 3.

- [37] van der Meulen J. B. — *Hormonal regulation of molt and ovulation*, Proc. 7th World's Poult. Congr. 109—120, 1939.
- [38] Vaugien L. — *Sur les reactions testicularies du jeune Moineau domestique illumine a diverses epoques de la mauvaise saison*, Bull. Biol. Fr. Belg., 139, 218—244, 1955.
- [39] Wagner H.O. — *Schilddrüse und Federausfall*, Z. Vergl. Physiol. 44, 565—575, 1961.
- [40] Wagner H. O., Müller C. — *Die Mauser und die den Federausfall fördernden und hemmenden Faktoren*, Z. Morphol. Cekol. Tiere 53, 197, 1963.
- [41] Wechsung E., Claeys H., Herman A. G., Houvenaghel A. — *Metabolism of arachidonic acid by the reproductive tract of the hen in the absence and presence of indomethacin*, XXVIII Int. Congr. Physiol. Sci., Symp. in Avian Endocrinol., Budapest 1980, Abstr. str. 18.

ZYGMUNT KRZEMIŃSKI, KAZIMIERZ A. DOBROWOLSKI

Departament Ochrony Przyrody MLiPD

Wydział Biologii UW, Instytut Zoologii

Warszawa

ŻUBR 2000 — SUKCES I PROBLEMY RESTYTUCJI

KRÓTKIE PRZYPOMNIENIE HISTORII

Restytucja żubra, jednego z największych zwierząt współczesnej fauny i największego ssaka ekosystemów leśnych Europy, wiąże się ściśle z Polską, a szczególnie z Puszczą Białowieską — ostatnią naturalną ostoją żubra europejskiego.

Na początku XIX w. zachowały się dwie populacje żubrów, traktowane przez niektórych badaczy jako dwa podgatunki: w Puszczy Białowieskiej tzw. żubry nizinne (białowieskie) i na północnym Kaukazie tzw. żubry górskie (kaukaskie). W porównaniu z żubrem białowieskim — kaukaski był drobniejszy, miał ciemne i krótkie rogi, krótszą i bardziej kędzierzawą sierść oraz krótsze nogi i bardziej kompaktny tułów.

Stan liczbowy żubrów białowieskich w tym okresie wahał się od 500 do 700. Żubrów kaukaskich było w tym czasie znacznie mniej.

W roku 1914 na świecie było ok. 1000 żubrów, z tego w Puszczy Białowieskiej 727. Po I wojnie światowej w Puszczy Białowieskiej pozostało jeszcze 76 żubrów, lecz w kwietniu 1919 r. został zabity ostatni. Ten sam los spotkał w 1927 r. żubry kaukaskie, kiedy ostatnie 3 zostały zabite na górze Alous. W tym momencie przy życiu pozostały już tylko hodowane żubry w rezerwach, zwierzyńcach i ogrodach zoologicznych.

Wobec grożącego niebezpieczeństwa całkowitego wyginięcia tego gatunku, w 1923 r. na Międzynarodowym Kongresie Ochrony Przyrody w Paryżu, z inicjatywy polskiego zoologa Jana Sztolcmana, powołano Międzynarodowe Towarzystwo Ochrony Żubra. Pierwszym działaniem Towarzystwa była przeprowadzona w skali światowej inwentaryzacja żubrów czystej krwi, w wyniku której ustalono, że na koniec 1923 r. we wszystkich ośrodkach na świecie żyło 56 zwierząt. Ewidencja żyjących ówczesnie żubrów dała początek istniejącej do chwili obecnej Księdze Rodowodowej Żubra. Międzynarodowe Towarzystwo Ochrony Żubra podjęło różnorodne działania w zakresie restytucji żubra mające na celu uratowanie od zagłady ten ginący gatunek.

W Polsce powołano do życia Polski Oddział Towarzystwa Ochrony Żubra, który podjął działania restytucyjne w oparciu o podstawy naukowe. Początek restytucji dały: 2 żubry zakupione w 1924 r. przez

ZOO w Poznaniu, 3 żubry zakupione w 1929 r. przez Rząd Polski oraz 3 żubry, które przetrwały I wojnę światową w ośrodku hodowlanym w Pszczynie. Według danych Ksiąg Rodowodowych w dniu 1.01. 1931 r. na świecie było 60 żubrów czystej krwi, z tego w Polsce 12. Żubry zachowane w Pszczynie oraz żubry-krowy zakupione za granicą [4] były czystej krwi linii białowieskiej, natomiast zakupiony samiec był mieszańcem linii białowiesko-kaukaskiej.

Jakkolwiek Towarzystwo Ochrony Żubra w Polsce przyjęło zasadę, że należy żubry rozmnażać w czystości linii białowieskiej, to jednak przy nadzwyczaj skromnym materiale wyjściowym zdecydowano się na utworzenie w Puszczy Białowieskiej linii mieszanej żubrów — kaukasko-białowieskich. Hodowla w Pszczynie prowadziła natomiast czystą linię żubrów białowieskich. Przyjęto całkowicie słuszną zasadę, przestrzeganą do dziś, aby żubry wywodzące się z różnych linii były hodowane rozdzielnie. Rozpoczęto też przenoszenie czystej linii żubrów nizinnych do Puszczy Białowieskiej słusznie chcąc tu właśnie je restytuować. Działanie to zakończono z powodzeniem dopiero po wojnie.

Prowadzone w okresie międzywojennym prace hodowlane w Polsce doprowadziły do tego, że stan żubrów w 1939 r. w naszym kraju wynosił 30 osobników (14 w Puszczy Białowieskiej, 11 w Pszczynie, 3 w Niepołomicach, 1 w Spale i 1 w Warszawskim Ogrodzie Zoologicznym); stanowiło to ponad 30% populacji światowej wynoszącej w tym roku 103 osobniki. Warto tu wspomnieć, że w 1933 r. Związek Socjalistycznych Republik Radzieckich rozpoczął na Kaukazie hodowlę mieszańców pochodzących od byka linii kaukaskiej i krów bizonów amerykańskich. W rezerwacie Kisha nadal są krzyżowane krowy żubro-bizonów z bykami czystych żubrów.

W chwili zakończenia II wojny światowej stan liczbowy żubrów na świecie wynosił 98 osobników. W Polsce w tym czasie było 43 sztuki (19 w Puszczy Białowieskiej, 21 w Pszczynie i 3 odzyskane z Niemiec). Stanowiło to prawie 50% stanu populacji światowej, stawiając Polskę na pierwszym miejscu wśród państw hodujących żubry (w okresie międzywojennym Niemcy miały więcej żubrów niż Polska). Od roku 1946 ZSRR rozpoczął skuteczną, szybko wzrastającą liczebnie restytucję żubrów czystej linii (nie zmieszanych z bizonem) — od 5 sztuk wyjściowych. W ciągu dziesięciu lat hodowli osiągnięto 96 osobników czystych żubrów linii białowieskiej.

W okresie powojennym wiele krów, w tym także i Polska, kontynuowało kierunki działań nakreślone przez Międzynarodowe Towarzystwo Ochrony Żubra dążąc jednocześnie do skoordynowania w różnych krajach prac w zakresie restytucji żubra. W wyniku tych starań Międzynarodowa Unia Ochrony Przyrody na IX Zgromadzeniu Ogólnym powołała Grupę ds. Żubra w ramach Komisji ds. Rzadkich Gatunków Zwierząt. W skład Grupy ds. Żubra weszli przedstawiciele 5 państw: Niemieckiej Republiki Demokratycznej, Polski, Republiki Federalnej Niemiec, Szwecji i Związku Socjalistycznych Republik Radzieckich, które miały największą liczbę żubrów i w związku z tym ponosiły największą odpowiedzialność za dalsze losy, zachowanie i restytucję tego gatunku.

W Polsce, w pierwszych latach powojennych żubry zgrupowano w czterech ośrodkach hodowlanych, a mianowicie w Puszczy Białowieskiej, Pszczynie, Niepołomicach i Smardzewicach.

Przełomowym okresem w restytucji żubra w Polsce był 1952 r., kiedy w ramach eksperymentu wypuszczono na wolność w Puszczy Białowieskiej 2 żubry. Eksperyment kontynuowano z dobrym skutkiem do 1966 r. Łącznie w tym czasie wypuszczono w Puszczy Białowieskiej 38 żubrów czystej krwi nizinnej, prowadząc jednocześnie dokładne obserwacje stada na wolności. Zapoczątkowanie i poprowadzenie z dobrym skutkiem hodowli żubrów w warunkach naturalnych można ocenić jako światowe osiągnięcie w zakresie restytucji tego gatunku. Rezultaty i uzyskane wyniki zachęciły do tworzenia następnych stad wypuszczanych na wolność w innych rejonach kraju. Zrealizowano też zamierzenia okresu międzywojennego koncentrując linię kaukasko-białowieską w Niepołomicach, Górcach i Smardzewicach. Puszcza Białowieska i Pszczyna stały się w ten sposób ośrodkami hodowli czystej linii nizinnej.

Pomyślnie rozwijającej się hodowli i restytucji żubra w Polsce poważnie zagroziła epizootcja pryszczycy w latach 1953/54. Pomimo intensywnych zabiegów sanitarno-weterynaryjnych i profilaktycznych łącznie padło 36 żubrów. Epizootcja objęła ośrodki hodowlane w Górcach (gdzie nie przeżył ani jeden żubr), Pszczynie i Niepołomicach, nie objęła ona natomiast żubrów w Puszczy Białowieskiej. Ta niespodziewana, lecz ogromna strata zwróciła uwagę na konieczność przeomyślenia ponownie zasad prowadzenia hodowli restytucyjnej, na konieczną ostrożność w ocenianiu sukcesów i perspektyw dalszej odbudowy ginącego gatunku. W oparciu o opisy żubrów i ich badania z początków XX w. oraz o później nabyte doświadczenie określono granice pojemności ośrodków hodowli zamkniętej i otwartej. Przyjęto, że w zależności od jakości siedliska, dla 1 żubra w ośrodku hodowli zamkniętej potrzeba od 2 do 5 ha, zaś w hodowli wolnej od 200 do 250 ha. W oparciu o te założenia w 1974 r. osiągnięto w Polsce górną granicę pojemności siedlisk, kiedy liczba żubrów wyniosła 487 (nie licząc tych, które były w tym czasie w ogrodach zoologicznych). Było wówczas w Polsce 5 zamkniętych i 4 wolne ośrodki hodowli żubrów. Stan liczebności żubrów wówczas w stosunku do pojemności ośrodków przedstawia tabela 1.

Tabela 1

Rodzaj hodowli	Linia białowieska		Linia kaukasko-białowieska	
	pojemność ośrodków	stan liczbowy	pojemność ośrodków	stan liczbowy
Ośrodki zamknięte	70	77	15	19
Ośrodki hodowli otwartej (wolnej)	295	293	100	58

ZASADY POLITYKI HODOWLANEJ

Tak więc 1974 r. postawił przed nami konieczność wypracowania racjonalnych zasad hodowlanych, które mogłyby prowadzić do dalszego wzrostu pogłowia żubrów. Osiągnięty stan liczbowy przy prognozach rozrodczości na najbliższe lata i wobec ograniczonych możliwości dalszego rozsiedlania żubrów stworzył poważne problemy do rozwiązania. I tak np., wobec rocznego naturalnego przyrostu (przy uwzględnieniu ubytków oraz wysyłce do innych ośrodków krajowych i zagranicznych), należało przewidzieć, jak dodatkowo rozdysponować w skali rocznej jeszcze ok. 50 żubrów.

W tej sytuacji Ministerstwo Leśnictwa i Przemysłu Drzewnego oraz Państwowa Rada Ochrony Przyrody podjęły działania zmierzające do dalszego doskonalenia programu hodowli restytucyjnej, w którym zwrócono uwagę już nie tylko na ilość (jak to było w poprzednim programie restytucji), lecz również w dużym stopniu na jakość hodowlanych żubrów. Ustalenia zmierzały też do dalszego rozwoju przede wszystkim linii białowieskiej. W wyniku dyskusji prowadzonej przez różne ośrodki naukowe i ich przedstawiciele w Państwowej Radzie Ochrony Przyrody z udziałem praktyków-hodowców przyjęto program działania uwzględniający sytuację powstałą skutkiem wysycenia przez żubry pojemności siedlisk, a jednocześnie nie kolidujący z zasadami restytucji gatunku, którego światowe pogłowie zbliżało się do 2000 — ilości postulowanej przez Międzynarodową Unię Ochrony Przyrody i Jej Zasobów (IUCN) jako minimum gwarantujące zachowanie gatunku. Program przewidywał następujące kierunki działania:

- 1) pełne wykorzystanie możliwości stworzenia dodatkowych ośrodków hodowli żubrów linii nizinnej (białowieskiej),
- 2) wzmożenie eksportu za pośrednictwem centrali handlu zagranicznego i w drodze bezdewizowej wymiany prowadzonej przez ogrody zoologiczne,
- 3) zainteresowanie właściwych placówek naukowych wykorzystywaniem żubrów do celów badawczych,
- 4) zainteresowanie państwowych gospodarstw rolnych wykorzystywaniem żubrów do krzyżówek z bydłem domowym i stałe przekazywanie określonych egzemplarzy do tego celu,
- 5) likwidacji żubrów o wadach hodowlanych (np. z trwałymi urazami, schlerale, stare itp.) z uprzednim wykorzystaniem ich do badań naukowych,
- 6) przeznaczenie nadwyżki żubrów do likwidacji (w tym odstrzał dewizowy).

Możliwości tworzenia nowych ośrodków hodowli wolnej w Polsce są ograniczone ze względu na brak odpowiednich kompleksów leśnych, intensywną gospodarkę leśną, jak również rozwijającą się turystykę i rekreację. Mimo to, przeprowadzono rozeznanie ekologicznej pojemności większych kompleksów leśnych właśnie pod kątem widzenia możliwości tworzenia nowych ośrodków hodowli wolnej, będącej podstawową formą działania przy restytucji żubra. Poza prowadzoną już hodowlą wolną w Puszczy Białowieskiej, Puszczy Boreckiej, Puszczy

czy Knyszyńskiej i w Bieszczadach, wytypowano duży kompleks leśny o powierzchni ok. 20 tys. ha na Pomorzu środkowym w rejonie Wałcza, który ewentualnie mógłby być wykorzystany do zasiedlenia przez żubry. Przeprowadzone przez Akademię Rolniczą w Poznaniu badania środowiskowe i ekologiczne potwierdziły wstępne przewidywania i w 1980 r. wprowadzono na ten teren okresowo do zagrody aklimatyzacyjnej 8 żubrów pochodzących z hodowli wolnej w Puszczy Białowieskiej. Opiekę naukową nad tym ośrodkiem objęła Akademia Rolnicza w Poznaniu.

Dalsze tworzenie nowych zamkniętych ośrodków hodowlanych uznano za mało celowe i uzasadnione biorąc pod uwagę to, że zarówno geograficzne rozmieszczenie już istniejących, jak też istniejący w nich stan liczbowy żubrów wydaje się wystarczający zarówno jako pogłowie rezerwowe, jak i materiał zarodowy do odświeżania krwi, a także do celów dydaktyczno-naukowych. Podjęto natomiast starania o zwiększenie powierzchni zagród w niektórych ośrodkach hodowli zamkniętej mając na uwadze przede wszystkim warunki sanitarno-weterynaryjne. W efekcie powiększono o 4 zagrody ośrodki w Białowieży oraz Niepołomicach, a ostatnio również w Borkach.

Realizując prowadzenie dwóch linii hodowlanych w ścisłej izolacji i rejonizacji, wszystkie żubry linii kaukasko-białowieskiej z ośrodków hodowli zamkniętej (które w naszej opinii mają mniejsze znaczenie niż żubry czystej linii nizinnej) przemieszczono na teren Bieszczadów celem prowadzenia tam hodowli wolnej.

Jednocześnie w krajowych ogrodach zoologicznych wymieniono żubry linii kaukasko-białowieskiej na osobniki linii białowieskiej.

Wszystkie te działania spowodowały, że „wygospodarowano” w ten sposób 23 miejsca w zamkniętych ośrodkach hodowlanych dla żubrów linii nizinnej (białowieskiej).

Obecnie żubry linii kaukasko-białowieskiej zlokalizowane są tylko na terenie Karpat Wschodnich i koncentrują się głównie w rejonie graniczącym ze Słowacją i Związkiem Radzieckim, na terytorium którego bytują również żubry linii kaukasko-białowieskiej.

Uzupełniającą formą działania przy rozdysponowaniu nadliczbowych żubrów było stworzenie, tzw. zagród pokazowych, które zlokalizowano na trasach turystycznych w większych kompleksach leśnych. Obiekty te o charakterze dydaktycznym ułatwiają szerszy kontakt społeczeństwa z przyrodą, a przede wszystkim dają możliwość bliższego zapoznania się z prowadzoną restytucyjną hodowlą żubra. W sytuacjach krytycznych mogą też spełniać rolę rezerwową dla ośrodków hodowlanych. Dotychczas utworzono 4 takie obiekty, każdy o powierzchni ok. 20 ha, w których znajduje się po kilka żubrów. Na szczególne wyróżnienie zasługuje zagroda pokazowa dla żubrów i innych dzikich krajowych ssaków zbudowana w 1977 r. na terenie Okręgowego Zarządu Lasów Państwowych w Poznaniu, która wraz z Muzeum Leśnictwa tworzy bardzo interesujący kompleks obiektów dydaktycznych.

Wzrost pogłowia żubrów nieuchronnie prowadzi do konieczności eliminacji pewnej ich liczby. Dotyczy to zwierząt z trwałymi urazami mechanicznymi, chorych itp. Z reguły odchodzą one od stad prowa-

dząc samotne życie, niejednokrotnie bytują na obrzeżach kompleksu leśnego wyrządzając znaczne szkody na polach uprawnych. Także i w hodowlach zamkniętych pojawiają się osobniki, które nie nadają się do dalszej hodowli. W związku z tym opracowano szczegółowe kryteria, określające żubry nie nadające się do dalszej hodowli. Ocena i podjęcie decyzji o eliminacji dokonywane są komisyjnie z udziałem przedstawicieli Państwowej Rady Ochrony Przyrody.

Wszystkie eliminowane żubry wykorzystywane są przez zainteresowane placówki naukowo-badawcze, których potrzeby są przede wszystkim uwzględniane. W ostatnich latach dokonywane są też odstrzały dewizowe żubrów. Mają one charakter zabiegów redukcyjno-selekcyjnych, ponieważ do odstrzału przeznaczają się żubry wyeliminowane (wg kryteriów wspomnianych powyżej) z hodowli. Ze względu na szczególny charakter tego rodzaju ingerencji przyjęto zasadę, aby odstrzał dewizowy nie miał miejsca na terenie podstawowego matecznika jakim jest Puszcza Białowieska. Przeznaczone do odstrzału dewizowego żubry linii białowieskiej są więc dla dokonania tego zabiegu przewożone z Puszczy Białowieskiej jak i innych ośrodków do Puszczy Boreckiej. Sądzymy, że tak prowadzona kontrolowana eliminacja gwarantuje właściwą politykę selekcyjną i prowadzi w konsekwencji do zapewnienia jak najwyższej jakości żubrów hodowanych w stanie wolnym przede wszystkim na terenie Puszczy Białowieskiej.

Przyjęty w 1974 r. program zarówno wymagał, jak i sprzyjał rozszerzeniu badań nad żubrem, między innymi dla wypracowania racjonalnych poczynąń związanych z dalszą restytucją gatunku. Istniejące monografie i stosunkowo bogata literatura z przełomu XIX i XX w. dawała wprawdzie ogólny obraz biologii żubra, nie da się go jednak przetransponować na sytuację współczesną tego gatunku. Od tamtych czasów zmieniły się w zasadniczy sposób warunki środowiskowe intensywnie eksploatowanej gospodarczo Puszczy Białowieskiej, a jeszcze silniej — innych kompleksów leśnych. Poważnym zmianom uległy też stosunki w zwierzostanie.

O ile w początkowej fazie restytucji żubra badania koncentrowały się przede wszystkim na zagadnieniach czysto hodowlanych, oraz w oparciu o padłe zwierzęta na poznaniu anatomii, to z chwilą osiągnięcia większej liczby i stad wolnych było możliwe zajęcie się zagadnieniami fizjologicznymi, określonymi działami biologii, a w szczególności ekologią i etologią stad wolno żyjących. Niektóre tematy podjęto wspólnie z zagranicznymi placówkami naukowymi, przede wszystkim wraz ze Związkiem Radzieckim (na terenie Białowieży). Szczególnie wiele nowych i interesujących danych wniosły badania prowadzone przez Zakład Badania Ssaków PAN i Białowiecki Park Narodowy określając wybiórczość pokarmową, skład i rodzaj pokarmu wolno żyjących żubrów, dynamikę i biologię ich rozrodu, skład i dynamikę wolno żyjących stad, wzajemną zależność żubrów i innych koprotnych zasiedlających Puszcze Białowieską.

Sądzymy, że wartościowe były też, prowadzone przez Zakład Badania Ssaków PAN w Białowieży, badania nad hybrydami żubra z bydłem domowym. Uzyskane wyniki stały się podstawą do propagowania wśród czynników odpowiedzialnych i hodowców bydła, go-

Tabela 2

Zmiany stanu liczbowego żubrów w okresie 1974—1980

Nazwa ośrodka	Pojemność ośrodka	Stan liczbowy w dniu 01.01.1974	Ilość urodzonych żubrów	Ilość żubrów otrzymanych z innych ośrodków	Padnięcia	Sprzedaż i przekazanie do innych ośrodków krajowych i zagranicznych	Eliminacja z hodowli	Stan liczbowy w dniu 01.01.1980
Hodowle zamknięte	106	104	136	26	39	96	6	125
Białowieża	20	23	39	6	11	21	2	34
OHZ Borki	10	11	20	2	13	7	1	12
OHZ Pszczyna	30	30	42	2	10	30	—	34
OHZ Smardzewice	15	13	12	3	3	7	3	15
OHZ Niepołomice	15	19	15	11	2	29	—	14
Woliński Park Narodowy	6	4	4	2	—	2	—	8
Muzeum Leśnictwa w Gołuchowie	10	4	4	—	—	—	—	8
Hodowle wolne	395	344	306	152	66	173	167	396
Puszcza Białowieńska	230	253	204	5	38	164	30	230
Puszcza Borecka	50	26	41	107	12	9	98	55
Puszcza Knyszyńska	15	7	4	—	1	—	3**	7
Bieszczady	100	58	57	40	15	—	36	104
Razem	501	448	442	178	105	269	173	521

* — utworzone w roku 1977.

** — skłusowane

spodarczej hodowli mieszańców. Kilkanaście żubrów umieszczono w Państwowych Gospodarstwach Rolnych przewidując dalsze zapotrzebowanie na żubry. Zainteresowanie tego typu hodowlą początkowo bardzo duże (hybrydy bardzo szybko przyrastają na wadze) stopniowo jednak malało i obecnie przekazuje się rocznie jedynie pojedyncze egzemplarze. Aktualnie żubry przebywają w 3 PGR-ach, z których jeden uzyskał bardzo poważne rezultaty ekonomiczne oraz opanował technikę pobierania i konserwowania nasienia żubrów. Warto może tu przypomnieć, że hybrydy-samice są nieplodne.

Rezultaty przyjętego w 1974 r. planu hodowli i restytucji żubra dały pozytywne rezultaty. Zbiorczo ilustruje je tabela 2.

SUKCES — I CO DALEJ?

Obecnie znów стоимy wobec problemu co robić z nadliczbowymi żubrami, których stan liczbowy osiągnął górną granicę pojemności siedlisk, a w niektórych przekroczył ustaloną normę. Zwiększona ilość żubrów zdolnych do rozplodu, każdego roku daje większe przyrosty pogłowia i niemożliwe staje się ustabilizowanie tej sytuacji.

Prowadzona dotychczas sprzedaż żubrów za granicę i w kraju oraz ograniczone zabiegi redukcyjno-selekcyjne, nie wystarczają już na obecnym etapie hodowli, a jedynie w pewnym stopniu łagodzą jej złożoną sytuację. Warto tu dodać, że stosowana do tej pory działalność hodowlana doprowadziła do zakładanego polepszenia restytuowanych żubrów.

W tej sytuacji zachodzi pilna potrzeba dalszego doskonalenia programu restytucji i zastosowania nowych form działania w celu utrzymania hodowli krajowej na obecnym poziomie. Niezbędne jest, jak się wydaje, przygotowanie takiego programu, który uwzględniłby redukcję nadliczbowych żubrów w szerszym niż dotychczas zakresie. Jest oczywiste, że wszystkie eliminowane osobniki winny być w sposób obiektywny uznane za nieprzydatne do dalszej hodowli przy zaangażowaniu Państwowej Rady Ochrony Przyrody, doświadczonych hodowców i Departamentu Ochrony Przyrody Ministerstwa Leśnictwa i Przemysłu Drzewnego. Jednocześnie warto chyba udostępnić w szerszym zakresie żubry potrzebne do badań placówkom naukowo-badawczym. Umożliwi to przyspieszenie zakończenia niektórych rozpoczętych już tematów badawczych oraz będzie można podjąć nowe badania, takie, do których niezbędna jest większa ilość materiału porównawczego.

Urzeczywistnienie kompleksowego programu, jako perspektywicznego, nie kolidującego z zasadami restytucji gatunku w ograniczonych warunkach krajowych, przybliży zakończenie opracowania monografii żubra, która dotychczas przygotowywana jest jedynie wycinkowo.

Potrzeba skorygowania programu przypada w okresie ważnym dla restytucji tego gatunku. Osiągnięcie najwyższego stanu liczbowego żubrów we wszystkich ośrodkach hodowlanych w Polsce zamyka pewien etap hodowli, zamyka główny, nakreślony przed pięćdziesięciu laty cel naszych wysiłków — uratowanie żubra od wyginienia. Warto też sobie uświadomić, że docelowy stan pogłowia żubrów w Polsce został osiągnięty w okresie, kiedy liczba tych zwierząt w świecie przekroczyła 2000 sztuk. W całym okresie restytucji tego gatunku Re-

dakcja Ksiąg Rodowodowych Żubra zarejestrowała ponad 3800 osobników, a dwutysięczny żubr nazwany Karat-2000 urodził się w hodowli wolnej w Puszczy Białowieskiej i jego numer rodowodowy jest 4133 (każdego roku Redakcja Ksiąg Rodowodowych zostawia pewną liczbę numerów na ewentualne poprawki — stąd Karat-2000 jest wpisany nie pod numer 3800, a pod 4133).

Sądzimy, że w świetle powyższego potrzebne jest zorganizowanie międzynarodowej konferencji z udziałem Międzynarodowej Unii Ochrony Przyrody i Jej Zasobów celem omówienia i ustalenia dalszych kierunków i problemów restytucji żubra zarówno w skali polskiej, jak i międzynarodowej.

MARIA BEIGER

Instytut Biologii, Zakład Zoologii Systematycznej
Uniwersytet im. A. Mickiewicza w Poznaniu

ROLA WYBIÓRCZOŚCI POKARMOWEJ W PROCESACH DYWERCENCJI BŁONKÓWEK MINUJĄCYCH (HYMENOPTERA, TENTHREDINIDAE) I UWAGI O POCHODZENIU GRUPY

Błonkówki minujące, należące do rodziny *Tenthredinidae*, reprezentuje szereg ubogich w gatunki, lub monotypowych (*Hinatara*, *Parana*) rodzajów, co uważa się za właściwość grup filogenetycznie starych. Pogląd ten znajduje potwierdzenie w ich morfologii. Podobnie jak inne rośliniarki zachowały one w swej budowie przewagę cech plezjomorficznych, takich jak: ortopteroidalny aparat pyszczkowy, bogate użytkowanie skrzydeł, długie, zwisające, „karaczanokształtne” biodra i in. Również ich bionomia, np. sposób minowania, przejawia cechy prymitywne. W sposobie minowania larw uderza swoisty uniformizm, odbijający od różnorodności sposobów minowania larw innych grup minowsów. Miny obustronne, czyli położone w obu warstwach miększu ilościowego, charakterystyczne dla większości błonkówek minujących, uważa się za najprymitywniejszy sposób minowania [1, 3]. Wreszcie, wybiórczość żywicielska błonkówek wskazuje również, że wśród minowców są one grupą starą. Pod względem troficznym są bowiem przeważnie związane z roślinnością drzewiastą, głównie z gatunkami należącymi do filogenetycznie starych grup jak *Salicales* czy *Fagales*; przy tym atakowane są właśnie te gatunki, które były reprezentowane w naszej florze u schyłku glacjału, w surowych warunkach klimatu subarktycznego, a mianowicie: brzoza, wierzba, i olcha, w mniejszym stopniu rodzaje, których udział wzrastał po definitywnym ustąpieniu lądolodu, we wczesnym holocenie: dąb, wiąz, lipa [5]. Z drzew, które weszły w skład naszej flory leśnej w późniejszym holocenie atakowany jest klon, pomijany buk, grab i jesion. Mniej liczni żywiele z roślin zielnych należą również do starych filogenetycznie rodzin (głównie *Ranunculaceae* i *Rosaceae*).

Wszystkie te fakty potwierdzają poglądy entomologów, którzy w oparciu o morfologię tej grupy, uważają rośliniarki za grupę starą. Ponadto nasuwa się jeszcze jeden wniosek odnośnie do jej pochodzenia. Wydaje się, że gatunki związane głównie z roślinnością surowego klimatu subarktycznego lub borealnego, można uważać za element borealny. Przeważają wśród nich gatunki jednopokoleniowe, co zdaje się także wskazywać na północne pochodzenie. Warto przy tym podkreślić, że na brzozie, która była pionierskim elementem, wchodzącym w ślad ustępującego lodowca minuje aż 5 gatun-

ków błonkówek, a więc więcej niż na jakimkolwiek innym żywicielu. Inny gatunek klimatu chłodnego — wierzba ma 2 gatunki tych pasożytów. Na olchach, które prawdopodobnie towarzyszyły sośnie, brzozie i wierzbie minują także 2 gatunki. Pozostałe gatunki drzew, które weszły w okresie późniejszym w skład naszej flory, mają tylko po jednym gatunku pasożyta z omawianej grupy. Wyjątek stanowią klon i topola, które mają po 3 gatunki pasożytów, reprezentujących jednakże przeważnie element południowy w faunie błonkówek minujących.

Tezę o północnym pochodzeniu błonkówek minujących potwierdza aktualny zasięg gatunków. Ogólny zasięg występowania obejmuje głównie północny obszar strefy umiarkowanej Europy, rzadziej — Palearktyki lub Holarktyki. Ogromna większość gatunków naszej fauny występuje również w Skandynawii, natomiast tylko jeden (*Fenella nigrita* Westw.) osiąga południową część Półwyspu Iberyjskiego. Gatunek ten zresztą, poza dużą plastycznością ekologiczną i zdolnością przystosowania się do życia w różnych strefach geograficznych, przejawia także inne cechy progresywne (drobne wymiary ciała, wielopokoleniowość, oligofagizm). Warto również podkreślić, że właśnie gatunki związane z brzozą, wierzbą i olchą mają najdalej północny zasięg. Natomiast gatunki z rodzaju *Metallus* występujące na *Rubus* i *Geum* oraz *Messa glaucopis* (Kon.) — *Populus*, występują już tylko w południowej części Skandynawii, chociaż północny zasięg ich żywicieli jest znacznie szerszy. Oczywiście, są również gatunki o zasięgu bardzo wyraźnie uzależnionym od zasięgu żywicieli. Dotyczy to gatunków: *Fenusa ulmi* (Sund.) (*Ulmus*), *Profenusa pygmaea* (Kl.) (*Quercus*), *Parna tenella* (Kl.) (*Tilia*), *Pseudodineura anemones* (Hg.) (*Anemone nemorosa* L.), *P. mentiensi* (Thoms.) (*Hepatica*) czy *P. enslini* (Hg.) (*Trollius*). Wszystkie te gatunki również występują tylko w południowej Skandynawii. Ostatni z wymienionych i gatunek *Parna tenella* (Kl.) są tam rzadkie; znacznie liczniej występują w środkowej i południowo-wschodniej Europie np. w Bułgarii. Podobnie, *Fenusa ulmi* (Sund.) i *Profenusa pygmaea* (Kl.) należą w Bułgarii do gatunków pospolitych. Rzadkimi gatunkami w Skandynawii są także: *Fenella monilicornis* Thoms. i *F. nigrita* Westw. Ten ostatni gatunek należy do pospolitych w środkowej Europie. W Skandynawii brak ponadto kilku gatunków, które reprezentują element bardziej południowy w badanej grupie błonkówek. Są nimi: *Fenella minuta* Thoms. (*Geranium*), *Pseudodineura clematidis* (Hg.) (*Clematis alpina* L.), *P. heringi* (Enslin) (*Anemone silvestris* L.), *Messa hortulana* (Kl.) (*Populus nigra* L.) i *Heterarthrus leucomelus* (Kl.) (*Acer campestre* L.). Dwa ostatnie występują jeszcze w Danii, lecz w południowej Skandynawii ich brak.

Żywicielami błonkówek minujących są przeważnie drzewa z grupy *Amentiferae*. Liście drzew minuje 18 — spośród 32 rodzimych gatunków. Na krzewach (rodzaj *Rubus*) żyją 2 gatunki. Liście roślin zielnych minuje 12 gatunków, a żywicielami są głównie *Ranunculaceae* i *Rosaceae*. Obie te rodziny, podobnie jak *Amentiferae*, w których żyje większość błonkówek minujących, reprezentują stare filogenetycznie grupy roślin. Badania serodiagnostyczne Meza (1924),

wykazały wzajemną bliskość przedstawicieli obu tych rodzin botanicznych. Fakt ten wyjaśnia przyczynę powiązania pokarmowego błonkówek minujących roślinność zieloną właśnie z tymi dwoma wzajemnie spokrewnionymi rodzinami.

Chociaż w układzie systematycznym roślin nie znalazła dotychczas odbicia wzajemna bliskość *Amentiferae* i *Rosaceae*, to wybiórczość pokarmowa wielu gatunków owadów (nie tylko minowców) niedwuznacznie na to wskazuje. Wśród błonkówek minujących przedstawiciele podrodziny *Fenusinae* minują przeważnie, bądź na *Rosaceae* bądź na *Amentiferae* (*Betulaceae*, *Fagaceae*, *Salicaceae*). Poza błonkówkami minującymi ten sam typ wybiórczości przejawiają motyle: *Lyonetia clerkella* L., *L. prunifoliella* Hb., *Lithocolletis corylifoliella* Hb. i *Leucoptera scitella* Z., które żyją na *Rosaceae* i *Betulaceae*; z chrząszczy — *Trachys minuta* L., który minuje również liście *Rosaceae* i *Betulaceae* a ponadto liście *Ulmus* i *Tilia*, podobnie jak niektóre błonkówki z *Fenusinae*. Fakt ten zdaje się wskazywać nie tylko na wzajemną bliskość *Amentiferae* i *Rosaceae* lecz również *Ulmaceae* i *Tiliaceae*, co poniekąd wyjaśnia kierunek wybiórczości pokarmowej błonkówek minujących. Prawdopodobnie z kompleksem *Amentiferae*-*Rosaceae* spokrewnione są również *Aceraceae*, ponieważ *Hinatara recta* (Thoms.) (jeden z przedstawicieli podrodziny *Fenusinae*) atakuje gatunki rodzaju *Acer*, a ten sam typ wybiórczości wskazują motyle minujące z rodzajów *Caloptilia* i *Parornix*, które minują w obrębie *Amentiferae*, *Rosaceae* i *Aceraceae*.

Trudniejszy do wyjaśnienia jest kierunek specjalizacji pokarmowej dwóch gatunków z podrodziny *Fenusinae*, minujących liście *Geranium*. Dotychczas żadne inne fakty z zakresu wybiórczości pokarmowej owadów minujących nie wskazują by *Geraniaceae* były bliżej spokrewnione z *Amentiferae*-*Rosaceae*.

Odrębny kierunek specjalizacji pokarmowej reprezentuje *Eutomostethus luteiventris* (Kl.) z *Blennocampinae*, minujący liście *Juncus* (*Monocotyledones*). Inne gatunki tego rodzaju żerują na *Gramineae* lub *Cyperaceae*. Również w tym przypadku rozwój specjalizacji pokarmowej dokonywał się drogą stopniowego opanowywania pokrewnych grup żywicieli.

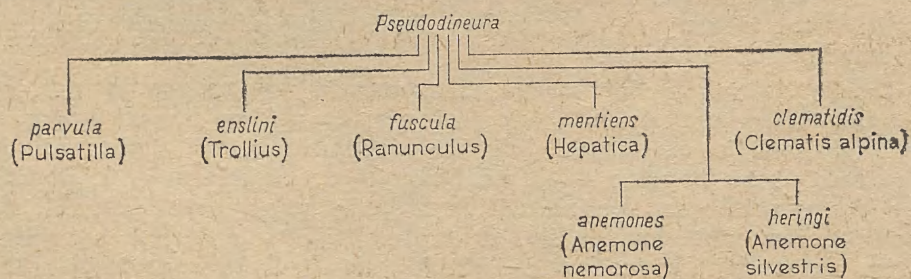
Liczba gatunków błonkówek, związanych pokarmowo z poszczególnymi taksonami *Amentiferae* jest wyższa niż w innych atakowanych grupach botanicznych. Jak już wspomniano, na *Betula* minuje 5 gatunków, na *Populus* — 3, na *Salix* — 2, na *Alnus* — 2, podczas gdy na pozostałych żywicielach występują pojedyncze gatunki minowców. Zarazem okazuje się, że z *Amentiferae* związane są pokarmowo najbardziej prymitywne gatunki jak *Scolioneura betuleti* (Kl.), *Messa nana* (Kl.), *Heterarthrus microcephalus* (Kl.), *H. nemoratus* (Fl.), *H. ochropodus* (Kl.) czy *H. vagans* (Fl.). Fakty te zdają się wskazywać, że *Amentiferae* odegrały szczególną rolę w ewolucji błonkówek minujących.

Wybiórczość pokarmową błonkówek minujących w jej początkowej fazie kształtowały głównie warunki klimatyczne i uzależniona od tych warunków dostępność żywicieli. Jak już wyżej wspomniano, były nimi głównie drzewa z *Amentiferae*: brzoza, wierzba, olcha. Dal-

sza ewolucja przebiegała drogą stopniowego opanowywania różnych spokrewnionych rodzajów w obrębie *Amentiferae* a także *Rosaceae* i *Ranunculaceae*. Izolacja pokarmowa stwarzała warunki do różnicowania się gatunków. Proces ten, jak się wydaje, miał charakter tej samej prawidłowości, jaką dostrzeżono już w wybiórczości pokarmowej *Agromyzidae* [2, 4] a mianowicie: „Spokrewnione gatunki minowców żerują na spokrewnionych zwykle, lecz odrębnych gatunkach żywicieli, podczas gdy na tych samych żywicielach żerują gatunki bliżej nie spokrewnione”. W przypadku błonkówek minujących fakt ten znajduje odzwierciedlenie w ich układzie systematycznym. Na przykład gatunki minujące na brzozie należą do 5 różnych rodzajów: *Heterarthrus*, *Scolioneura*, *Messa*, *Fenusa* i *Profenusa*. Równolegle na *Alnus*, *Salix*, *Populus* i *Quercus* minują odrębne, choć spokrewnione gatunki tychże rodzajów, co ilustruje poniższe zestawienie:

<i>Betula</i>	<i>Alnus</i>	<i>Salix</i>	<i>Populus</i>	<i>Quercus</i>
<i>Heterarthrus</i>	H.	H.	H.	
<i>nemoratus</i>	<i>vagens</i>	<i>microcephalus</i>	<i>ochropodus</i>	—
<i>Fenusa</i>	F.	—	—	—
<i>pusilla</i>	<i>dohrni</i>			
<i>Messa</i>	—	M.	<i>M. glaucopis</i> ,	—
<i>nana</i>		<i>wuestneii</i>	<i>M. hortulana</i>	
<i>Profenusa</i>	—	—	—	<i>P. pygmaea</i>
<i>thomsoni</i>				
<i>Scolioneura</i>	—	—	—	—
<i>betuleti</i>				

Analogicznie, odrębne lecz bliskie sobie gatunki z rodzaju *Pseudodineura* minują liście odrębnych, choć spokrewnionych gatunków w rodzinie *Ranunculaceae*:



Ranunculaceae cechuje wysoki stopień zróżnicowania białek, co znalazło odbicie w wybiórczości pokarmowej błonkówek; przy tym gatunki żyjące na rodzajach *Clematis* i *Anemone* są ścisłymi monofagami — żyjące na pozostałych, zresztą blisko wzajemnie spokrewnionych rodzajach, mają co najmniej 2 żywicieli w obrębie danego rodzaju botanicznego. Ujawnia się tu jeszcze jedna dość charakte-

rystyczna cecha błonkówek minujących, a mianowicie ich wysoka specyficzność, widoczna szczególnie w omówionym rodzaju *Pseudodineura*.

Gatunki żerujące na *Rosaceae* (*Metallus*, *Fenella*) atakują spokrewnione gatunki w obrębie tylko jednej podrodziny *Roseidae*. Gatunki rodzaju *Fenella*, które przejawiają najwięcej cech progresywnych zarówno w morfologii imago, jak i larw (drobne wymiary ciała, redukcja kończyn odbytowych u larw i in.), a w bionomii — wielopokoleniowość, są prawdopodobnie filogenetycznie młodsze od pozostałych. W tym też rodzaju pojawia się jedyny przypadek oligofagizmu, co również należy uważać za cechę progresywną, otwierającą szersze możliwości adaptacyjne i zasięgowe. Jednakże gatunek ten (*F. nigrita* Westw.) również nie atakuje dowolnych gatunków botanicznych z *Rosaceae*, lecz tylko blisko spokrewnione w obrębie jednej podrodziny — *Roseidae*.

Natomiast gatunki z tego samego rodzaju minujące na tym samym gatunku żywiciela (lub grupie żywicieli) nie są ze sobą bezpośrednio spokrewnione. Wskazują na to różnice ich zasięgów (tabela 1).

Tabela 1

Zasięgi geograficzne gatunków zastępczych

Gatunek	Żywiciele	Zasięgi
<i>Heterarthrus aceris</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i> *	pn., środk. Europa
<i>H. leucomelus</i>	<i>A. platanoides</i> , <i>A. campestre</i>	— środk. Europa
<i>Metallus albipes</i>	<i>A. campestre</i>	W. Brytania, pd. Szwecja, ok. Moskwy; Japonia
	<i>Rubus</i>	Europa; Mała Azja
<i>M. pumilus</i>	<i>Rubus</i>	Europa
<i>Messa glaucopis</i>	<i>Populus tremula</i> *, <i>P. nigra</i>	środk., pd. Europa; Azja Środk.
<i>M. hortulana</i>	<i>Populus nigra</i>	Szwecja, Szkocja, Szwajcaria
<i>Fenella monilicornis</i>	<i>Geranium</i>	
<i>F. minuta</i>	<i>Geranium</i>	środk., pd. Europa; Azja Środk.

Gatunki wymieniane jako pierwsze w danym rodzaju reprezentują element o zasięgu północnym. Gatunki wymienione jako drugie mają zasięg bardziej południowy, a 3 ostatnie występują również w Azji. Przedniej lub Środkowej. Mamy tu do czynienia z grupą wikariantów biotycznych, o różnym pochodzeniu, które opanowały te same, lub blisko spokrewnione gatunki żywicielskie na różnych obszarach i dlatego nie są ze sobą bezpośrednio spokrewnione. Zasięgi tych gatunków aktualnie zachodzą częściowo na siebie, co jest prawdopodobnie zjawiskiem wtórnym. Różnice w preferencji pokarmowej par gatunków żyjących na klonie i topoli wskazują, że aktualny główny* żywiciel był prawdopodobnie żywicielem pierwotnym danego gatunku.

W ewolucji błonkówek minujących dominuje zatem model specjacji sympatrycznej uwarunkowanej izolacją pokarmową, prowadzącą do zahamowania przepływu genów, co stwarza warunki różnicowania się izolowanych form. Równolegle, choć znacznie rzadziej zachodzi w tej grupie specjacja allopatryczna.

LITERATURA

- [1] Beiger M. — *Rozwój specjalizacji pokarmowej u minowców*, Przegl. Zool., 11, 3: 268—272, 1967.
- [2] Beiger M. — *Niektóre prawidłowości w ewolucji Agromyzidae (Diptera)*, Kosmos, ser. A, 26, 5: 463—467, 1977.
- [3] Hering E. M. — *Biology of the leaf miners*, 's-Gravenhage, 420, 1951.
- [4] Nowakowski J. T. — *Wstęp do rewizji systematycznej rodziny Agromyzidae (Diptera) z uwagami na temat wybiórczości tych muchówek*, Annal. Zool., 20, 8: 76—183, 1962.
- [5] Środoń A. — *Zarys historii rozwoju szaty roślinnej w późnym glacie i postglacie*, w: Szata roślinna Polski, 1: 513—543, 1959.

PROBLEMY OCHRONY ZWIERZĄT KRĘGOWYCH W POLSCE

Większość strat w faunie naszej planety spowodowanych zostało pośrednią lub bezpośrednią działalnością człowieka.

Według szacunkowych ocen, od pierwszego roku naszej ery do 1944 r. wyginęło 106 gatunków i podgatunków ssaków, 139 gatunków i podgatunków ptaków, 20 gatunków żółwi, kilka gatunków węży [10].

Proces ten nasilił się od XIX w., gdy burzliwy rozwój przemysłu spowodował postępującą degradację naturalnego środowiska. W tym też czasie skryształizowała się idea ochrony przyrody, jako ciąg świadomych działań zmierzających do zachowania ginących form fauny. W okresie minionych 150 lat zmieniały się kolejno cele tej działalności.

Początkowo ochrona przyrody miała charakter głównie konserwatorski, zmierzający do zachowania osobliwości przyrodniczych (np. starych drzew, okazów przyrody nieożywionej). Nieco później powstało pojęcie ochrony gatunkowej.

Następnym etapem był okres idei kształtowania krajobrazu w sposób jak najmniej kolidujący z układem naturalnym.

Współczesna koncepcja ochrony przyrody mieści się w definicji pojęcia „ekorozwój”. Sformułowane ono zostało na drugiej sesji Rady Zarządzającej Programu Środowiskowego ONZ (UNEP).

Ekorozwój oznacza taki przebieg rozwoju gospodarczego, który nie naruszałby w sposób nieodwracalny środowiska życia człowieka i nie prowadził do degradacji biosfery; godziłby więc prawa przyrody, ekonomii, nauki i kultury [13].

Jak dotąd, nie udało się powstrzymać procesu wymierania gatunków. Działania zmierzające do ocalenia jak największej ich ilości prowadzone są przez szereg organizacji międzynarodowych, jak World Wildlife Fund (WWF) czy International Society for the Protection of Animals (ISPA). W skali ogólnosiwiatowej podjęto realizację szeregu akcji i programów zapobiegawczych, koordynowanych przez Międzynarodową Unię Ochrony Przyrody i jej Zasobów (IUCN) bądź przez UNESCO. Przykładami takich akcji są:

- projekt MAR ochrony wybranych obszarów wodno-błotnych,
- program MaB „Człowiek i biosfera”.

Kompleksowo rozumiana ochrona fauny wg Głowacińskiego [4] sprowadza się do poznania odpowiedzi na następujące pytania:

1. Jaki jest skład ilościowy i jakościowy fauny?
2. Czy w obrębie gatunku następują zmiany liczebności, jaki one mają charakter?
3. Jakie czynniki wywołują te zmiany?

Na podstawie znajomości tych trzech zagadnień mogą być podejmowane skuteczne działania zmierzające do zachowania taksonu.

Ilościowej i jakościowej oceny stanu fauny Polski oraz badań nad trendami populacyjnymi dokonano w Zakładzie Ochrony Przyrody i Zasobów Naturalnych PAN [4]. W skrócie przedstawia się ona następująco:

SSAKI

Obecnie występują w Polsce 93 gatunki ssaków. Rozsiedlenie ich zbadane jest bardzo nierównomiernie. Najpełniejsze informacje dotyczą ssaków łownych, corocznie inwentaryzowanych. Pełna kontrola jest zachowana tylko nad populacją zebra.

Z drobnych ssaków bliżej opisano jedynie niektóre rzadkie gatunki, takie jak: bóbr (*Castor fiber*), suseł moregowany (*Citellus citellus*), perełkowiec (*C. suslicus*), ryjówka górską (*Sorex alpinus*) i niektóre nietoperze.

Wśród krajowych ssaków najbardziej zagrożone są nietoperze. Wszystkie 21 gatunków tego rzędu wykazuje spadek liczebności. Trzy gatunki nietoperzy są ginące: nocek Bechsteina (*Myotis bechsteini*), nocek orzęsiony (*Myotis emarginatus*) i nocek Brandta (*M. brandtii*), pozostałe 18 — są silnie zagrożone.

Równie krytyczna sytuacja jest wśród krajowych mięsożernych: 7 z 14 gatunków wykazuje wyraźny spadek liczebności. Duże drapieżniki, takie jak niedźwiedź brunatny (*Ursus arctos*), wilk (*Canis lupus*), ryś (*Lynx lynx*), wydra (*Lutra lutra*) czy żbik (*Felis silvestris*) są zaliczane do gatunków ginących nie tylko w Polsce, ale i w całej Europie.

W rzędach owadożernych i parzystokopytnych nie ma gatunków ginących, mimo iż dla szeregu zwierząt tych grup wykazano spadek liczebności.

Wzrost stanu populacji zanotowano u 21 gatunków ssaków. Grupę tę stanowią gatunki łowne, otoczone opieką człowieka i sztucznie zasilane, a także niektóre drobne gryzonie.

PTAKI

Stanowią one najliczniejszą gromadę kręgowców w faunie Polski — wraz z ptakami zalatującymi — 360 gatunków.

Do tej pory w skali całego kraju poznano dokładnie liczebność tylko kilkunastu gatunków. Pod względem składu jakościowego awifauny przebadano tylko 0,02% powierzchni kraju [14]. Niedostatecz-

nie poznane pod tym kątem są lasy górskie i część pn. Polski [14]. Wielkość populacji szeregu gatunków o niskiej liczebności i dużych arealach osobniczych, lub gnieźdzących się w trudno dostępnych miejscach, jest często nieznana.

W Polsce występują gatunki skrajnie nieliczne jak i bardzo liczne. Nie występuje natomiast ani jeden gatunek ptaka o liczebności masowej, ponad 10 mln osobników.

Trendy populacyjne u poszczególnych gatunków ptaków należą do zagadnień niedostatecznie poznanych. Nieznane są zmiany liczebne 189 gatunków ptaków, a więc ok. 53%.

Gwałtownie maleją krajowe populacje ptaków drapieżnych, sówowatych, siewkowatych i kuraków. Z drapieżnych — określono liczebność 16 gatunków (rząd ten liczy 31 gat.) — w tym ujemne zmiany stwierdzono u 14. Dla sówowatych, na 13 krajowych gatunków przebadano 8, spadek liczebności stwierdzono u 7. U kuraków, na 6 znanych gatunków polskich, 5 wykazuje spadek liczebności.

GADY

W Polsce gady są najmniejszą gromadą kregowców, reprezentowaną przez 9 gatunków, 6 z nich zasiedla 2/3 powierzchni kraju. Pozostałe 3 występują lokalnie. Są to: żółw błotny (*Emys orbicularis*), wąż Eskulapa (*Elaphe longissima*), i jaszczurka zielona (*Lacerta viridis*).

Liczebność żółwia błotnego na żadnym ze znanych stanowisk nie przekracza 20 osobników. Nie spotyka się także młodych żółwi, co może świadczyć o regresie tego gatunku na ziemiach Polski. Związane jest to z degradacją środowisk wodno-błotnych. O natężeniu tego procesu świadczy fakt, że jeszcze 50 lat temu żółw ten był pospolity na terenie całego kraju, a dziś jest gatunkiem ginącym.

Podobnie wygląda sytuacja węża Eskulapa. Aktualnie znany jest on tylko z Bieszczadów; przed 100 laty występował na Wyżynie Krakowsko-Częstochowskiej, a po drugiej wojnie światowej — jeszcze na Zamojszczyźnie.

W związku ze zwiększeniem się w polskich lasach obszarów zrębów i młodników, rośnie powierzchnia siedlisk preferowanych przez gady. Jednak równocześnie nasila się presja czynników negatywnych, głównie chemizacji środowiska.

Zmiany herpetofauny są więc wypadkową tych dwu przeciwstawnych procesów. Nie określono jednak, w jakim stopniu wzrost powierzchni siedlisk rekompensuje straty wynikłe z ich degradacji.

PLĄZY

Lista polskich płazów zawiera 18 gatunków. Według szacunkowych ocen, liczebność 13 z nich mieści się w kategoriach powyżej 100 tys. osobników. Za nieliczny uznano tylko jeden gatunek — salamandkę plamistą (*Salamandra salamandra*).

W skali kraju nie badano kompleksowo zmian liczebności gatunków, natomiast istnieją informacje mówiące o spadku liczby osobników w populacjach lokalnych; np. w Puszczy Niepołomickiej zagęszczenie płazów zmniejszyło się o 80% w porównaniu ze stanem sprzed lat kilkunastu.

Na stan populacji polskich płazów wpływa degradacja ich siedlisk. Osuszanie bagien, melioracje, regulacja rzek, likwidacja małych zbiorników wodnych pozbawia płazy możliwości rozrodu.

Nie wykazano w Polsce ani jednego gatunku płaza, który zwiększył ostatnio swą liczebność.

RYBY KRĄGLOUSTE

Ichtiofauna Polski liczy 113 gatunki. Pod silną presją czynników antropogenicznych jest 80% naszych gatunków. Wszystkie biotopy wodne kraju są silnie zmienione i zagrożone całkowitą degradacją.

Warunki sprzyjające wzrostowi populacji udało się zapewnić lokalnie tylko 6 gatunkom hodowlanym. Są to wyłącznie gatunki stacjonarne. Do grupy tej należą m.in.: troć jeziorna (*Salmo trutta m. lacustris*) i sum (*Silurus glanis*).

Najsilniej zagrożone są ryby dwuśrodowiskowe i wędrowne: łosoś (*Salmo salar*) i troć wędrowna (*Salmo trutta m. trutta*). Dla nich problemem podstawowym jest dostępność rzek zlewiska Warty i Noteci oraz rzek pomorskich. Oprócz barier biologicznych i termicznych duże znaczenie jako czynniki hamujące mają stopnie wodne na rzekach. Istniejące przy nich przepławki są często wadliwie skonstruowane i nie wytwarzają prądu wabiącego.

Osiem gatunków ryb jest zagrożonych z powodu przełowienia i nieprawidłowej gospodarki rybackiej. Są to np.: sandacz (*Lucioperca lucioperca*), alosa (*Alosa alosa*), parposz (*A. fallax*). Liczebność ich nie zwiększa się mimo zabiegów ochronnych.

Krągłuste są najsłabiej poznaną gromadą krajowych krągłowców. W Polsce występuje 5 gatunków minogów. Żaden z nich nie podlega ochronie. Trzy z nich są dość pospolite, natomiast 2 pozostałe — występują lokalnie i nielicznie.

PRZYCZYNY ZMIAN IŁOŚCIOWYCH

W warunkach silnej presji antropogenicznej na środowisko szeregu gatunków zwierząt wykazuje spadek liczebności. Istnieją jednak i takie gatunki, w których liczba osobników wzrasta bądź utrzymuje się na mniej więcej równym poziomie.

Przyczyny zróżnicowania reakcji na ten sam bodziec — degradację środowiska — próbuje wyjaśnić szereg teorii konstruowanych w oparciu o analizę różnic w charakterystykach populacji.

Według Naumowa i Nikolskiego [11] istnieją dwa typy dynamiki populacji. Pierwszy — cechuje gatunki długowieczne o rozbudowanej strukturze wiekowej stada i niskiej, stałej śmiertelności. Należą tu duże ssaki — jelen, żubr, łoś, dzik.

Drugi — jest charakterystyczny dla gatunków o krótkim cyklu życiowym, wysokiej rozrodczości i wysokiej śmiertelności. Zaliczane tu są populacje drobnych gryzoni, np. norników.

Jeziński [8] nazwał powyższe rodzaje dynamiki odpowiednio strukturo pochodnym i środowiskopochodnym. Według tego autora, gatunki „środowiskopochodne” są bardziej wrażliwe na degradujące siedlisko zmiany w środowisku niż gatunki „strukturo pochodne”.

Graczyk [5, 7] uważa, że istotą przystosowania się gatunku do życia w silnie zmienionych biocenozach jest jego zdolność do mikroewolucji. Polega ona na takich zmianach cech eto-ekologicznych osobników, które umożliwią prawidłowe funkcjonowanie populacji w środowisku przekształconym przez człowieka.

W obecnych warunkach istnieją gatunki, które wytworzyły już takie populacje, np. żubr, bocian, łabędź niemy [5]. Po czasowym regresie zwiększają one swą liczebność.

Drop, głuszczenie czy cietrzew to przykłady gatunków o „konserwatywnych” cechach eto-ekologicznych, uniemożliwiających im egzystencję w środowiskach narażonych na stałą penetrację człowieka. Mimo intensywnych zabiegów ochronnych liczebność tych zwierząt ciągle spada.

Poszczególne przejawy działalności ludzkiej są w różnym stopniu odpowiedzialne za degradację siedlisk fauny. Różne jest także ich znaczenie w stosunku do zwierząt z kolejnych gromad.

Według Głowacińskiego [4] najszerze ujemne działanie na faunę wywiera chemizacja środowiska. Jej ujemny wpływ wykazano w stosunku do 176 gatunków kręgowców i licznych bezkręgowców.

Na drugim miejscu, wg tego autora, należy postawić melioracje osuszające oraz regulacje rzek — spowodowały one zmniejszenie liczebności u 133 gatunków kręgowców i 109 gatunków bezkręgowców. Do czynników o równie szerokim stopniu oddziaływania zaliczane są także: mechanizacja prac rolnych i leśnych, zakładanie monokultur, usuwanie starych drzewostanów.

Rozpatrując sytuację na poziomie gromad, Głowaciński uznaje, że:

- czynnikami najbardziej ograniczającymi populacje ssaków są mechanizacja prac rolnych i leśnych, chemizacja środowiska, zakładanie monokultur leśnych i rolnych,

- dla gromady ptaków największe znaczenie mają działania degradujące siedliska wodno-błotne — melioracje, regulacja rzek, zanieczyszczenie wód ściekami olejowymi,

- dla gadów najgroźniejsza jest chemizacja środowiska i odłów w celach hodowlanych,

- dla płazów — likwidacja małych zbiorników wodnych i zabiegi melioracyjne,

- ryby zagrożone są zanieczyszczeniem środowiska wodnego ściekami komunalnymi i przemysłowymi.

MOŻLIWOŚCI OCHRONY FAUNY POLSKI

Wyróżnić można bierne i aktywne sposoby ochrony fauny. Do sposobów biernych zaliczamy: prawną ochronę gatunkową i prawną ochronę siedliska. Do sposobów czynnych — hodowlę osobników

z zagrożonych gatunków z docelowym wypuszczaniem na wolność, oraz wszelkie działania związane z czasowo niekorzystnymi warunkami panującymi na danym terenie, np. dokarmianie zimą, tępienie zdziczałych psów i kotów, walka z kłusownictwem.

1. PRAWNA OCHRONA GATUNKOWA

Na mocy obowiązujących przepisów prawnych ochronie całkowitej podlegają w Polsce 364 gatunki kręgowców [4]. Ochronie częściowej, opartej na prawie łowieckim i rybackim podlega 95 gatunków.

Pewne zwierzęta, jak np. niedźwiedź brunatny, bóbr czy kozica zawdzięczają swe ocalenie m.in. w odpowiednim czasie i w odpowiedniej formie ustalonym przepisom prawnym. Jednak w polskim prawodawstwie jest wiele zagadnień kontrowersyjnych, jak wyłączenie spod ochrony karpackiej populacji wilka, stanowiącej 65% stanu krajowego, czy zezwolenie na odstrzał kaczorów wszystkich gatunków w okresie lęgowym.

W większości wypadków stosowanie tylko gatunkowej ochrony prawnej jest niewystarczające. Klasycznym przykładem jej nieskuteczności jest przypadek bielika, którego populacja w Polsce gwałtownie maleje, mimo ścisłej od lat ochrony [3].

Głównego zagrożenia dla tego ptaka nie stanowią myśliwi, ale chemiczne skażenie środowiska, zwłaszcza związkami o długim okresie trwałości, np. DDT, PCB.

Działanie ich na organizm ptaka polega nie tylko na powodowaniu wzrostu śmiertelności w wyniku zatrucia. Kumulacja ich w organizmie powoduje, zmniejszenie grubości skorupki znoszonych jaj, śmierć zarodków, zaburzenia w rozwoju piskląt. Ogólnie więc obniżają tempo reprodukcji gatunku, przez co wyrównanie strat populacyjnych spowodowanych zwiększoną śmiertelnością staje się niemożliwe [3].

Ochrona gatunkowa spełniać więc może rolę pomocniczą przy zastosowaniu innych metod.

2. PRAWNA OCHRONA SIEDLISK

Koncepcja ochrony siedlisk realizowana jest przez tworzenie rezerwatów i parków narodowych.

Powierzchnia naszych parków narodowych zajmuje 0,4% powierzchni kraju, stanowi to ok. 125 tys. ha. Dla porównania przytoczę dane dla innych państw [2]:

USA — 0,58% pow. kraju,

W. Brytania — 5,57% pow. kraju,

Czechosłowacja — 1,25% pow. kraju.

Do roku 1985 projektuje się poszerzenie sieci naszych parków narodowych o 4 nowe jednostki: Biebrzański, Szczeciński, Wigierski i Poleski Park Narodowy. Planuje się także powiększenie powierzchni niektórych parków już istniejących: Babiogórskiego, Pienińskiego, Bieszczadzkiego i Ojcowskiego.

W przypadku zrealizowania tego programu, powierzchnia naszych parków narodowych powiększyłaby się do 176,5 tys. ha; stanowiłoby to ok. 0,56% powierzchni kraju.

Obszary prawnie chronione nie są jednak wyizolowane z krajobrazu. Głównym problemem dla nich jest wpływ zanieczyszczeń z atmosfery, a także spływ skażonych ściekami wód. Dotyczy to szczególnie parków usytuowanych niedaleko aglomeracji miejskich i terenów silnie uprzemysłowionych, jak np. Ojcowski i Wielkopolski.

Jak dotąd, względy ekonomiczne miały przewagę nad racjami ochrony przyrody. I tak powstała linia kolejowa przez Roztoczański Park Narodowy, powstaje zbiornik retencyjny na Dunajcu. Planowana jest także budowa odkrywkowej kopalni węgla brunatnego niedaleko granic Wielkopolskiego Parku Narodowego [1]. Związane z kopalnictwem odkrywkowym odwodnienie terenu oraz uruchomienie głębinowych wód zasolonych może spowodować tak wielkie zmiany w środowisku, że utrzymywanie tego terenu jako wartościowego przyrodniczo przestanie być celowe [1].

Degradację siedlisk zwierząt powstrzymać mogą tylko kompleksowo rozumiane działania w zakresie ochrony środowiska.

W naszych warunkach podstawowym czynnikiem ograniczającym skuteczność tych działań jest osobne traktowanie w przemyśle i nauce technologii związanych z produkcją i z ochroną środowiska [9].

3. HODOWLA I WPROWADZANIE ZWIERZĄT DO NATURALNYCH SIEDLISK

Jak dotąd jedynym sukcesem tej metody w Polsce jest restytucja zubra. Populacja jego w kraju przekroczyła już stopień pojemności siedlisk naturalnych i będzie sztucznie ograniczana.

Z dużych ssaków łownych liczebność swą wydatnie zwiększył także łos. Zwiększenie liczebności losia jest przez niektórych autorów [12] tłumaczone zmianami eto-ekologicznymi w populacji, w wyniku których łos już od 150 lat rozszerza swój areal.

Ostatnio, w związku z gwałtownym spadkiem liczebności w populacji dropia, cietrzewia, jarząbka i głuszca, podejmowane są próby hodowli tych ptaków i rozmnażania ich w niewoli [6].

Cechą charakterystyczną tych gatunków jest silnie zaznaczona antropofobia. Przypuszcza się, że jest ona w dużym stopniu odpowiedzialna za zmniejszanie się liczby tych ptaków, gdyż są one coraz częściej niepokojone przez człowieka.

Próby hodowli polegają na dążeniu do uzyskania ptaków odznaczających się mniejszą antropofobią i zdolnych do życia w środowisku przekształconym przez człowieka.

Podsumowując można stwierdzić, że żaden z podanych wyżej sposobów ochrony stosowany samodzielnie nie powoduje zahamowania spadku liczebności w populacjach zwierzęcych. Na zabiegi czysto zachowawcze jest bowiem już często za późno. Można natomiast kierować dalszym rozwojem gospodarczym tak, aby nie naruszać w sposób nieodwracalny środowiska.

LITERATURA

- [1] Banaszak, Kasprzak K. — O problemach Wielkopolskiego Parku Narodowego. *Chrońmy Przyr. Ojcz.* 36 (6): 14—30, 1980.

- [2] Buchwald K., Engelhardt W. — *Kształtowanie krajobrazu a ochrona przyrody*. PWRiL W-wa, 1975.
- [3] Cieślak M. — *Europejska populacja bielika *Haliaeetus albicilla* (L., 1758). Stan i zagrożenie*. Przegl. Zool. 24 (4): 489—502, 1980.
- [4] Głowaciński Z. i in. — *Stan fauny kręgowców i wybranych bezkręgowców Polski — wykaz gatunków, ich występowanie, zagrożenie i status ochronny*. Studia Naturae ser. A nr 21, 1980.
- [5] Graczyk R. — *Współczesne problemy ochrony i restytucji niektórych gatunków ptaków i ssaków leśnych*. Referaty AR Poznań: Gospodarka leśna i drzewna na tle nowoczesnej ochrony środowiska 14—17, 1975.
- [6] Graczyk R. — *Zucht und Wiedereinbürgerung vom Aussterben bedrohter Vögel und Säuger in der V. R. Polen*. DBV — Verlag, 1977.
- [7] Graczyk R. (w druku): *Ecological and ethological aspects of the synanthropization of birds*. Memorabilia Zool. 37.
- [8] Jezierski W. — *Zastosowanie teorii populacji w łowiectwie*. PWN, 1977.
- [9] Juda J. — *Ochrona powietrza — program badań*. Problemy 2: 2—5, 1981.
- [10] Leńkowa A. — *Ochrona przyrody w: Biologia XX w.*: 530—542, 1971.
- [11] Naumov N. P., Nikolskij W. G. — *O niekotorych obszczich zakonomiernostiach dinamiki populacji životnych*. Zool. Ž: 1132—1139, 1962.
- [12] Nowak E. — *O rozprzestrzenianiu się zwierząt i jego przyczynach*. Zesz. Nauk. Inst. Ekol. PAN nr 3, 1971.
- [13] Simmons I. G. — *Ekologia zasobów naturalnych*. PWN, 1979.
- [14] Tomiałojć L. — *Postępy badań ilościowych nad ptakami w Polsce*. Przegl. Zool. 21 (3): 244—252, 1977.

DYSKUSJA I KRYTYKA

W SPRAWIE RECENZJI KSIĄŻKI „HISTORIA ŻYCIA”

W trzecim numerze „Kosmosu” z 1980 r. Prof. Z. Kielan-Jaworowska bardzo negatywnie oceniła książkę McAlester’a „Historia życia”, której tłumaczenie polskie ukazało się nakładem PWN w 1979 r. w serii „Biblioteka Nauk o Ziemi”.

W odpowiedzi na postawione mi w tej recenzji pytanie odpowiadam: zgadzam się, że nie ma powodu do entuzjazmu. Tym bardziej łatwo mi się z tym zgodzić, że nigdy entuzjazmu dla tej książki nie wykazywałem i nie ma go też w mojej recenzji tej książki, opublikowanej w czasopiśmie „Wszechświat”. Oceniając pozytywnie ukazanie się „Historii życia” wskazywałem na wiele niedociągnięć (przynajmniej, że mniej ich zauważyłem niż Prof. Z. Kielan-Jaworowska) pisząc również, że warto by było uwzględnić w tłumaczeniu także nowe wyniki badań.

Mimo znanych mi błędów i niedociągnięć uważam całą „Bibliotekę Nauk o Ziemi” za pożyteczne przedsięwzięcie PWN, jakkolwiek spóźnione o kilka lat. W piśmiennictwie polskim odczuwa się bowiem wyraźny niedosyt popularnych pozycji traktujących o naukach geologicznych, które w ostatnim okresie przechodzą burzliwy rozwój i budzą zainteresowanie szerszych kręgów społeczeństwa, nie tylko profesjonalistów.

Paradoksalny jest przy tym fakt, że te popularne, częściowo już zdezaktualizowane książki zawierają na ogół jednak nowsze dane niż polski student nauk geologicznych może znaleźć w wydawanych nowych podręcznikach. Kto za to odpowiada?

Józef Wieczorek

Budowa Geologiczna Polski. Tom III. Atlas skamieniałości przewodnich i charakterystycznych. Część 2a. Mezozoik. Trias. Pod redakcją naukową Lidii Malinowskiej. Wydawnictwa Geologiczne, Warszawa 1979, stron 286, cena 60 zł.

Czytelnik, któremu wpadnie do ręki tom „Budowy Geologicznej Polski” omawiany w niniejszej recenzji, będzie nieco zdezorientowany. Sądząc z liczby tytułów, podtytułów i numerów podanych na stronie tytułowej książki „Atlas skamieniałości przewodnich i charakterystycznych” jest częścią dużego wielotomowego dzieła „Budowa Geologiczna Polski”. Jednakże w książce nie podano, jak to jest powszechnie w zwyczaju w tego typu wielotomowych opracowaniach, spisu co ma zawierać całość dzieła „Budowa Geologiczna Polski”, jakie tomy już się ukazały, jakie są zaplanowane i jaką część tego dzieła stanowi „Atlas skamieniałości przewodnich i charakterystycznych, Mezozoik, Trias”. Nie jest jasne, czy III t. „Budowy Geologicznej Polski” ma być cały poświęcony „Atlasowi skamieniałości” i wszystkie części „Atlasu” będą należały do III t., czy też III t. poświęcony jest erze mezozoicznej, a jedynie jego część stanowi „Atlas skamieniałości, Mezozoik”. Miejmy nadzieję, że w przyszłości to niedociągnięcie wydawnicze zostanie naprawione i otrzymamy jasny obraz zakresu wydawanego dzieła.

Recenzowana książka jest pierwszym tomem „Atlasu skamieniałości”, jaki dotychczas ukazał się drukiem. Ze wstępu dowiadujemy się, że „Atlas” ten jest kontynuacją „Katalogu skamieniałości”, czy jednak „Katalog” był również częścią dzieła „Budowa Geologiczna Polski”, ze wstępu nie wynika.

„Atlas” jest pierwszym tego typu opracowaniem, jakie ukazuje się w języku polskim. Większość prac paleontologicznych (szczególnie dotyczących triasu) opublikowanych zarówno przed pierwszą i drugą wojną, jak i po wojnie, dotyczących skamieniałości Polski ukazywała się głównie w językach obcych. Tak więc geologom, którzy pragną wstępnie zapoznać się z fauną i florą jakiegoś okresu geologicznego bądź wstępnie oznaczyć zebrane skamieniałości, czy też amatorom-paleontologom trudno jest zebrać obszerną literaturę obcojęzyczną, rozproszoną po wielu specjalistycznych czasopismach. „Atlas skamieniałości” pomyślany został jako uzupełnienie tej luki w literaturze paleontologicznej Polski. Ale redakcja „Atlasu” postawiła przed sobą bardziej ambitne cele. We wstępie czytamy: „Takie syntetyczne ujęcie fauny i flory ma wielkie znaczenie dla dokumentacji dotychczas stosowanych podziałów biostratygraficznych w Polsce, daje możliwość przeprowadzenia korelacji faunistycznych i florystycznych z krajami europejskimi, pozwala na prześledzenie migracji fauny i stwarza podstawy do przedstawienia paleoekologii, paleozoo- i paleofitogeografii”.

Tak więc „Atlas” w założeniu spełniać miał poważną rolę dydaktyczną, informacyjną i syntetyczną. Jest to rodzaj podręcznika. Aby mógł taką rolę spełniać, poszczególne opracowania winny być wykonane szczególnie starannie, tak z punktu widzenia doboru opisywanych gatunków, przyjętej terminologii, jak i wniosków paleogeograficznych, paleoekologicznych i stratygraficznych. Niestety, już wstępne zapoznanie się z recenzowaną książką wykazuje, że tom ten nie może w chwili obecnej odegrać poważnej roli dydaktycznej,

informacyjnej czy syntetycznej. Książka naszpikowana jest złą, nie istniejącą w języku polskim, dziwaczną terminologią anatomiczną, pełna naiwnych stwierdzeń dotyczących paleoekologii i niekonsekwencji w podziale stratygraficznym. Niejasne pozostają też kryteria doboru gatunków opisywanych w „Atlasie”.

Przyjrzyjmy się wpiętej terminologii. Co np. oznacza termin „skrzydła” lub „brzeg czołowy” w opisach ramienionogów? Również niejasne lub momentami wręcz fałszywe są z powodu terminologii i nieprecyzyjnych sformułowań opisy liliowców. Co to jest np. płytka kolumnowa i płytki auxilliarne; od kiedy to opisywane liliowce mają 10 ramion? Ponadto szkoda, że tak mało miejsca poświęcono opisom członów łodygi liliowców. Są one w przeciwieństwie do kielichów bardzo pospolite, a na podstawie „Atlasu” nikt ich nie będzie w stanie oznaczyć. W opisach strzykw rażąco jest używanie terminów felga i szprycha — czemu nie np. listwa i promień?

Równie podstawową sprawą są korelacje stratygraficzne. I tak korelacja biostratygraficzna triasu Polski przedstawiona jest w tabeli I, a podane tam informacje nie zgadzają się z korelacjami z innych tabel poza tabelą XI. Które więc są prawdziwe? Wątpliwości rodzą się także w związku z użyciem nazw jednostek litostratygraficznych alpejskich na oznaczenie jednostek ta-trzańskich. Postępowanie takie nie wydaje się uzasadnione.

Wiele zastrzeżeń budzą rozważania paleoekologiczne i sedymentologiczne. Niczym nie uzasadnione lub zgoła fałszywe są takie rozważania dotyczące gigantyzmu u ramienionogów *Inarticulata*, szybkość zachodzenia przystosowań u małży, karłowatych form ślimaków czy o symbiozie liliowca *Dadocrinus* i węzowidła *Aspidura* (ponieważ były znajdowane razem) — to kilka przykładów z dziedziny paleoekologii. Z rozważań sedymentologicznych wątpliwości budzą zdania o roli prądów dennych w przenoszeniu skorup ceratytów, czy przekątnym warstwowaniu osadów wywołanym „ruchem wody poddanej działalności wiatru” i głębokości detrytusów glonów *Dasycladaceae* oraz powstawania stromatolitów z nimi współwystępujących. Podobnych przykładów można podać więcej.

Ważną sprawą jest dobór gatunków opisanych w „Atlasie”. Zdaję sobie sprawę, że decyzje mogą być trudne i dyskusyjne, lecz można było podać kryteria doboru, co pozwoliłoby zrozumieć motywów takiego a nie innego zestawu opisanych taksonów. W „Atlasie” pominięto np. liczne gatunki otwor-nic i megaspor. W tym ostatnim przypadku powstaje wrażenie, jak gdyby w dolnym triasie Polski megaspor w ogóle nie było.

Jeszcze jednym godnym poruszenia zagadnieniem jest sposób podawania miejsc występowania gatunków poza Polską. W większości wypadków jest on nieprecyzyjny, podaje się np. ZSRR, a przecież z paleogeograficznego punktu widzenia ważne jest, czy dany gatunek znany jest z okolic Moskwy czy Kamczatki.

Sądję, że większości błędów można by uniknąć, gdyby poszczególne rozdziały książki, przed oddaniem do druku, przekazane były specjalistom do recenzji. Mimo to wydaje się, iż po usunięciu błędów w przyszłości książka może stać się cenną pozycją naszej literatury paleontologicznej.

O gospodarowaniu biosferą

Drugi kolejny numer czasopisma UNESCO — Impact¹, poświęcony jest sprawom zarządzania bądź gospodarowania biosferą naszej planety. Tematyka jego koncentruje się wokół problemu integracji człowieka i „systemów naturalnych”. Zeszyt ten otwiera artykuł trzech autorów: F. di Castri, M. Hadleya i J. Damlamiana badań ekologicznych w programie międzynarodowym UNESCO „Człowiek i biosfera”.

Artykuł ten zasługuje na bliższe omówienie ze względu na to, że poświęcony jest jak gdyby „filozofii” programu. Autorzy stwierdzają przede wszystkim, że istnieją dwa sprzeczne ze sobą kierunki myślenia: negowanie możliwości pogodzenia ochrony środowiska z rozwojem społeczno-ekonomicznym oraz uznanie istnienia takiej możliwości, czyli tzw. ekorozwoju. Zdaniem autorów te dwie szkoły myślenia nie wykluczają się jednak całkowicie, są w pewnym stopniu możliwe do pogodzenia. W interesująco ujętej tabeli autorzy zestawiają ze sobą następujące zasady i poglądy ekologiczne — oraz odzwierciedlające je tendencje międzynarodowej współpracy naukowej.

1. Rozbieżności przestrzenne i czasowe sytuacji przyrodniczych — należy zrozumieć, że technologie, style życia, standardowe modele rozwoju, zmierzają do ujednolicenia i mogą zburzyć systemy społeczno-kulturalne.
2. Uznanie faktu, że żywe organizmy są przystosowane do życia w zróżnicowanych warunkach lokalnych i że strategie ich przeżycia są różnorodne — popierać rozwój społeczno-ekonomiczny odpowiadający kulturom i potrzebom lokalnym.
3. Aspekt globalny problemów — konieczność łączenia badań, kształcenia, planowania i podejmowania decyzji.
4. Uwzględnianie działań długoterminowych i modyfikacji krótkoterminowych — być świadomym tego, że ujęcia wycinkowe i perspektywy planowania krótkoterminowego są niewystarczające.
5. Dane teorii ewolucji — konieczność opracowywania czynności oceniających, co implikuje wybór tendencji skutecznych oraz eliminację elementów niepożądanych lub nieskutecznych.
6. Wzajemne oddziaływanie osobników i gatunków — zmierzać do pełnego udziału społeczeństwa, planistów i uczonych miejscowych w planowaniu, podejmowaniu decyzji i wykonywaniu programów.
7. Wzajemna zależność ekosystemów — opracowywać strategie obejmujące programy, których teren zastosowania i przedmiot są komplementarne, wzajemnie uzależnione i nawzajem korzystne (np. gdy kraje dzielą się odpowiedzialnością w obrębie powiązań regionalnych).
8. Serie współzależności systemów tworzących biosferę Ziemi jako „statku kosmicznego” — poszukiwać możliwości wielostronnych skoordynowanych akcji, obejmujących współdziałanie międzyregionalne i osiągać korzyści z tych akcji.

Ogólne założenia „ekologii projektowania” autorzy ilustrują tabelami ujmującymi dotychczasową działalność w ramach programu UNESCO — MaB (944 programy badawcze w 74 krajach, 177 rezerwatów biosfery w 46 krajach,

¹ La gestion de la biosphere — 2. Impact, N 4, 1980.

system oświaty, informacja, serie raportów MaB itp.). Program MaB autorzy charakteryzują jako międzynarodowy, opierający się na podstawach narodowych. Różnorodność programów narodowych powoduje ich komplementarność, z której wynika potrzeba współpracy międzynarodowej „fundament programu międzynarodowego, takiego jak MaB”.

Złożoność problemów ochrony biosfery powoduje przy ich rozwiązywaniu konieczność integracji nauk ścisłych i przyrodniczych oraz nauk społecznych. Tezę tę autorzy ilustrują interesującym wykresem przedstawiającym zarówno etapy planowania regionalnego, jak też „poziomy” prowadzące od badań podstawowych do stosowanych, planowania, opracowania polityki i do jej stosowania. Skuteczność praktycznej realizacji wniosków wynikających z badań zależy w dużym stopniu od udziału w działaniach (ustalenie priorytetów, koncepcja badań itp.) decydentów i miejscowej ludności.

Omawiając (i ilustrując wykresami) problemy powiązania badań nad zarządzaniem zasobami w skali regionalnej i narodowej, wspominając o „Biologicznym programie międzynarodowym” (IBP), jako typowym dla epoki megabiologii, i twierdząc, że w praktyce trzeba zredukować skalę badań, autorzy wymieniają warunki konieczne dla konstruowania skutecznej współpracy międzynarodowej nowego typu. Chodzi o realizowanie projektów niezbyt kosztownych, ich lokalizację w terenie zgodnie z potrzebami narodowymi oraz zapewnienie informacji i podział odpowiedzialności w ramach sieci regionalnej i międzynarodowej. Każdy z tych warunków autorzy omawiają na przykładzie programu MaB, wyraźnie sterującym obecnie w tym kierunku. I konkludują: „Programy takie jak MaB stanowią próbę pogodzenia dialektyki uniwersalizmu nauki i specyficznych wymogów narodowych związanych z rozwojem zasobów naturalnych. Nowe modele współpracy naukowej są obecnie w stadium eksperymentu i nowe ujęcia są weryfikowane. MaB jest takim doświadczeniem, toteż wszyscy jego uczestnicy powinni być gotowi do napotkania większej skali niepowodzeń ze strony elementów indywidualnych, niż ta, której można się spodziewać w programach prowadzonych w sposób bardziej tradycyjny. Taka jest cena poszukiwania nowych i bardziej skutecznych metod współpracy naukowej”.

Artykuł kończy się apelem do uczestników programu i jego realizatorów o wyrażenie opinii na temat poruszonych w nim spraw.

Dalsze artykuły omawianego numeru *Impact* poruszają sprawy bardziej szczegółowe. J. Talbot w pracy „Bioekologia i środowisko” stwierdza, że w naszych czasach wiedza i technologia bioekologiczna obejmują dyscypliny, które dotąd nie miały powiązań z problematyką środowiska (np. antropologia, ekonomia i socjologia).

Charakter artykułu G. Halfftera oddaje dokładnie jego tytuł: „Rezerваты biosfery i parki narodowe: dwa komplementarne systemy ochrony przyrody”. Autor opiera się głównie na przykładzie realizacji polityki ochrony przyrody w Meksyku.

H. J. Schwartz, specjalista z RFN pracujący na zlecenie UNESCO w Afryce Wschodniej, omawia szczegółowo „ekologię koczowniczego systemu produkcji zwierzęcej”.

Informację o próbach zjednoczenia chemików pracujących nad substancjami naturalnymi w Azji Południowo-Wschodniej bez powołania kosztownych instytucji omawiają P. Tovivich i C. Elliott, sugerując, że metoda przez nich opracowana (sieć koordynowanych badań prowadzonych w istniejących placówkach) może znaleźć szersze zastosowanie.

Omawiając problemy wykorzystania gleb zasolonych, I. Szabolcs sugeruje konieczność opracowania nowych metod zwalczania solinacji terenów.

Inną klęskę niektórych rejonów świata, a mianowicie suszę i pustynnienie charakteryzuje D. F. Adjahossou jako „duszącą pętlę produkcji roślinnej”.

„Jutro potrzeba rolnictwa bardziej ekologicznego” stwierdza J. M. Colomboni na podstawie własnego doświadczenia zdobytego w krajach rozwijających się. Pomimo istnienia wielu instytucji (autor podaje skróty nazw 13 spośród nich) przyszłość rolnictwa w rejonach zagrożonych suszą zależy przede wszystkim od chłopów-rolników.

H. Tabor (Izrael) omawia skutecznie już czynione próby gromadzenia energii słonecznej, podając opisy różnych technologii, bilans ponoszonych przy ich stosowaniu kosztów, i wskazuje na celowość stosowania heliotechniki w krajach położonych pomiędzy $\pm 40^\circ$ szerokości geograficznej.

B. G. Eldridge w artykule „Heliotechnika i oszczędność energii” podaje przykłady stosowania heliurgii dla celów komunalnych i przemysłowych w USA.

P. Posmowski przedstawia potrzeby Indii w dziedzinie technologii i środowiska, zwraca uwagę na możliwości stosowania w tym kraju alternatywnych źródeł energii (m.in. pochodzącej z biomasy, gazu organicznego).

R. N. Khan (Indie) omawia możliwości „uzdrowienia” środowiska fizycznego, m.in. na przykładzie USA, gdzie zanieczyszczenia atmosfery i wód stale rosną, oraz Wielkiej Brytanii, gdzie wprowadzić małe zadymienie, ale rośnie zanieczyszczenie atmosfery związkami siarki. Autor konkluduje, że poprzez naukowe gospodarowanie biosferą, oparte na realnych danych informacyjnych, można mieć nadzieję na poprawę stanu rzeczy w skali narodowej, regionalnej, jako podsystemach modelu ogólnosiwiatowego.

Włodzimierz Michajłow

„Globalny raport 2000” dla prezydenta USA

Streszczenie i ocenę globalnego raportu przygotowanego przez zespół ekspertów (w tym także generalnego dyrektora Międzynarodowej Unii Ochrony Przyrody i jej Zasobów — UICN), publikuje Biuletyn UICN¹ pod tytułem „Ciemne perspektywy dla 2000 roku”.

Zdaniem pisma, w 2000 r. lata osiemdziesiąte obecnego stulecia będą wspomniane jako dobre czasy. Zgodnie z opinią autorów omawianego raportu, świat w 2000 r. będzie jeszcze bardziej przeludniony, bardziej zanieczyszczony, równowaga ekologiczna będzie mniej stabilna i łatwiejsza do naruszania niż dzisiaj.

Raport nie zawiera w gruncie rzeczy nic nowego. Znaczenie jego polega na tym, że jest obecnie na biurku prezydenta Stanów Zjednoczonych, człowieka odpowiedzialnego, co raport raz jeszcze przypomina, za „ekonomię największą w świecie”. Naród amerykański powinien więc „ustalić jako jeden z priorytetów oszacowanie w sposób pogłębiony swoją politykę zagraniczną i wewnętrzną, mając na uwadze demografię, zasoby i środowisko”.

Raport nie określa na czym polityka ta powinna polegać, ograniczając się do stwierdzenia, że kontynuowanie obecnej polityki nie wróży nic dobrego.

¹ Bulletin de l'UICN Novembre/Décembre 1980.

„Nowe inicjatywy energiczne i zdecydowane są niezbędne dla uniknięcia pogorszenia cierpień i niedostatków ludzkich, degradacji środowiska, napięcia i konfliktów międzynarodowych. Nie ma cudownych leków”. Raport wymienia nędzę, jako największego niszczyciela środowiska. Konieczne jest pobudzenie rozwoju krajów Trzeciego Świata, zwłaszcza Azji Południowej. „Na każdego dolara wzrostu dochodu narodowego na głowę w krajach rozwijających się, przewidziane jest jego powiększenie o 20 dolarów w krajach uprzemysłowionych”.

Szczególny nacisk w raporcie położony jest na konieczność ograniczenia wzrostu demograficznego. Autorzy przewidują wzrost ludności świata do 2030 r. do 10 mld. Obecnie już niewiele można zrobić dla zmniejszenia tego wzrostu do końca obecnego stulecia. Dramatyczne konsekwencje eksplozji demograficznej dadzą się najdotkliwiej odczuć w środowiskach miejskich, gdzie warunki życia ulegać będą dalszemu pogorszeniu. W roku 2000 stolica Meksyku będzie miała ponad 30 mln mieszkańców, czyli trzykrotnie więcej niż Nowy Jork. Ludność Kalkuty wzrośnie do 20 mln, Bombaj, Kair, Dżakarta i Seul osiągną 15–20 mln. Przeszło 400 miast świata będzie miało powyżej jednego miliona mieszkańców.

Walka o zasoby wskutek „kurczenia się planety” może doprowadzić do międzynarodowego napięcia i otwartych konfliktów. W raporcie czytamy m.in.: „Można przewidzieć silę konfliktów, które mogą się zdarzyć z powodu wody słodkiej, gdy się wie, że spośród 200 wielkich dorzeczy 148 podzielone jest pomiędzy dwa państwa, podczas gdy pozostałe 52 — pomiędzy 3–10 państw”.

Prezydent Carter po otrzymaniu raportu powołał grupę roboczą do opracowania problematyki zasobów i środowiska oraz ustalenia nowych priorytetów badawczych. Corocznie będzie opracowywany odnośny raport.

W piśmie czytamy: „Obecny raport z pewnością trafi do prezydenta Reagana. Interesujące, jaka będzie jego reakcja”.

W.M.

Z. Ewy — Zarys fizjologii zwierząt, PWN 1980. Wydanie piąte nie zmienione.

Podobnie jak poprzednie wydania książki Z. Ewy’ego „Zarys fizjologii zwierząt” tak i obecne piąte, zniknie bardzo szybko z półek księgarskich. Jest to bowiem bardzo wartościowy i co najważniejsze, zawierający nadal aktualne wiadomości z zakresu różnych dziedzin fizjologii zwierząt, podręcznik akademicki. O jego walorach pisano już niejednokrotnie przy okazji kolejnych wznowień, dlatego też ograniczę się tutaj tylko do przypomnienia czytelnikom niektórych, moim zdaniem, wyróżniających cech tego opracowania. Przede wszystkim w książce tej zostały przedstawione najważniejsze działy fizjologii, poczynwszy od fizjologicznych właściwości komórki, poprzez fizjologię tkanek i narządów a skończywszy na fizjologii rozrodu, a więc zagadnieniach dotyczących funkcjonowania organizmu jako całości.

Poszczególne rozdziały zostały opracowane bardzo starannie, z bogatą i pomysłowo wykonaną szatą ilustracyjną. Niezwykle cenny jest spis publikacji dostępnych w języku polskim zamieszczony na końcu każdego rozdziału. Ułatwia to bardzo studentom dalsze samodzielne poszukiwania informacji na temat różnych, interesujących ich zagadnień.

By zachęcić czytelnika do sięgnięcia po tę książkę dodam jeszcze, że jest ona napisana bardzo żywo, niemal popularnie. Pomaga ona odróżnić dobrze ugruntowaną wiedzę na temat fizjologii zwierząt od przypuszczeń i słabo jeszcze poznanych procesów życiowych. Ma charakter twórczej syntezy, której przygotowanie wymagało dużego talentu, znakomitych kwalifikacji i oczywiście dużego nakładu pracy jej Autora.

Na podkreślenie zasługuje także niezwykle staranne przygotowanie przez PWN tego wydania. Mimo dokładnego przeczytania kilku interesujących mnie rozdziałów nie udało mi się „wykryć” pomyłek czy błędów drukarskich. Dobry papier i przejrzysty układ całego opracowania sprawia, że korzystanie z tej książki staje się dużą przyjemnością.

Bronisław Cymborowski

Pflanzenwelt der Erde. Urania-Verlag. Leipzig, Jena—Berlin. 1979, s. 290

„Świat roślin Ziemi” to kolektywna praca uczonych niemieckich z NRD, wykonana pod kierownictwem Prof. dra Franza Fukarka. Przy tym ostatni opracował ogólny układ strefowego rozmieszczenia roślinności na Ziemi i oprócz tego strefę lasów borealnych, iglastych północnych oraz ztundry arktycznej; dr Werner Hempel przedstawił typy lasów drzew twardolistnych, typy mangrowe, typ lasów liściastych zrzucających liście na zimę; dr Helmut Hübel opracował świat roślinny mórz; Doc. dr Gerd Müller opisał strefę zwrotnikową lasów deszczowych; Dr Roland Schuster podał wegetację krain wysokogórskich; Dr Michael Succow przedstawił florę obszarów stref półpustynnych, pustynnych i stepowych.

Opracowanie zawiera liczne interesujące dane odnośnie wpływu klimatu, wiatru, wody i gleby na rozmieszczenie roślin.

Praca uwzględnia również zagadnienia dotyczące: historycznej geografii roślin, zasięgów geograficznych gatunków w świetle historycznym, przegląd zmian klimatu i flory w trzeciorzędzie i w czwartorzędzie, w okresach lodowcowym i polodowcowym.

Rysunki kolorowe i tablice wykonali: Hans-Jürgen Ehrucht, Arthur Lipsch, Elisabeth Illert. Mapy opracował Wilfried Görtler.

„Czytelnikowi polskiemu pragnę przedstawić niektóre interesujące materiały podane w rozdziale wstępnym a zatytułowanym — „Unser grüner planet” czyli „Nasza zielona, planeta”.

W systemie słonecznym tylko nasza „planeta niebieska” zawiera zapasy wody, a więc oceany, morza, rzeki i jeziora. Linie polarną przekracza na Ziemi ponad 110 gatunków kwiatowych. Tak na szerokości północnej 83°24', na wyspie Lökkwood, osiąga „rekord północny” rogownica alpejska — *Cerastium alpinum*. Niektóre mszaki, porosty i glony sięgają jeszcze dalej. W górach występujących na północ i południe od równika rosną na wysokości 5000 m liczne rośliny kwiatowe. Natomiast na wysokości ponad 6000 m stwierdzono występowanie tylko kilku gatunków, w tym 3 gatunki szarotki — *Leontopodium*, rosnące na Ewercie na wysokości 6100 m oraz poduszkowatą roślinkę piaskowic muchokształtny — *Arenaria musciformis*. Pojedyncze gatunki porostów i glonów sięgają jeszcze wyżej.

Wybująe formy roślinne są często powiązane z lasami zwrotnikowymi, gdzie sięgają wysokości ponad 50 m. Tak znakomite drzewa iglaste tzw. mamutowe — z rodzaju *Sequoia*, w zachodniej części Ameryki Północnej, dochodzą do wys. 80—90 m, zaś poszczególne osobniki do 100 m i wyżej. Najwyższe drzewa liściaste występują w Australii, do tych należy rodzaj *Eucalyptus*, który reprezentowany jest tam przez 600 gatunków, w tym *Eucalyptus amygdalina* dochodzi do wysokości 150 lub 155 m. Natomiast lasy Europy Środkowej rzadko sięgają do wysokości ponad 40 m, zwykle korony powstają na wysokości od 25 do 35 m. Często mikroskopijne części roślin, jak pyłki i zarodniki roślin są unoszone na wysokości kilku tysięcy metrów. Co do występowania roślin wodnych, to plankton tych mieści się w granicach górnych 50 m, częściej natomiast w warstwie 20 m grubości. Glony o właściwościach asymilujących spotykane były na głębokości 5000—6000 m.

Niżej podano zestawienie liczby gatunków roślin „Pflanzenwelt der Erde” (1979) oraz w „Lehrbuch der Botanik” E. Strasburger, 31 wydanie, 1978)

Razem wszystkich gatunków roślin występujących na kuli ziemskiej jest ok 400 000 („Świat roślin”), oraz 370 000 (Strasburger), z tego na rośliny nagozasienne — *Gymnospermae* przypada 600 gat. („Świat roślin”), 800 gat. (Strasburger), na okrytonasienne — *Angiospermae* 260 000 gat. („Świat roślin”), 226 000 gat. (Strasburger), mszaków — *Bryobhyta* występuje 25 000 gat. („Świat roślin”), 26 000 gat. (Strasburger), paprotników — *Pteridophyta* 11 000 gat. („Świat roślin”), ok. 12 000 gat. (Strasburger). Grzyby — *Mycophyta* liczą 40 000—50 000 gat. („Świat roślin”), ok. 50 000 gat. (Strasburger). Glonów — *Algae* występuje na kuli ziemskiej ok. 34 000—35 000 gat. („Świat roślin”), ponad 33 000 gat. (Strasburger). Porosty — *Lichenes* liczą 20 000 gat. („Świat roślin”), Strasburger). Sinice — *Cyanophyta* występują w liczbie 2000 gat. („Świat roślin”, Strasburger). Bakterie — *Bacteriophyta* liczą 1200 gat. („Świat roślin”), 1600 gat. (Strasburger).

Jakub Mowszowicz

Jakub Mowszowicz— Flora letnia. Przewodnik do oznaczania dziko rosnących letnich pospolitych roślin zielnych. Wydawnictwa Szkolne i Pedagogiczne. Warszawa 1980.

Praca zawiera 286 stron, jest pogato ilustrowana, ujęta oryginalnie i ciekawie. Autor w sposób łatwy i przystępny opisał 200 gatunków roślin. Tekst jest zwięzły, natomiast część ilustracyjna bogata (200 rysunków). Praca zawiera 35 tablic dotyczących różnych dziedzin morfologii roślin. Autor podaje również klucz do oznaczania rodzin roślin omawianych w książce. Klucz jest bardzo uproszczony, przez co łatwy i zrozumiały nawet dla niespecjalistów. W dalszej części książki materiał roślinny podzielony jest na mniejsze grupy, ujęte w 6 rozdziałach. Jako kryterium podziału przyjęto barwę kwiatów. W rozdz. I autor mówi o kwiatach białych, opisuje 40 gatunków roślin występujących na różnych siedliskach, jak: lasy i zarośla — 12 gatunków, łąki, pastwiska i miejsca trawiaste — 7 gatunków, pola i ogrody — 13 gatunków, suche wzgórza i słoneczne zbocza — 7 gatunków itd.

W podobny sposób, w układzie siedliskowym, autor omawia w rozdz. 2 rośliny o kwiatach żółtych. Rozdz. 3 dotyczy roślin o kwiatach czerwonych,

rozd. 4 — o kwiatach fioletowych, rozdz. 5 — o kwiatach zielonych i rozdz. 6 — o kwiatach brunatnych. Pracę kończy spis nazw (w jęz. polskim i łacińskim) opracowanych gatunków roślin. Warto podkreślić, że autor w swojej pracy zebrał i zestawił najważniejsze, występujące w Polsce rośliny, a łatwy i interesujący sposób opracowania czyni książkę ciekawą i pożyteczną, zwłaszcza, dla studentów i uczniów starszych klas. Można ją polecić do korzystania i ćwiczeń na wycieczkach w terenie.

Tadeusz Gorczyński

Nowe Zeszyty Naukowe SGGW-AR T. 1. „Problemy rolnictwa światowego” 1978
Wydawnictwo SGGW-AR w Warszawie

„Problemy Rolnictwa Światowego” to pierwszy tom dotyczący tematyki zawartej w tytule, opublikowany pod redakcją prof. M. Adamowicza w serii „Zeszytów Naukowych SGGW-AR przez Zakład Rolnictwa Światowego, powstały w 1976 r. na Wydziale Ekonomiczno-Rolniczym Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego — Akademii Rolniczej. Warto omówić treść tego tomu, gdyż daje on sporo nowych informacji o problematyce rolnictwa w różnych krajach, które mogą mieć znaczenie dla rolnictwa polskiego.

Pierwszy tom liczy 264 str. druku i zawiera 11 prac wybitniejszych pracowników nauki.

Treść tych prac stanowi jak gdyby plan rozwoju powstałego czasopisma. Autor wprowadzenia prof. H. Jasiorowski widzi w tym planie trzy grupy zagadnień; pierwsza obejmuje problemy rozwoju gospodarczego krajów socjalistycznych, kapitalistycznych i rozwijających się; druga dotyczy zmian w strukturach agrarnych krajów różnych kontynentów — od biegunów po strefę tropikalną; trzecia dotyczy badań obrotów międzynarodowych — ogółem i w zakresie poszczególnych produktów rolniczych.

W ramach tych ogólnych problemów istnieje wiele zagadnień szczegółowych, które mają być uwzględnione w dalszych tomach.

Pierwsza praca M. Adamowicza, pt. „Sytuacja żywnościowa na świecie w latach 1970—75 i jej perspektywy do roku 2000”, daje czytelnikowi możliwość poznania stosunków produkcji artykułów żywnościowych i ich konsumpcji na świecie oraz analizuje główne czynniki, wpływające na te procesy w różnych strefach kuli ziemskiej.

W drugim artykule pt. „Rozwój rolnictwa w ZSRR i w krajach europejskiej RWPG w latach 1971—76” prof. B. Strużek omawia produkcję roślinną według gatunków roślin uprawnych, oraz produkcję zwierzęcą, jak również dynamikę intensyfikacji produkcji rolniczej, związaną z rozwojem mechanizacji, elektryfikacji, melioracji i chemizacji rolnictwa, jako czynników biorących udział w integracji gospodarki żywnościowej.

Trzecią pracą z tej grupy zagadnień napisaną przez prof. E. Więcko, jest: „Współczesne kierunki światowej gospodarki leśnej” — problem związany z zagadnieniem gospodarki rolniczej na świecie.

Czwartym artykułem jest praca S. Królikowskiego pt. „Kredyty rolnicze na świecie”, w której autor nie tylko charakteryzuje zagadnienie kredytowania rolnictwa w różnych krajach, ale podkreśla również przemiany, jakim ulegają te procesy w takich krajach, jak RFN, Francja, Włochy. W krajach roz-

wijających się nie ma tradycji kredytowych w rolnictwie, gdyż istnieją tam trudności w spłacaniu zaciąganych zobowiązań.

W drugiej grupie zagadnień dotyczących zmian w strukturach agrarnych różnych krajów i różnych stref świata, J. Wierzbicki w pracy pt. „Problem koncentracji ziemi i gospodarstw w wybranych krajach europejskich” analizuje zjawiska demograficzne w pewnych krajach europejskich, migrację ludzi ze wsi do miast, koncentrację gospodarstw i produkcji rolniczej oraz zmiany zachodzące w gospodarstwach rolnych średniej wielkości.

E. Legomska-Dworniak w artykule „Wyniki integralnej reformy agrarnej w Wenezueli” analizuje wyniki reformy rolnej w tym kraju, jej koszty i wpływ na ogólną produkcję rolną gospodarstw chłopskich i w wielkich posiadłościach rolnych.

Trzecia grupa prac dotyczy obrotów światowych produktami rolniczymi. Rozpoczyna ją artykuł F. Budzyńskiego pt. „Jakość zbóż pastewnych a równoważenie ich bilansu”. Autor zwraca uwagę na nowe kryteria wartościowania zbóż, nie stosowane dotychczas, oparte na cechach biochemicznych, zawartości białka jako głównego składnika charakteryzującego żywnościową i paszową wartość materiału zbożowego; nie pomija oczywiście tradycyjnej oceny wartości ziarna zbóż, jak czystość, wilgotność itp.

J. Rutkowski w artykule pt. „Światowy bilans tłuszczów roślinnych” podaje charakterystykę światowego handlu nasionami oleistymi i tłuszczami roślinnymi według rejonów geograficznych, analizuje charakterystyczne cechy tego obrotu oraz metody szacowania produkcji, stanowiące podstawę oceny światowego bilansu tłuszczów roślinnych.

L. Lipowski w artykule „Rozwój produkcji i niektóre aspekty gospodarki ziemniakami w krajach Europy Zachodniej w latach 1956—75” pisze o ogólnych zagadnieniach produkcji ziemniaków i ich znaczeniu w wytwórczości rolniczej; uwzględnia również sprawę wykorzystania ziemniaków na cele spożywcze, na paszę i w różnych gałęziach przemysłu przetwórczego. Na tym tle przedstawia też problematykę struktury upraw ziemniaków w Polsce i formy zmian, zachodzące w różnych okresach.

Następną pracą w tej grupie jest artykuł J. Krzyżanowskiego pt. „Polski obrót rolniczy z rozwiniętymi krajami kapitalistycznymi w latach 1970—73”. Autor analizuje rozwój wywozu ważniejszych produktów rolniczych i jego kierunki, uwarunkowania eksportu i importu oraz perspektywy rozwoju obrotu towarowego w przyszłości.

Ostatnią pracą w tej części tomu jest artykuł E. Orzeszko pt. „Podstawy rachunku przedsięwzięć zapobiegające zanieczyszczeniom transgranicznym”. Autor przedstawia wyniki własnych obserwacji i badań dotyczących zanieczyszczania środowiska na terenach granicznych Polski. Szuka rozwiązania tego problemu w porozumieniach międzynarodowych. W tym celu konieczne jest opracowanie metod szacowania strat, wynikających z zanieczyszczeń środowiska w strefach granicznych.

Całość ocenianego tomu jest bogato wyposażona w obliczenia i zestawienia, zawarte w licznych tabelach z różnych dziedzin. Należy podkreślić, że w polskiej literaturze rolniczej omawiane tematy są raczej nowe, należy zatem wszystkim zainteresowanym zalecić lekturę publikacji. W następnych tomach znajdują zapewne miejsce ciekawe opracowania problematyki rolnictwa pol-

skiego. Na zakończenie chciałbym zasugerować, aby na przyszłość przewidzieć w poszczególnych pracach wprowadzenie rycin, ponieważ nawet takie prace jak zawarte w ocenianym tomie, dałoby się z pożytkiem zilustrować.

Tadeusz Gorczyński

Németh József: Az ostoros algák (Euglenophyta) kishatározója 1. Vizügyi hidrobiológia 8. sz. Budapest 1980, VIZDOK, str. 296, 207 rys.

Z zadowoleniem należy powitać wzbogacenie się literatury fykologicznej o jeszcze jeden klucz do oznaczania euglenin, tym razem napisany w języku węgierskim. Chcąc recenzować wyżej wymienioną książkę nie sposób pominąć tu wcześniejszych autorów, których dzieła były pomocne przy jej opracowaniu.

Pierwsza zwała praca zawierająca opisy różnych gatunków euglenin została wydana w redagowanej przez A. Paschera serii „Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz” w 1913 r., autorem jej był E. Lemmermann. Obszerne informacje o wszystkich eugleninach planktonowych podał G. Huber-Pestalozzi (1955) w 16 t. „Die Binnengewässer”. Bardziej krytyczne opracowanie tej grupy roślin przedstawiła T. G. Popowa (1955) w serii „Opre-dielitel presnowodnykh wodoroslej SSSR”, a potem wraz ze swą uczenicą T. A. Safonową (1976) we „Florze sporowych rastenij SSSR”. Jest też obszerne opracowanie euglenin Ukrainy zrobione przez Z. I. Asauł (1975) w „Wyznaczniku ewglenowych wodorostej Ukrainskoj RSR”. Nieco odmienne ale równie ważne jest opracowanie gatunków samego rodzaju *Euglena* z terenów USA przez M. Gojdics (1953).

Jak w każdym opracowaniu tego typu, tak i w książce Nemetha można wyróżnić dwie zasadnicze części, a mianowicie: ogólną i szczegółową. W kolejnych rozdziałach części ogólnej autor omawia obszerne morfologię i budowę wewnętrzną komórek euglenin (str. 9—25); tekst jest dobrze ilustrowany, tak że staje się zrozumiały. Dalsze strony omawianej części traktują o metabolizmie i rozmnażaniu euglenin (str. 26—27). Rozdział zamyka opis metod zbioru, konserwacji i wykonywania preparatów.

Wprowadzeniem do części szczegółowej jest zamieszczona lista gatunków opisanych następnie w tekście. Jak wynika z przedstawionego układu systematycznego autor wyróżnia jedną klasę *Euglenophyceae* dzieloną na dwa rzędy *Euglenales* i *Peranematales*. Opisy szczegółowe obejmują gatunki należące do 4 rodzin *Euglenaceae*, *Eutreptiaceae*, *Peranemaceae* i *Petalomonadaceae*. Opracowanie wielogatunkowych rodzajów *Strombomonas* i *Trachelomonas* wyłączył autor do oddzielnego tomu).

Niniejszy przewodnik zawiera proste klucze dychotomiczne osobno do rzędów, rodzin, rodzajów i gatunków. Klucze do gatunków opatrzone są rysunkami ilustrującymi różnicowanie budowy charakterystycznych składników komórek (np. ziarn paramytonu, chloroplastów itp.), które ułatwiają wybór jednej z alternatyw. Ilustracje zajmują blisko 1/3 książki. Dla niektórych gatunków autor podał rysunki według różnych autorów, dość często pochodzące z Polski, z prac R. Dreżepolskiego. Większość rysunków została dobrze dobrana gdyż plastycznie oddaje budowę omawianych euglenin. Szkoda tylko, że w druku niektóre rysunki lub ich fragmenty zostały zatarte.

Przy opisach gatunków autor starał się podać ich wartość wskaźnikową przydatną do oceny zanieczyszczenia wód. W książce opisane są gatunki euglenin

dotychczas zebrane i oznaczone na terenie Węgier. Gatunki, które zdaniem autora można będzie odnaleźć na terenie Węgier oznaczone są w spisie znakiem „+”.

Recenzowana książka daje więc obraz stopnia zbadania flory euglenin Węgier, do której opracowania przyczynili się głównie: T. Hortobágyi, I. Kiss, E. Kol, oraz G. Uherkovich. Prace wymienionych autorów włączone są do ogólnego, obszernego spisu literatury, zawierającego 396 pozycji (str. 257—280). Z polskich autorów cytowani są R. Dreżepolski i B. Namysłowski.

Opracowanie Nemetha jest ósmym tomem hydrobiologii Węgier. W tej serii z zakresu fykologii zostały już wydane *Cyanophyta* napisane przez L. Felföldyego (1972) jako tom 1 oraz *Chlorococcales* opracowane przez Zs. Bartha i innych (1976) jako tom 4.

Na wzór rosyjskiej, polskiej i ukraińskiej serii przewodników do oznaczania glonów, węgierska seria również przeznaczona jest przede wszystkim na użytek krajowy. Mimo bardzo dużych trudności językowych może być wykorzystywana przez fykologów, hydrobiologów i techników sanitarnych w innych krajach, gdyż autor zamieścił listę skrótów terminów naukowych używanych przy opisach gatunków, tłumacząc je na język angielski (str. 281). (Recenzent korzystał ponadto z uprzejmej pomocy goszczącego w Polsce dra Zsolta Debreczy). Przy okazji warto wspomnieć, że polskie opracowanie tej grupy roślin przez prof. K. Starmacha czeka na druk od 1979 roku.

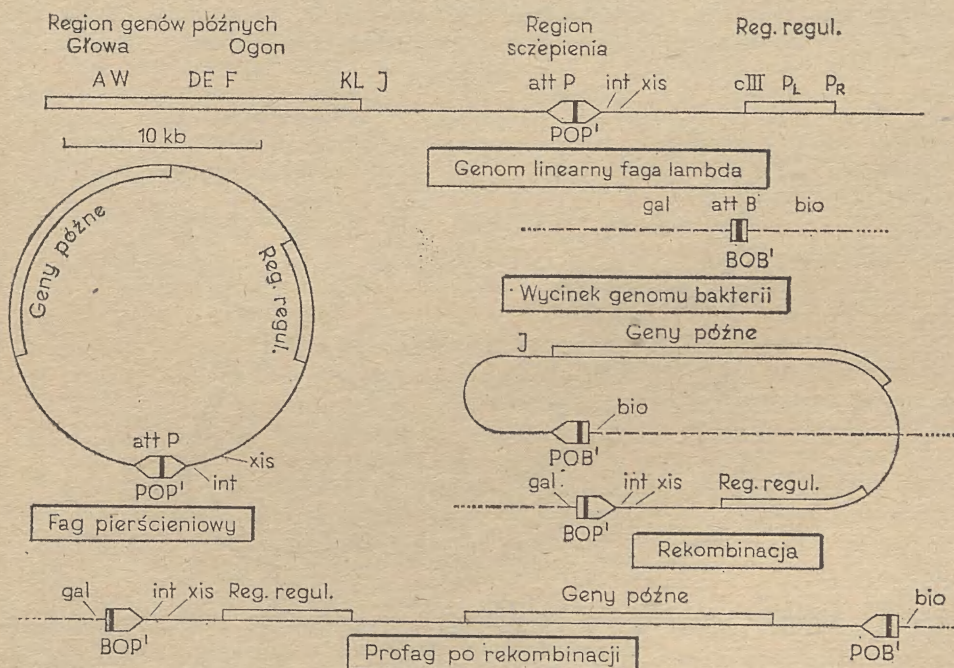
Konrad Wołowski

MECHANIZMY INTEGRACJI DNA BAKTERIOFAGA LAMBDA DO CHROMOSOMU *E. Coli*

Adaptacyjna zmienność genomu bakterii jest uwarunkowana szeregiem różnych mechanizmów. Jeden z nich, nazywany integracyjną rekombinacją, został w ostatnich czasach w pewnej mierze wyświetlony na przykładzie łączenia się ze sobą genomu bakteriofaga lambda z chromosomem pałeczki okrężnicy, *E. Coli*.

Genom bakteriofaga lambda [8] jest nosicielem szeregu strukturalnych genów, które kodują składniki wirionów potomnych. Po szczepieniu się wirona ze ścianą bakterii i przedostaniu się jego DNA do jej cytoplazmy, losy faga mogą być dwojakie: lityczny lub lizogeniczny.

Jeśli fag przybiera postać lityczną, jego DNA mnoży się w cytoplazmie gospodarza, zaś rybosomy bakterii produkują białka wiriona. Gdy z tych składników uformują się wiriony potomne, bakteria ulega rozplynięciu pod działaniem enzymów litycznych kodowanych przez pasożyta. W przypadku lizogenii,



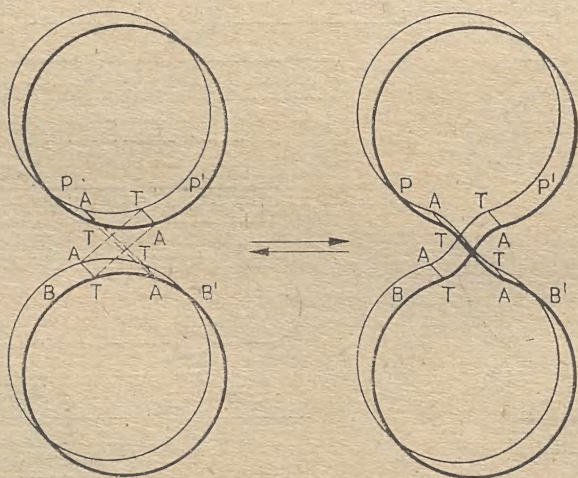
Rys. 1. Schemat mapy genomu bakteriofaga lambda w formie linearnej, pierścieniowej oraz po rekombinacji

Odcinki DNA genomu bakterii dla odróżnienia zostały przedstawione kreską. Geny *cIII*, *P_L*, *P_R* należą do zespołu regulacyjnego. Geny A, W itd. są genami strukturalnymi kodującymi składniki białkowe wirionów. Tylko część genów uwydatniono. Pozostałe symbole wyjaśnione w tekście.

DNA faga zbliża się do DNA chromosomu bakterii, po czym dochodzi do aktu integracji. Nić DNA faga staje się składnikiem nici chromosomu bakterii, wraz z nim bywa replikowana i przekazywana z pokolenia na pokolenie. Oba genomy stają się formacją wspólną, fag staje się profagiem. Bakteria uzyskuje stan lizogenii, polegający na tym, że w niektórych okolicznościach zjednoczona formacja ulega dezintegracji, profag odłączając się przybiera złośliwą, infekcyjną postać i mnożąc się doprowadza do bakteriolizy swego nosiciela.

W rezultacie uzupełnienia się wiedzy o integracji bakteriofaga lambdy i innych bakteriofagów, jak też episomów, w 1962 r. A. Campbell zaproponował model rekombinacji nici DNA prowadzącej do integracji. Model ten, uzupełniany z czasem, przewiduje, że fagowy DNA, mający w wirionie postać linearną, w cytoplazmie bakterii ulega zamknięciu w formę pierścieniową i dopiero wówczas staje się zdolny do integracji.

Wiązanie się obu genomów zachodzi w ściśle określonych miejscach, które przyjęto oznaczać symbolem att (od attachment). Region złączenia, według wspomnianego modelu, miałby składać się z trzech części: rdzeniowego elementu środkowego (core region) oznaczanego symbolem O oraz dwóch ramion (arms). Region O miałby być homologiczny u wszystkich integrujących att, tj. miałby tę samą sekwencję nukleotydów. Odpowiednio do kierunku transkrypcji właściwej nici DNA, mówi się o ramieniu P i P' u faga i odpowiednio B i B' u bakterii (rys. 1). Różnymi sposobami stwierdzono, że ramiona att nie wykazują symetrii w danym genomie i są inne u faga i bakterii. Odpowiednio też att faga bywa przedstawiane symbolem POP', bakterii zaś BOB'. Rekombinacja wymagałaby przecięcia obu dwuniciowych cząsteczek DNA bakterii



Rys. 2. Schemat integracyjnej rekombinacji na dowolnie przyjętych krótkich pierścieniowych strukturach

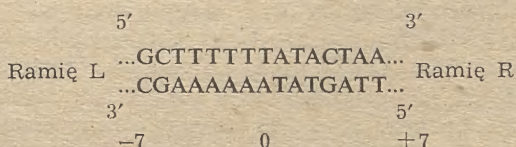
Koliste parzyste linie wyobrażają dwuniciowy DNA (w genomach komplementarne nici są splecione w helisę, w schemacie dla uproszczenia są rozwinięte). Symbole P, P', B, B' odpowiadają tymże na rys. 1. Pary nukleotydów A.T i T.A są odpowiednikami środkowych par części rdzeniowej DNA na rys. 3. Dwa zespoły POP' i BOB' zbliżają się, po czym dochodzi do przedstawienia ciągów nici DNA. W rezultacie powstają dwa nowe zespoły att POB' oraz BOP', znajdujące się w zintegrowanym genomie wspólnym. Proces jest odwracalny: przez zbliżenie się nowo powstałych att do siebie i powrotne przedstawienie nici DNA może dojść do rekombinacji dezintegracyjnej.

i faga w miejscu O, po czym doszłoby do ponownego połączenia, z przedstawieniem ramion (rys. 2).

Różne badania potwierdzały prawdziwość modelu, to jest istnienie dwóch nowych att we wspólnym genomie bakterii i profaga. Rdzenie O okazały się po integracji niezmienione, natomiast ramiona przedstawione. O tym ostatnim świadczy sąsiedztwo genów mieszczących się w pobliżu ramion att bakterii (gal, bio, rys. 1) i faga (int, xis, J). Y. Kikuchi i H. A. Nash [2] przyjęli, że wstępne międzycząsteczkowe związanie obu genomów polega na utworzeniu się formacji 4-niciowego DNA (rys. 2).

W innych badaniach wykazano, że rekombinacja wymaga obecności produktów białkowych o charakterze enzymów, kodowanych zarówno przez faga, jak bakterię. Ze strony faga działa tu produkt ekspresji genu int, białko Int liczące 356 aminokwasów. Enzym ten warunkuje przebieg tak integracji, jak dezintegracji. Gen int jest położony tuż koło ramienia P'. Zaraz opodal int znajduje się gen xis, kodujący białko Xis o łańcuchu złożonym z 72 aminokwasów. Ten ostatni produkt jest niezbędny w procesie dezintegracji (wraz z produktem Int). Ze strony bakterii dla integracji niezbędny jest jeszcze szereg dalszych, mniej znanych, substancji białkowych. Ekspresja genów int i xis zależy od genów kodowanych przez faga, zlokalizowanych w regionie regulacyjnym np. cII, cIII).

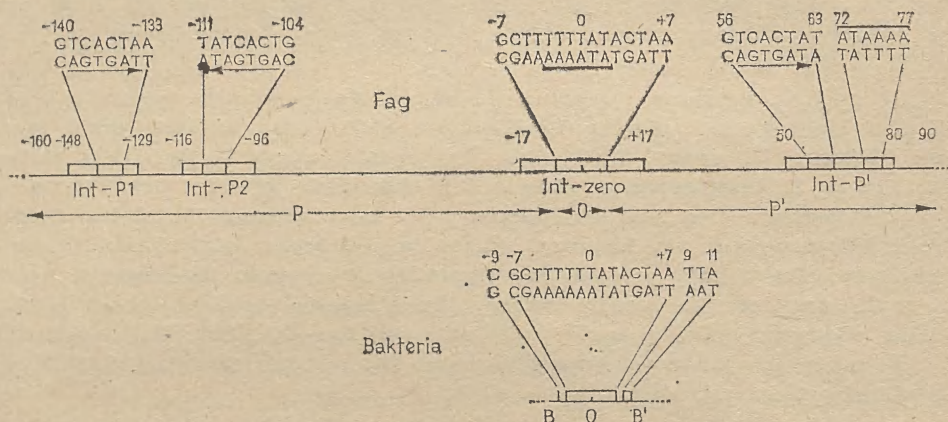
A. Landy i W. Ross z Uniwersytetu Browna w Rhode Island podjęli dokładniejsze zbadanie okolicy att. Już wcześniej, metodą hybrydyzacji, oceniano długość ramion zespołów POP' i BOB', i stwierdzono, że P i P' liczą dziesiątki bp (par zasad dwuniciowego DNA), gdy ramiona B i B' są znacznie krótsze. Landy i Ross, działając endonukleazami, uzyskali fragmenty DNA ramion. Fragmenty te rozdzielili oni na żelach agarowych. Jak można dojrzeć z rys. 1, wchodziły tu w rachubę, cztery rodzaje att, mianowicie faga (POP'), bakterii (BOB') i profaga (flanki POB' i BOP'). Fragmenty zawierające att izolowano i ustalono w nich sekwencję nukleotydów. Najistotniejszym rezultatem było stwierdzenie, że każdy z att zawiera „rdzeń” o jednokowej sekwencji, liczący 15 par nukleotydów. Stąd mówi się o „wspólnym rdzeniu” (common core):



Potwierdzono też, że każde z ramion jest inne. Ich sekwencję zbadano na przestrzeni 55 bp w obie strony od pary środkowej (AT) przyjętej za pozycję zero. Sekwencje zasad w obrębie ramion wykazują osobliwości znane z innych przypadków współdziałania DNA i enzymów. Stwierdzono odcinki palindromowe oraz powtarzalne sekwencje proste i odwrócone. Rola tych odcinków w procesie integracji pozostaje jeszcze nieznana, ale przypuszcza się, że są one albo specyficznymi „sygnałami” dla białek enzymatycznych uczestniczących w integracji, albo też elementami zdolnymi do hybrydyzacyjnego zbliżania różnych odcinków tej samej nici DNA.

Wspólny 15-nukleotydowy region rdzeniowy obfituje w pary AT. Również ramiona zawierają przewagę par AT nad GC. Zarówno osobliwości sekwencji zasad w ramionach, jak przewaga par AT są wyrażone o wiele silniej w genomie (ramionach) faga niż bakterii. Wiadomo, że przewaga par AT powoduje

obniżenie trwałości podwójnej helisy DNA, tj. łatwość jej „stapiania się”, polegającą na zniesieniu regularnej struktury wiązań wodorowych i rozejściu się komplementarnych nici. Obecnie uważa się, że łatwość „stapiania się” jest okolicznością istotną dla związania się białek (enzymów) z nicią DNA.



Rys. 3. Schemat odcinków DNA ramion att faga i bakterii osłanianych przed nukleazami przez białko enzymu Int

Sekwencja nukleotydów całości ramion jest znana, ale w schemacie przedstawiono tylko sekwencje chronione przez Int i omawiane w tekście. Numeracja w obie strony od centralnej pary A.T rdzenia (zero). Długość odcinków odpowiada liczbie nukleotydów danego odcinka. W górnej linii 250 bp faga (od -160 do +90). W dolnej linii tylko „wspólny rdzeń” oraz nieliczne boczne elementy. Blokami w postaci klamer zaznaczone są segmenty analogiczne w ramach Int-zero i Int-P'. Strzałki wskazują różny kierunek powtarzalnych odcinków (por. tekst).

P. L. Hsu, W. Ross i A. Landy oraz M. Mizuuchi i K. Mizuuchi z Laboratorium Biologii Molekularnej w Bethesda starali się dociec jaka długość ramion att faga jest niezbędna dla przebiegu reakcji rekombinacyjnej. W tym celu, za pomocą specjalnie dobieranych endonukleaz restrykcyjnych, skracano ramiona att. Okazało się, że ze strony faga reakcja wymaga segmentu obejmującego łącznie ok. 240 bp (rys. 3), z tym, że ramię lewe jest dłuższe od prawego. Ze strony bakterii niezbędny jest tylko sam 15-nukleotydowy rdzeń. Jednak sprawniejszy bieg reakcji uzyskuje się, gdy obok niego istnieją jeszcze niektóre elementy ramion, a mianowicie para GC w pozycji -9 oraz tryplet TTA ATT w pozycjach +9 do +11 (rys. 3).

Jak nadmieniono, integracyjna rekombinacja DNA lambdy z DNA bakterii wymaga obecności Int oraz szeregu białek kodowanych przez bakterię. Stwierdzono, że wysoko oczyszczone białko Int tworzy trwałe połączenia z segmentem att bakteriofaga, utrudniając do niego dostęp innym enzymom przecinającym (endonukleazom). Wspomniani Hsu i wsp. zbadali jaka część att jest chroniona przed endonukleazami. Wynik był dość nieoczekiwany. Okazało się, że att faga ma cztery oddzielne segmenty osłanianie przez Int (rys. 3). Dwa z tych obszarów mają większe rozmiary, obejmujące ok. 35 bp. Pierwszy z nich obejmuje 15 bp rdzenia i ich sąsiedztwo. Drugi leży na ramieniu P'

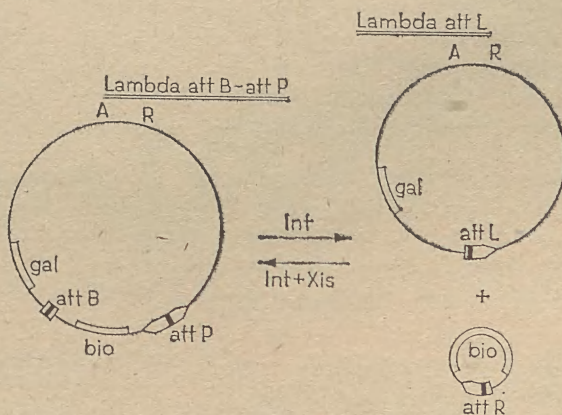
(rys. 3, od +50 do +80). Dwa krótsze obszary znajdują się na ramieniu P i liczą po ok. 20 bp. Moc Int osłaniająca helisę okazała się niezupełnie jednakowa dla różnych rodzajów endonukleaz; rys. 3 przedstawia tylko przybliżoną przeciętną.

Wydawało się oczywiste, że DNA w miejscach związujących Int powinien posiadać jakąś specyficzną sekwencję nukleotydów. Istotnie wykryto 8-nukleotydowe ciągi homologiczne w ramionach P i P' (Int-P1, Int-P2, Int-P' pokazane na rys. 3). Zagadkową okolicznością jest fakt, że (rys. 3) Int-P1 i Int-P' są segmentami powtarzalnymi mającymi ten sam kierunek, zaś Int-P2 ma kierunek przeciwny. Jeszcze bardziej zastanawiającą okolicznością jest brak podobnej sekwencji w Int-zero. Natomiast w obrębie 15-nukleotydowego rdzenia

znajduje się ciąg $\begin{matrix} \text{TTTTAT} \\ \text{AAAATA} \end{matrix}$, którego odwrócone odbicie znajduje się w regionie Int-P' (rys. 3). Prawidłowości powyższe stanowią pasjonującą zagadkę dla najbliższych badań.

Nieco inaczej do całości zagadnienia podeszli Y. Kikuchi i H. A. Nash z Zakładu Neurochemii w Bethesda. Posługując się podobnymi metodami, badali oni in vitro efekt działania Int. na DNA. Autorzy ci stwierdzają, że Int można zaliczyć do enzymów nazwanych topoizomerazami. Działają one na dwuniciowy DNA wykazując aktywność przecinająco-łączącą (nicking-closing activity). Aktywność rekombinacyjna Int nie daje się oddzielić żadnymi sposobami od aktywności przecinająco-łączącej.

Złożony proces integracji DNA lambdy i DNA bakterii przeprowadzano początkowo w zainfekowanej bakterii. Po lepszym poznaniu czynników aktywnych w tym procesie, rozpoczęto próby in vitro w doświadczalnie kontrolowanym środowisku. Szczególną formę tej reakcji uzyskano w dezintegracji osobliwej postaci faga lambda. Oto, jak wiadomo, profag podczas dezintegracji często porywa ze sobą odcinki genomu bakterii, najczęściej geny sąsiadujące



Rys. 4. Schemat wewnątrzgenowej rekombinacji „lambdy att B-att P”, połączonej z rozpadem na dwie jednostki

Jedną z nich jest „lambda att L”. Uchwyciono ją elektroforetycznie i zbadano. Druga jest hipotetyczna (att R-bio). Podczas reakcji ustala się stan równowagi pomiędzy pierścieniem wyjściowym i „lambda att L”, skąd wniosek, że proces jest odwracalny. „Lambda att L” jest o 13,5% krótszy od „lambdy att B-att P”.

z att B, mianowicie gal lub/i bio (rys. 1). Wykryto, że jedną z takich jednostek jest „lambda att B-att P” (rys. 4), która w swym pierścieniowym genomie nosi gen biooflankowany przez dwa att, bakterii i faga. Okazało się też, że taki fag jest zdolny do „wewnętrznej” rekombinacji, w której reagują oba att w tym samym pierścieniu. Rekombinacja ta zachodzi z dużą częstością i daje się przeprowadzać in vitro, jeśli środowisko zawiera wszystkie niezbędne składniki.

Wspomniany poprzednio H. A. Nash [9] przystąpił do dokładniejszego zbadania produktów tej wewnątrzgenomowej rekombinacji. Rzecz, obok teoretycznego, ma podstawowe znaczenie metodyczne, ponieważ pozwala przeprowadzać integracyjną rekombinację in vitro, a więc ustalać rolę substratu, enzymów i innych składników. H. A. Nash wraz z K. Mizuuchim [5, 6] wykazali, że posługując się endonukleazą Eco RI i elektroforezą, można uchwycić produkty znamienne dla reakcji rekombinacyjnej.

Posługując się tym sposobem Mizuuchi i Nash zbadali formę DNA genomu zdolną do udziału w procesie rekombinacji. Wcześniej już spostrzeżono, że NDA genomów niektórych wirusów (PsiX174, PM2, lambda) występuje w różnych formach. J. C. Wang wykazał, że substratem dla wielu enzymów, jak transkryptazy, albo niektóre nukleazy, może być DNA tylko w formie superhelikalnej. Forma linearna DNA nie przyjmuje formy superhelisy i stanowi zły substrat dla tych enzymów. Mizuuchi i Nash stwierdzili, że dotyczy to również „lambdy att B-att P”. Forma linearna lambdy nie podlega rekombinacji wcale. Tylko w formie kolistej i superhelikalnej Int przeprowadza jego wewnętrzną rekombinację.

Powstała supozycja, że pofałdowanie wtórne łańcucha DNA zbliża do siebie reagujące elementy polinukleotydu. Okazało się jednak, że istotną rolę odgrywa tu kierunek wtórnych skrętów helisy DNA. Z dwóch możliwych postaci superhelisy DNA lambdy tylko negatywna, nie zaś pozytywna, może być substratem dla Int. Toteż Mizuuchi i Nash przychylają się do wniosku, że DNA w formie negatywnej superhelisy jest znacznie bardziej podatny na stapianie dwuniciowego DNA. Obok przewagi par AT, byłby to drugi czynnik działający w tym kierunku. Działanie Int w procesie integracji zdaje się zależne od dostępu do pojedynczych nici łańcucha DNA (ich „stopienia”).

Mechanizmy integracyjnej rekombinacji faga lambda i bakterii przedstawiają jeszcze wiele niejasności. Problem jest biologicznie pasjonujący, ponieważ dotyczy jednego z najbardziej zasadniczych zjawisk ożywionej przyrody, jakim są molekularne zjawiska adaptacyjnej zmienności genomów.

Bożydar Szabuniewicz

Jerzy Wróbel

LITERATURA

- [1] Hsu P.L., Ross W., Landy A. — *The lambda phage att site*. Nature, 285, 85—91, 1980.
- [2] Kikuchi Y., Nash H.A. — *Nicking-closing activity associated with bacteria phage lambda int gene product*. Proc. Nat. Ac. Sci USA, 76, 3760—3764, 1979.
- [3] Landy A., Ross W. — *Viral integraton and excision*. Science, 197, 1147—1160, 1977.
- [4] Mizuuchi M., Mizuuchi K. — *Integrative recombination of bacteria prage lambda*. Proc. Nat. Ac. Sci USA 77, 3220—3224, 1976.

- [5] Mizuuchi K., Nash H.A. — *Restriction assay for integrative recombination of bacteriophage lambda DNA in vitro*. Proc. Nat. Ac. Sci USA 73, 3524—3528, 1976.
- [6] Mizuuchi K., Gilbert M., Nash H. A. — *Involvement of supertwisted DNA in integrative recombination of bacteriophage lambda*. J. mol. Biol. 121, 375—392, 1975.
- [7] Nash H.A. — *Integrative recombination of bacteriophage lambda DNA*. Proc. Nat. Ac. Sci USA 72, 1072—1076, 1975.
- [8] Szabuniewicz B. — *Mapa bakteriofaga lambda*. Kosmos 25, 411—423 1976.
- [9] Wang J.C. — *Integrative recombination of bacteriophage lambda DNA in vitro*. J. mol. Biol. 87, 797—816, 1974.

CHROMOSOMOWY TRANSFER GENÓW*

Postępy w zakresie inżynierii genetycznej wskazują, że DNA genomu bakterii daje się sztucznie transformować i uzupełniać. Zachęciło to do przeprowadzania analogicznych prób z genomami eukariontów. Na ssakach pierwsze takie próby (1962) przeprowadzono za pomocą podawania odcinków oczyszczonego DNA komórkom w hodowli. Jednak chromosomy tych komórek mają strukturę inną niż u bakterii. Z drugiej strony wiadomo, że komplet chromosomów komórki ssaka może ulegać przekształceniom, jak delecje, translokacje, fuzje itp. Powstała więc supozycja, że drogą wprowadzania określonych odcinków nie DNA, lecz chromosomów można będzie przeszczepiać gen z komórki na komórkę.

Pionierami takiej metody, która obecnie jest nazywana chromosomowym transferem genu (chromosome-mediated gene transfer) są O. W. McBride i H. L. Ozer z Laboratorium Biochemicznego w Bethesda. Pomysł swojej techniki transferu wyprowadzają oni z metod hybrydyzacyjnej fuzji komórek w hodowli tkanki i z metod analizy kariotypu. W mieszanej hodowli komórek, na przykład fibroblastów dwóch gatunków ssaków, szczególnie pod wpływem czynników powiększających przepuszczalność błony powierzchniowej, dochodzi do zlewania się komórek obcogatunkowych ze sobą. Powstają chimeryczne postacie, w cytoplazmie których znajdują się komplety chromosomów różnego pochodzenia. Zwykle jeden z nich uzyskuje organizacyjną przewagę i zachowuje całość chromosomów, gdy drugi ulega stopniowej dezintegracji. Badanie postępów dezintegracji poszczególnych chromosomów oraz równoległego ubytku produktów syntetyzowanych przez chimeryczną komórkę stało się ostatnio jedną z ważnych metod ustalania lokalizacji genów w chromo-

* Skróty zastosowane w tekście:

GalK

— 1-fosfotransferaza ATP: D-galaktoza EC 2.7.1.6

G6PD

— Dehydrogenaza glukozo-6-fosforanowa EC 1.1.1.49

HPRT

— Fosforybozylo-transferaza hipoksantynowa EC 2.4.2.8

PGK

— Kinaza fosfoglicerynianowa EC 2.7.2.3.

PC I

— Protokolagen typu I.

somach człowieka. Metody chromatografii, elektroforezy i immunologiczne pozwalają obecnie rozpoznawać zarówno rodzaj produkowanego białka, jak jego gatunkową przynależność, a więc odróżnić białka kodowane przez geny komórki biorcy od białek wyprodukowanych według kodu genów zawartych we fragmentach obcych chromosomów.

McBride i Ozer wykorzystali niektóre okoliczności ułatwiające rozpoznanie białek będących produktami ekspresji genów chromosomu dawcy i biorcy. Użyli oni chromosomów gatunku innego niż komórki biorcy. Wykorzystali też linie komórek zmutowanych, posiadających metaboliczne braki i dające się hodować w sposób kontrolowany na pożywkach selekcyjnych. Jak dotąd [2, 4, 9] dawcami chromosomów były komórki gryzoniów albo ludzkie (linie HeLa S3). Biorcami były komórki myszy lub chomika chińskiego.

McBride'owi i Ozerowi za biorców posłużyły komórki myszy ze szczepu, któremu brak genu dla enzymu HPRT (szczep *hprt*⁻). Chromosomy dawców posiadały całość informacji genetycznej. Ogólny schemat doświadczenia był następujący. Chromosomy dawcy uzyskiwano z komórek hodowlanych znajdujących się w metafazie. Chromosomy te izolowano i oczyszczano metodami opracowanymi wcześniej do innych celów. Zawiesinę chromosomów dawcy inkubowano z fibroblastami biorcy w proporcji jednego „ekwiwalentu” chromosomów na komórkę biorcy przy zagęszczeniu około miliona komórek w 1 ml środowiska hodowlanego. Kolonie wykazujące aktywność HPRT wyprawdzano w dalszym ciągu najpierw na podłożu selekcyjnym, potem nieselekcyjnym. Równocześnie badano zdolność produkcji HPRT w koloniach a więc obecność genu *hprt*.

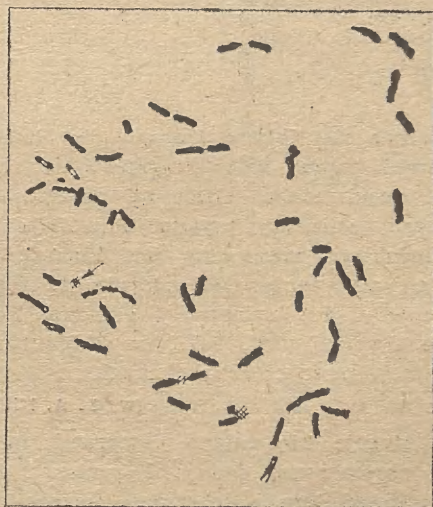
Okazało się, że w przybliżeniu na milion lub 10 mln jedna komórka uzyskiwała aktywność HPRT. Chromatograficznie i elektroferetycznie stwierdzono, że białko enzymu produkowane przez takie linie jest znamienne dla genów dawcy, nie zaś biorcy. To różnicowanie było niezbędne, gdyż z pewną frekwencją dochodzi w hodowlach do rewersji brakującej cechy. Linie komórek transformatorów, a więc te, które przyswoiły sobie obcy gen *hprt*^{*}, okazały się dwojakie. Część linii miała charakter stabilny, tj. w hodowli na nieselekcyjnym medium utrzymywała nabytą aktywność HPRT, a więc i gen *hprt*⁺. Utrzymanie cechy miało miejsce bez strat lub z małymi stratami, mianowicie nie większymi niż 10% komórek na generację. Niektóre inne linie traciły nabytą własność z różnymi prędkościami, wynoszącymi 10 lub 20% na generację.

Trwałość przyswojenia obcego genu do genomu recipienta wykazali R. S. Athwal i O. W. McBride transferując najpierw gen ludzki do komórki myszy, a potem gen chromosomów tego transformanta do komórek chomika chińskiego.

W pierwszych badaniach nie wykryto żadnych zmian w kariotypie linii transformantów. Dla elementu transferowanego z chromosomu dawcy na komórkę transformanta przyjęto nazwę transgenomu. Sposób przedostania się chromosomu, względnie jego fragmentu do cytoplazmy biorcy nie jest dotąd znany. R. E. K. Fournier i F. H. Ruddle mówią o fagocytozie i o dezintegracji chromosomów w fagosomach biorcy.

Powyższe wnioski rozszerzono i częściowo zmieniono w dalszych badaniach. Obok mutantów *hprt*⁻, których gen znajduje się w długim ramieniu chromosomu X człowieka, częstym przedmiotem badań stał się mutant *tk*⁻ niezdolny do produkcji kinazy tymidynowej (TK), dla której gen jest usadowiony u człowieka w chromosomie 17.

Okazało się też wkrótce, że wraz z genem uzupełniającym zmutowany brak mogą przedostać się niektóre inne geny, mianowicie „ściśle związane”, czyli usadowione w chromosomie w dostatecznie bliskim sąsiedztwie. Zjawisko to nazwano kotransferem [1], zaś związaną z tym zdolność produkcji białka — koekspresją. Stosunkowo często (20% transformantów) wraz z genem tk transferowi ulegał gen galk dla enzymu GalK i gen cp I dla protokolagenu typu I. Wszystkie trzy geny znajdują się w chromosomie 17 blisko siebie, tak że oddziela je „nie więcej niż 0,2% materiału chromatynowego komórki” [4, 3, 8]. Natomiast geny dla G6PD i dla PGK nie towarzyszyły genowi dla HRPT, chociaż ich sąsiedztwo w chromosomie X jest również bliskie (1% materiału genomu). Bardziej odległe różne inne geny nie ulegają kotransferowi [9, 10, 3]. Wykazano także, że podczas hodowania kolonii transformantów, wraz z utratą genu kompensującego wadę, np. wraz z tk, tracona jest również aktywność genu kotransferowanego, w naszym przykładzie galk [3].



Rys. 1. Kariotyp transformanta (2TGT4) komórki myszy z widocznym (strzałka) fragmentem chromosomu ludzkiego. Technika barwienia cieniuje silniej elementy chromosomów myszy, jaśniej człowieka. Badanie kariotypu wykazało, że fragment jest częścią długiego ramienia chromosomu 17 człowieka (wg L. A. Klobutchera i F. H. Ruddle'a)

Różnymi sposobami starano się powiększyć częstotliwość włączania się genów chromosomów dawcy do komórek biorcy [8, 7], ale uzyskano tu efekty stosunkowo nikłe.

Stwierdzono, że w liniach transformantów znajdują się widoczne fragmenty chromosomów dawcy [8, 6]. Fragmenty te mają różną postać (rys. 1 i 2). W niektórych liniach fragmenty okazały się „autonomicznymi jednostkami genetycznymi” [5]. Są to zazwyczaj elementy mało stabilne, ulegające szybkiej dezintegracji. Towarzyszy temu zniknięcie przyswojowej cechy [6, 3]. W innych liniach fragmenty chromosomu dawcy mogą przyłączać się do jednego z chromosomów transformanta. Badanie kariotypu wykazało różne formy połączenia fragmentu z jednym z chromosomów. Przybiera to postać albo centromerycznej fuzji albo terminalnej addycji (ryc. 2).

	Chromosom	TK	GK	PCI
2TGT4		+	+	+
2TGT4a _i		+	+	+
2TGT4b _i		+	-	+
2TGT4c _i		+	-	+
2TGT4e _i		+	-	+
2TGT4f _i		+	+	+
2TGT4g _i		+	+	+
2TGT4h _i		+	+	+
2TGT4i _i		+	+	+

Rys. 2. Ekspresja dającego się dojrzeć transgenomu ludzkiego (2TGT4) w komórkach transformowanych myszy i los fragmentu w ustabilizowanych liniach potomnych. Technika barwi słabo elementy chromosomu człowieka, silnie (z wyjątkiem centromeru) elementy myszy. W różnych liniach hodowlanych element chromosomu ludzkiego zaznaczony jest klamrą. Widać centromeryczną fuzję (2TGTa_i, b_i, c_i, e_i), albo terminalną addycję (2TGTg_i, h_i, i_i). Region centromeru chromosomu myszy jest zaznaczony strzałką. Po prawej stronie diagramu tabela wskazuje ekspresję TK, PGK (w diagramie GK) i PC I w odnośnych subkoloniach

(wg L. A. Klobutchera i F. H. Ruddle'a)

Dość powszechnie stosuje się miano integracji na oznaczenie trwałego przybrania aktywności chromosomu dawcy. Fournier i Ruddle mówią o „integracji fizycznej”. Jak dotąd termin integracja (episomów, wirionów do chromosomu bakterii) oznaczał kowalencyjne włączenie się fragmentu DNA do genomu prokariota. W omawianym przypadku sposób przyłączenia elementów chromosomu dawcy nie został jeszcze wyjaśniony.

Próby przeprowadzone dotąd mają charakter jeszcze bardzo niedoskonały. Nie ma pewności jak długo i w jakiej formie dadzą się utrzymać linie transformantów. Skutki ewentualnego udoskonalenia techniki transferu elementów chromosomowych mogą okazać się nie małe dla manipulacyjnych możliwości przeprowadzania „poprawek” w genomach wyższych organizmów.

Bożydar Szabuniewicz

LITERATURA

- [1] Athwal R. S., McBride O. W. — Serial transfer of a human gene to rodent cells by sequential chromosome-mediated transfer. Proc. Nat. Ac. Sci USA 74, 2943—2947, 1977.
- [2] McBride O. W., Ozer H. L. — Transfer of genetic information by purified metaphase chromosomes. Proc. Nat. Ac. Sci USA 70, 1258—1262, 1973.

- [3] McBride O. W., Burch J. W., Ruddle F. H. — Cotransfer of thymidine kinase and galactokinase genes by chromosome-mediated gene transfer. *Proc. Nat. Ac. Sci USA* 75, 914—918, 1978.
- [4] Burch J. W., McBride O. W. — Human gene expression in rodent cells after uptake of isolated metaphase chromosomes. *Proc. Nat. Ac. Sci USA* 72, 1797—1801, 1975.
- [5] Fournier R. E. K., Ruddle F. H. — Stable association of the human transgenome and host murine chromosomes demonstrated with trispecific microcell hybrids. *Proc. Nat. Ac. Sci USA* 74, 3937—3941, 1977.
- [6] Klobutcher L. A., Ruddle F. H. — Phenotype stabilization and integration of transferred material in chromosome-mediated gene transfer. *Nature* 280, 657—660, 1979.
- [7] Klobutcher L. A., Miller C. L., Ruddle F. H. — Chromosome-mediated gene transfer results in two classes of unstable transformants. *Proc. Nat. Ac. Sci USA* 77, 3610—3614, 1980.
- [8] Miller C. L., Rudle F. H. — Co-transfer of human X-linked markers into murine somatic cells via isolated metaphase chromosomes. *Proc. Nat. Ac. Sci USA* 75, 3346—3350, 1978.
- [9] Willecke K., Ruddle F. H. — Transfer of the human gene for hypoxanthine-guanine phosphoryltransferase via isolated metaphase chromosome into mouse L-cells. *Proc. Nat. Ac. Sci USA* 72, 1792—1796, 1975.
- [10] Willecke K., Lange R., Krüger A., Reber T. — Cotransfer of two linked human genes into cultured mouse cells. *Proc. Nat. Ac. Sci USA* 73, 1274—1278, 1976.

NIKANDRA MIECHUNKOWA — NOWA ROŚLINA PASZOWA

W Związku Radzieckim od ok. 50 lat trwają intensywne poszukiwania nowych roślin paszowych [1]. Z Zachodniej Syberii doniesiono niedawno o możliwości uprawy na paszę nikandry miechunkowej — *Nicandra physaloides* (L.) Gaertn. [2].

Nikandra miechunkowa (rodzina *Solanaceae* — Psiankowate) pochodzi z Peru, skąd zawleczona została do Europy i Azji, gdzie w niektórych krajach występuje jako chwast. Spotyka się ją również w Polsce. Należy do antropofitów nazywanych efemerofitami, czyli roślin obcych zawleczonych do nas przypadkowo w czasach najnowszych, które nie zdążyły się jeszcze zadomowić.

Nikandra jest rośliną jednoroczną osiągającą 30—120 cm wysokości. Łodyga pięciokątna, w górze rozgałęziona, soczysta i delikatna. Liście jajowate lub eliptyczne. Kwiaty o koronie jasnoniebieskiej, w nasadzie białej, rozwijają się w czerwcu. System korzeniowy palowy, do ok. 2 m głębokości. Posiada duże wymagania cieplne. Zakwita po 60—100 dniach od wysiewu.

Nikandra uprawiana jest wyłącznie na kisonkę. Kwintal zielonki dostarcza 15,8 jednostek pokarmowych i 2,11 kg białka strawnego. Sucha masa stanowi 14,25—15,80% całych roślin. Białko zawiera 17 aminokwasów, w tym 8 niezamiennych, co świadczy o jego dobrej jakości odżywczej.

Roślinę tę rozmnaża się z siewu nasion. Nasiona świeżo zebrane nie kiełkują. Zdolność kiełkowania nasion wzrasta w miarę trwania okresu ich prze-

chowowania. Po upływie 1,5 roku wynosi ona ok. 90%. Według Miedwiediewa [4] nasiona nikandry zachowują zdolność kiełkowania do 10–12 lat (w normalnych warunkach przechowywania). Skaryfikacja nasion roztworem stężonego kwasu siarkowego zwiększa zdolność i energię kiełkowania.

Siewu dokonuje się w maju po przejściu przymrozków, w ilości 4 kg nasion na ha. Wschody następują po 14 dniach. Siewki i rośliny starsze giną przy spadkach temperatury od -2°C . Młode siewki rosną powoli. Kulminacja wzrostu występuje od połowy lipca do połowy sierpnia. Dobowe przyrosty na długość wynoszą wówczas 3–7 cm. W tym też okresie rośliny osiągają dojrzałość kośną. Nikandra koszona w lipcu może wydać we wrześniu drugi pokos. Plon zielonki w lata ciepłe i wilgotne dochodzi do 560 q/ha.

W opinii badaczy radzieckich nikandra w klimacie Zachodniej Syberii uchodzi za wartościowszą roślinę kiszonkową, aniżeli kukurydza. Dojrzałość kośną z przeznaczeniem na kiszonkę osiąga ona wcześniej od kukurydzy, tj. przed nadejściem pierwszych przymrozków, które nierzadko uszkadzają tę drugą. Plon zielonki nikandry przewyższa średnio dwukrotnie plon zielonej masy kukurydzy (w Zachodniej Syberii). W doświadczeniach Instytutu Pasz średni plon zielonki nikandry wyniósł 228 q/ha [3]. Na Górnym Altaju w 1970 r. rośliny nikandry osiągnęły ok. 2,5 m wysokości, dając 687 q zielonki z ha. Średni plon zielonej masy kukurydzy w Zachodniej Syberii kształtuje się na poziomie ok. 100 q/ha, jest zatem nadzwyczaj niski. Zielonka z kukurydzy zawiera mniej białka, jednak w jego skład wchodzi więcej aminokwasów niż u nikandry. Obydwie są roślinami ciepłolubnymi, wywodzą się bowiem z sąsiadujących ze sobą ośrodków pochodzenia roślin.

Nikandra zatem okazuje się obiecującą rośliną kiszonkową dla uprawy w Zachodniej Syberii. Zasadniczymi jej niedostatkami jak dotąd są: wrażliwość na niskie temperatury występujące w okresie wschodów i pierwszej fazy wzrostu roślin oraz zawartość znacznych ilości szkodliwych glikozydów. W kiszonce glikozydy tracą swe właściwości trujące. Tym niemniej koniecznym jest dokonanie pełnej oceny zootechniczno-żywnieniowej paszy z nikandry.

Mieczysław Czekalski

LITERATURA

- [1] Czekalski M. — *Introdukcja nowych gatunków roślin paszowych w Związku Radzieckim*, Postępy Nauk Rolniczych, 2: 133–140, 1978.
- [2] Gusiewa W. N. — *Nikandra fizalisowidnaja (Nicandra physaloides (L.) Gaertn.) — nowoje silosnoje rastienije*, s. 154–163. W pracy: Aktualnyje woprosy botaniczeskogo resursowiedienija w Sibirii. „Nauka”. Nowosibirsk 1976.
- [3] Kalinina Z. G. — *Nowyje silosnyje rastienija w Nowosibirskoj oblasti*, Cz. 1: 20–22. Mat. naucznych soobsczenij. Leningrad 1970.
- [4] Miedwiediew P. F. — *Nowyje kormowyje kultury SSSR*. Moskwa 1948.

MISCELLANEA

XII OLIMPIADA BIOLOGICZNA DLA UCZNIÓW
SZKÓŁ ŚREDNICH W ROKU SZKOLNYM 1982/83
POD HASŁEM „GLEBA I ŻYCIE”

Organizatorzy: Ministerstwo Oświaty i Wychowania, Komitet Główny Olimpiady Biologicznej, Zarząd Główny Polskiego Towarzystwa im. M. Kopernika, Zarząd Główny Ligi Ochrony Przyrody.

Zawody Olimpiady są trzystopniowe

Zawody I stopnia	Etap pierwszy od 4.I. do 30.IV.
od 4 stycznia do 6 listopada 1982 r.	Etap drugi — od 1.V. do 6.XI. Eliminacje szkolne od 3.XI. do 6.XI.

Tematyka: Gleba siedliskiem życia
i źródłem pokarmu

A Gleba jako środowisko fizykochemiczne

1. Właściwości wodne gleb i stopień wykorzystania wody przez rośliny
2. Gleba jako środowisko życia roślin i zwierząt
3. Rozmieszczenie roślin i zwierząt w zależności od rodzaju gleby
4. Udział organizmów żywych w rekultywacji nieużytków przemysłowych

B. Wymagania glebowe

1. Wpływ składników mineralnych na produkcję biomasy roślinnej
2. Wpływ kwasowości gleby na stopień przyswajalności składników mineralnych przez rośliny
3. Wpływ wapnowania gleby na rozwój roślin
4. Wpływ skażeń gleby na wzrost i rozwój szaty roślinnej
5. Wpływ ziemi kompostowej na wzrost i rozwój roślin
6. Możliwości hodowli roślin bez wody

C. Gleba jako środowisko biologiczne zwierząt

1. Udział dżdżownic w procesach glebotwórczych
2. Wpływ zanieczyszczeń na życie i rozwój bezkręgowców glebowych
3. Wpływ rodzaju gleby na biomasę zwierzęcą

Zawody II stopnia — od 8.XI.1982 r. do 31.I.1983 r. Eliminacje
okregowe — od 29.I do 31.I.1983 r.

Tematyka: Opanowanie wiedzy biologicznej z zakresu programu szkolnego z uwzględnieniem problematyki ochrony środowiska oraz roli i znaczenia gleby w życiu roślin i zwierząt.

Zawody III stopnia: Eliminacje ogólnopolskie od 9 do 11.IV.
od 1.II. do 11.IV.1983 r.

Tematyka: Opanowanie wiedzy biologicznej z całego programu szkolnego, ochrona i kształtowanie środowiska ze szczególnym uwzględnieniem roli gleby w środowisku.

Gleba i jej urodzajność wysunęły się dziś na naczelne miejsca gdy chodzi o utrzymanie na Ziemi warunków zapewniających rozwój na niej życia. Zjawisko degradacji gleb przybiera na sile. Przed ludzkością zarysowały się wyraźnie trudności jej wyżywienia. Dlatego też Komitet Główny Olimpiady postanowił przybliżyć problemy ochrony gleb młodzieży biorącej udział w XII Olimpiadzie Biologicznej, zwrócić uwagę olimpijczyków na dwa główne aspekty związane:

- a) z wyczerpywaniem żyzności gleb — wyczerpywaniem się substancji odżywczych i zmniejszaniem się powierzchni produkcyjnej;
- b) z szukaniem — poznawaniem środków zaradczych.

Chodzi o to, aby młodzież wykonując samodzielne prace badawcze doświadczać przekonania się, że gleba jest produktem bardzo złożonego procesu kształtującego się pod wpływem kilku czynników. Odpowiednio dobrana tematyka prac — umie nie tylko wzbudzić zainteresowania — ale nakłonić go do samodzielnych obserwacji i doświadczeń. I na ten aspekt prac badawczych należy zwrócić szczególną uwagę.

Tematyka zawarta w dziale A. B. C. zawiera węzłowe problemy związane z glebą.

Wytyczne dotyczące ogólnego tematu:

„Gleba siedliskiem życia i źródłem pokarmu”

Dział A zawiera wskazania z zakresu właściwości fizykochemicznych gleb. Realizując ten temat — olimpijczyk winien zwrócić uwagę na następujące właściwości fizyczne gleb: ciężar właściwy, porowatość, zwięźłość gleb (to siła z jaką spójone są cząstki glebowe), plastyczność, pęcznienie, pojemność wodną, przepuszczalność, przewodność, stosunki cieplne i struktury gleb. Musi zdobyć różne rodzaje gleb — jak gliny, ły (gleby zwięźłe), piaski słabo gliniaste i utwory pylaste (gleby średnio zwięźłe), piaski słabo gliniaste (gleby słabo zwięźłe), piaski i żwiry luźne (gleby luźne). Należy też przeprowadzić doświadczenie na pęcznienie gleb — to jest zdolność wolnych gleb do powiększania objętości przy pochłanianiu wody. W ten sposób uczestnik Olimpiady przekona się jakie gleby mają największy stopień pęcznienia i dlaczego to zagadnienie jest ważne w uprawie roślin. Badając strukturę różnych gleb pod mikroskopem wyróżni różne frakcje i zastanowi się nad ich rolą.

Przed wykonaniem doświadczeń należy sięgnąć do odpowiedniej literatury, aby zdobyć teoretyczne wiadomości dotyczące prowadzenia badań. Dużo wiadomości z tego zakresu zawiera seria zajęć fakultatywnych „Wybrane zagadnienia z agrotechniki” PWZSz, 1972 — praca zbiorowa. W pracy tej znajdują się ciekawe ćwiczenia, jak np. badania trwałości struktury gruzełkowatej gleb. Określanie wilgotności gleb, oznaczanie zawartości wody w glebie, badanie gleb na zawartość próchnicy, badanie wpływu ubijania gleby na wysokość

podsiakania wody, oznaczenie pH gleby, badanie zdolności adsorpcyjnej różnych gleb.

Wszystkie te badania są niezbędne dla zrozumienia swoistości środowiska życia, jakim jest gleba.

Przeprowadzając te wstępne badania dotyczące właściwości fizycznych i chemicznych gleb uczestnik Olimpiady zrozumie, że ilości i skład mikroflory glebowej zmienia się zależnie od warunków: ilości wody, odczynu glebowego, zawartości próchnicy, zawartości substancji mineralnych (mikroelementów).

Punkt 3 — działu A dotyczy rozmieszczenia roślin i zwierząt w zależności od rodzaju gleby.

Zagadnień związanych z tym tematem jest wiele. Olimpijczyk powinien doświadczać udowodnić, że gleba stanowi jeden z najważniejszych czynników umożliwiających określonym roślinom życie na specyficznym podłożu. Wymagania różnych gatunków roślin i zwierząt pod tym względem są rozmaite.

Na podstawie związków roślin z chemicznie różnymi glebami można wyróżnić kilka grup:

- a) rośliny związane z glebami zawierającymi znaczne ilości chlorku sodu, tzw. halofity, czyli słonorośliny.

W zależności od nasycenia gleby żyją tam różne rośliny. Należy odnaleźć te gatunki i przy pomocy przewodnika określić ich przynależność systematyczną, zwracając jednocześnie uwagę na morfologię rośliny;

- b) rośliny mitrofilne występujące na glebach zawierających dużo soli azotowych — wyszukiwanie tych roślin jest łatwe i dostępne;
- c) rośliny glinowe — mające szczególną zdolność gromadzenia w swych tkankach gliny z gleby;
- d) rośliny wapieniodrobne — występują na glebach zawierających większe ilości węglanu wapnia.

W czasie wędrowek turystycznych można zebrać te rośliny — załączyć dokumentację fotograficzną i słowną.

Fizyczna struktura gleby — skała, piasek, glina — są to różne warunki dla życia organizmów zwierzęcych.

Jeśli młodzież zdobyła już umiejętność prawidłowej obserwacji to dostrzeże, że np. na zimnym granitowym podłożu, fauna jest na ogół biedna, natomiast na glebach wapiennych rodzi się życie, masowo występują ślimaki.

Z piaskiem związane jest u nas życie pajaków, owadów i ich larw. Przy obserwacji tych zwierząt należy zwracać uwagę na zdolności przystosowawcze tych zwierząt do warunków życia.

Interesujące są obserwacje lejków na piaskach przedleśnych, na których dnie leży mrówkowiec, czatujący na wędrujące mrówki lub inne owady. Interesujące mogą być obserwacje prowadzone nad wysokimi gliniastymi brzegami rzek, gdzie jaskółki brzegówki budują swoje gniazda. Podobnych obserwacji można zebrać bardzo dużo i w ten sposób doskonale udokumentować punkt 3 działu A.

Punkt 4 — działu A, to udział organizmów żywych w rekultywacji nieużytków przemysłowych. Aby zrealizować ten punkt działu A, należy przepro-

wadzić doświadczenie — ćwiczenie wskazujące, że w glebie żyją mikroorganizmy. W tym celu należy pobrać różne próbki gleb i stwierdzić, że w glebie żyją mikroorganizmy, które w procesie oddychania wydają CO_2 . Należy też przebadać działalność mikroorganizmów glebowych, np. w glebie ogrodowej, kompostowej w piasku oraz w glebach wyjałowionych w warunkach sterylnych, w których nie stwierdza się działalności drobnoustrojów.

Dział B — wymagania glebowe. Pierwsze trzy punkty tego działu dotyczą mineralnego odżywiania roślin. Zapotrzebowanie gleby w dostateczną ilość soli mineralnych ma olbrzymie znaczenie praktyczne, ponieważ w wyniku intensywnych upraw następuje znalezienie gleb i tylko stałe wzbogacanie gleby nawozami zapewnić może stan równowagi. W celu udokumentowania, jak makro- i mikroelementy są niezbędne do wzrostu i rozwoju roślin, zakładając kultury wazonowe, które są najprostszą metodą hodowli roślin w warunkach kontrolowanego ich odżywiania mineralnego — realizacja punktu 6.

Można też założyć hodowle hydroponiczne, czyli bezglebową uprawę roślin. Przy kulturach wazonowych eliminujemy poszczególne pierwiastki i obserwujemy objawy niedoborów, dokładnie je notując.

Punkt 4 działu B — to wpływ skażeń gleby na wzrost i rozwój szaty roślinnej.

Liczne obserwacje terenowe mogą dostarczyć cennego materiału do badań. Zebrany materiał można poddać dokładnej analizie w następujących zakresach: określić np. rośliny występujące na wysypiskach śmieci, określić ich przynależność gatunkową (skorzystać z przewodnika do oznaczania roślin leczniczych, trujących i użytkowych prof. dr. B. Brody i prof. dr. J. Mowrzon, PZWL, oraz z dwóch atlasów „Rośliny towarzyszące człowiekowi” — Z. Schwarz i J. Kober — WSiP 1974).

Zwrócić uwagę na stosunki ilościowe tych roślin, towarzyskość i żywotność badanych roślin, ich okresy wegetacji i kwitności, oraz ekspansji roślin w nowym zmienionym środowisku. Należy również zwrócić uwagę na ogromną rolę w procesie utylizacji odpadów i nieczystości, jaką odgrywają organizmy żywe — bakterie, grzyby, pierwotniaki — no i niemałą rolę odgrywają rośliny zielone. Problem, jakim jest likwidacja odpadów przy użyciu procesów biologicznych — jest problemem ogromnej wagi w dobie współczesnego życia. I dobrze się stało, że te ważne zagadnienia przybliży młodzieży XII Olimpiady Biologicznej. Systematyczne obserwacje, które wyraźnie młodemu człowiekowi ukazują różnice zachodzące w rozwoju tych samych gatunków roślin w różnych środowiskach.

Są np. badania gatunków roślin i zwierząt dominujących na terenach zmienionych przez przemysł, przez nadmierne osuszanie terenu lub nawadnianie, przez wydobywanie glin.

Prace te o charakterze regionalnym wykonane w dobrze znanym otoczeniu mają dla Olimpijczyka nie tylko znaczenie dydaktyczne ale i wychowawcze. Dotyczą bowiem podstaw przyrodniczego i zarazem rolniczego zagospodarowania terenów zdewastowanych przez działalność człowieka.

Zagadnień do opracowania związanych z punktem 4 działu B jest bardzo dużo. Chodzi tylko o to, aby obserwacje przeprowadzone przez Olimpijczyków wykazywały różnice zachodzące w rozwoju tych samych gatunków roślin w różnych warunkach glebowych — w różnych środowiskach.

Należy też zbadać jakie rośliny przystosowują się do danych warunków. Wykrycie tych dominujących gatunków występujących na terenach zdewastowanych — zarolonych, na wysypiskach śmieci, na wyrobiskach może mieć także duże znaczenie użytkowe, gdyż tereny te należy racjonalnie zagospodarować.

Możliwości rekultywacji hałd górniczych — to zagadnienie, które powinni opracować Olimpijczycy mieszkający w okręgach silnie uprzemysłowionych.

Dział C — Gleba jako środowisko biologiczne zwierząt. Dział ten zawiera dość szeroką tematykę dającą uczestnikowi Olimpiady duże pole do działania. Należy zwrócić uwagę Olimpijczyka na trzy główne grupy podziemnego świata zwierząt.

a) Zwierzęta żyjące w ziemi — stale znajdujące tam pokarm i tam się rozrządzające.

b) Zwierzęta, które spędzają w ziemi tylko pewien okres życia.

c) Zwierzęta związane z siedliskiem naziemnym.

Z tych wyżej wymienionych grup związanych — młodzież wybierze jakiegoś przedstawiciela i przeprowadzi nad jego biologią badania.

Punkt pierwszy działu C — sugeruje przebadanie „udziału dżdżownic w procesach glebotwórczych”.

Temat interesujący i w pełni możliwy do realizacji w warunkach szkolnych, należy tylko właściwie zaplanować doświadczenia — wykazujące, że dżdżownice przyczyniają się do spulchnienia i użyźnienia gleb.

Uzasadnić konkretnymi faktami, że dżdżownice są wielkim czynnikiem glebotwórczym. Ponadto należy zbadać jak reagują na kwasowość gleb, w jakich glebach występują licznie, a jakich gleb unikają. Należy też zwrócić uwagę na budowę — tryb życia i adaptację do przebywania w glebie — do borowania podziemnych chodników.

Punkt 2 działu C — „Wpływ zanieczyszczeń na życie i rozwój bezkręgowców glebowych”. Odrębny świat żywy gleby — to zespoły organizmów zwierzęcych wpływających na chemiczną przeróbkę gleby, to pierwotniaki, głównie korzeniółki, wrotki mikroskopijne, nieco większe wazonkowce. Ogromną rolę ekologiczną i ekonomiczną spełniają owady, przebywające pewien okres życia w ziemi.

Nasilający się proces degradacji gleb, ich nadmierna chemizacja wywarły ujemny wpływ na życie organizmów glebowych. Przeprowadzone przez młodzież obserwacje — przez racjonalne zaplanowanie i dobranie odpowiednich związków wpływających na degradację gleb, która wpływa na wzrost, rozwój i działalność fauny glebowej — Olimpijczyk znajdzie odpowiedź na pytanie, jaka dawka tych związków jest optymalna dla badanych organizmów, stwierdzi również, że różne gatunki, różnie reagują na te same czynniki degradujące gleby.

Punkt 3 działu C — „Wpływ rodzaju gleby na przyrost biomasy zwierzęcej”. Produktivność i ekonomika biocenozy jest zagadnieniem bardzo wnikliwie badanym w ostatnich latach ze względu na swe wielkie znaczenie teoretyczne jak i praktyczne. Aby zrealizować ten punkt 3 działu C Olimpijczyk musi poznać istotną cechę biocenozy, a więc jej produktivność, tzn. łączną

biomasę wszystkich populacji. Musi więc poznać i zbadać czynniki, od których zależy produktywność zwierząt. Ponieważ ogólna produkcja żywa każdego środowiska zależy od jego żyzności, tzn. od zawartości w nim substancji nieorganicznych potrzebnych produktom dla zapoczątkowania cyklu.

Należy zwrócić uwagę, że produktywność w biocenozie jest związana ze składem gatunkowym tworzących ją zespołów — i to są fakty, które musi znać młodzież przystępująca do realizacji działu C, punkt 3.

Każda gleba i roślina wymaga innego nawożenia. W związku z tym przechodząc z tych gleb produkty używane są przez zwierzęta jako pasza. Należy więc poznać jakimi roślinami żywią się poszczególne zwierzęta, na jakich glebach rośliny te wydają najlepsze plony. Oznaczyć przyrost wagi zwierząt nakarmionych różną paszą, pochodzącą z różnych typów gleb. (Uwzględnić dawki jakościowe i ilościowe). Obliczyć przyrost masy (biomasy) zwierzęcej, wyprodukowanej w określonym okresie czasu.

Dobra znajomość literatury pozwoli Olimpijczykowi właściwie zaplanować i przeprowadzić prace badawcze — wybrać odpowiednie metody i na tę działalność młodzieży należy zwracać szczególną uwagę.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Казимеж Зелиньски</i> — Биологические аспекты формирования условных рефлексов	331
<i>Анджей Эльжановски</i> — Адаптивные процессы и методы филогенетики	351
<i>Зыгмунт Эвы</i> — Актуальные проблемы эндокринологии птиц	367
<i>Зыгмунт Кшеминьский, Казимир А. Добровольский</i> — Зубр 2000 — успех и проблемы восстановления	379
<i>Мария Бейгер</i> — Роль выбора кормовых растений в процессах дивергенции минирующих перепончатокрылых (<i>Hymenoptera, Tenthredinidae</i>) с замечаниями о происхождении этой группы насекомых	389
<i>Александра Глиневич-Лабендзь</i> — Проблемы защиты позвоночных зверей в Польше	395
<i>Юзеф Вечорек</i> — В деле рецензии на книгу „История жизни“	403

CONTENTS

<i>Kazimierz Zieliński</i> — Biological constraints on conditioning	331
<i>Andrzej Elżanowski</i> — Adaptive processes and phylogenetic methods	351
<i>Zygmunt Ewy</i> — Recent advances in avian endocrinology	367
<i>Zygmunt Krzemiński, Kazimierz Dobrowolski</i> — European bison 2000 — success and problems of restitution	379
<i>Maria Beiger</i> — Significance of host plant selection in evolution of mining sawflies (<i>Hymenoptera, Tenthredinidae</i>) and remarks on their derivation	389
<i>Aleksandra Gliniewicz-Labędź</i> — The problems of the vertebrates preservation in Poland	395
<i>Józef Wieczorek</i> — Review of the book „The history of Life“	403

**Tylko prenumerata zapewnia
regularne otrzymywanie
dwumiesięcznika**

K O S M O S A

Prenumerata krajowa

Warunki prenumeraty

Cena prenumeraty krajowej

rocznie zł 90,—

półrocznie zł 45,—

Prenumeratę na kraj przyjmują Oddziały RSW „Prasa-Książka-Ruch”, oraz urzędy pocztowe i doręczyciele w terminach:

- do 25 listopada na I półrocze roku następnego i na cały rok następny,
- do 10 czerwca na II półrocze roku bieżącego.

Jednostki gospodarki uspołecznionej, instytucje, organizacje i wszelkiego rodzaju zakłady pracy zamawiają prenumeratę w miejscowych Oddziałach RSW „Prasa-Książka-Ruch”, w miejscowościach zaś, w których nie ma Oddziałów RSW — w urzędach pocztowych.

Czytelnicy indywidualni opłacają prenumeratę wyłącznie w urzędach pocztowych i u doręczycieli.

Prenumerata zagraniczna

Prenumeratę ze zleceniem wysyłki za granicę przyjmuje RSW „Prasa-Książka-Ruch”, Centrala Kolportażu Prasy i Wydawnictw, ul. Towarowa 28 00-958 Warszawa, konto NBP XV Oddział w Warszawie Nr 1153-201045-139-11 — w terminach podanych dla prenumeraty krajowej.

Prenumerata ze zleceniem wysyłki za granicę jest droższa od prenumeraty krajowej o 50% dla zleceniodawców indywidualnych i o 100% dla zleceniodawców instytucji i zakładów pracy.

Bieżące i archiwalne numery można nabyć lub zamówić we Wzorcowni Wydawnictw Naukowych PAN-Ossolineum-PWN, Pałac Kultury i Nauki (wysoki parter) 00-901 Warszawa oraz w księgarniach naukowych „Domu Książki”.

Subscription orders for all the magazines published in Poland available through the local press distributors or directly

through the

Foreign Trade Enterprise

ARS POLONA

00-068 Warszawa. Krakowskie Przedmieście 7. Poland.

Our bankers:

BANK HANDLOWY WARSZAWA S.A.

Indeks 36280

Kosmos 4, 331—436, Warszawa 1981.
