

PL ISSN 0023-4249

BIBLIOTEKA

im. Kopernika

Polskie Towarzystwo Przyrodniczków
im. KOPERNIKA

KOSMOS



Tom 38

WARSZAWA 1989

Numer 4 (205)

PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO NAUKOWE

K O S M O S

Rok założenia 1876



Warszawa 1989

Państwowe Wydawnictwo Naukowe

RADA REDAKCYJNA

LESZEK KUŹNICKI (wiceprzewodniczący), WŁODZIMIERZ MICHAJŁOW,
WŁODZIMIERZ OSTROWSKI, HENRYK SZARSKI, PRZEMYSŁAW TROJAN,
ADAM URBANEK (przewodniczący), KAZIMIERZ ZIELIŃSKI
sekretarz: JADWIGA KOBUSZEWSKA

KOMITET REDAKCYJNY

BRONISŁAW CYMBOROWSKI, WŁADYSŁAW GOLINOWSKI, ANTONI HOFFMAN,
WŁODZIMIERZ MICHAJŁOW (redaktor naczelny), ALEKSANDRA PRZEŁĘCKA,
KRZYSZTOF STAROŃ, KAZIMIERZ L. WIERZCHOWSKI
(zastępca redaktora naczelnego), JERZY ŻUK
sekretarz: JADWIGA KOBUSZEWSKA

Adres redakcji: 00-901 Warszawa, Pałac Kultury i Nauki, XIX p.,
Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika
(tel. 20-02-11, wewn. 25-44)

Wydano z pomocą finansową
Polskiej Akademii Nauk

PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO NAUKOWE — WARSZAWA, ul. MIODOWA 10

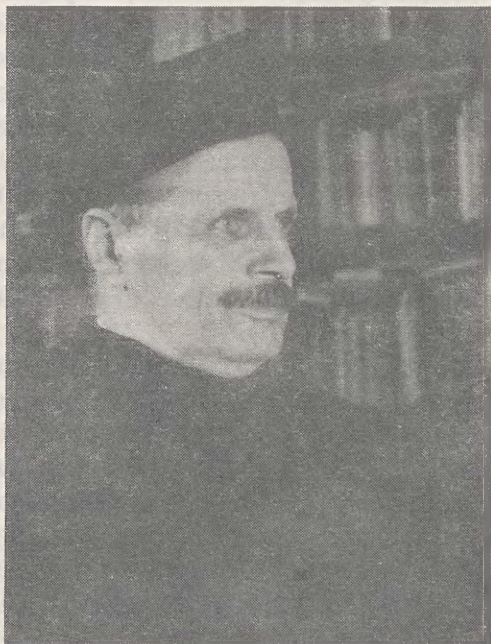
Nakład 1143+97. Ark. wyd. 13,0. Ark. druk. 9,75. Papier druk.
mat. III 71 g. B-1

Oddano do składania 10.VII.89 r. Podpisano do druku w maju 1990 r.
Druk ukończono w maju 1990 r.

Zam. 434/89

Cena zł 250,—

WARSZAWSKA DRUKARNIA NAUKOWA, WARSZAWA, ul. ŚNIADECKICH 8



PROF. DR. HAB. KAROL STARMACH

22 września 1900 — 2 marca 1988

Na początku marca 1988 roku zmarł w Krakowie Profesor Karol Starmach, wybitny hydrobiolog i światowej sławy algolog, członek rzeczywisty Polskiej Akademii Nauk i doktor honoris causa Uniwersytetu Wrocławskiego, twórca i wieloletni kierownik Zakładu Biologii Wód Polskiej Akademii Nauk w Krakowie oraz założyciel i pierwszy redaktor naczelny czasopisma „Acta Hydrobiologica” PAN.

Profesor Starmach urodził się w Mszanie Dolnej u podnóża Gorców, w rodzinie chłopskiej. Wyższe studia przyrodnicze ukończył na Wydziale Filozoficznym Uniwersytetu Jagiellońskiego w roku 1925. Po studiach zostaje asystentem w Katedrze Botaniki na Wydziale Rolniczym UJ, podejmując badania pod kierownictwem znanego i cenionego botanika, profesora Kazimierza Roupperta. W Uniwersytecie Jagiellońskim przechodzi też kolejne szczeble swej kariery naukowej: już w 1927 roku uzyskuje doktorat z filozofii, a w roku 1938 habilituje się z hydrobiologii, na podstawie rozprawy o sestonie Górnej Wisły i Białej Przemszy. Przedwojenne zainteresowania naukowe

Profesora wiązały się szczególnie z fitogeografią i systematyką krajowych glonów wodnych. Z tego okresu pochodzi szereg Jego artykułów naukowych przede wszystkim o sinicach, lecz także o krasnorostach i brunatnicach. Interesował się też wtedy tzw. „zakwitami wody” powodowanymi przez glony i rolą mikroflory w sanitarnej ocenie wód śródlądowych. Także jeszcze przed wojną nawiązuje Profesor współpracę z profesorem Teodorem Spiczakowem, znakomitym zoologiem i ichtiologiem, kierownikiem Zakładu Ichtiobiologii i Rybactwa Uniwersytetu Jagiellońskiego, opracowując glony w prowadzonych przez ten Zakład biologicznych analizach stanu zanieczyszczenia naszych wód. W efekcie Profesor przenosi się z czasem do tej placówki, gdzie daje się poznać także jako bardzo sprawny organizator, zwłaszcza przy budowie Rybackiej Stacji Doświadczalnej UJ w Mydlnikach koło Krakowa. Jak często podkreślał Profesor Starmach, profesor Spiczakow, obok profesora

Roupperta, wywarł największy wpływ na ukształtowanie się jego dróg i zainteresowań naukowych.

Po najeździe hitlerowskim na Polskę, Profesor Starmach wraz z innymi uczonymi z Uniwersytetu Jagiellońskiego został aresztowany w słynnej „Sonderaktion Krakau” i wraz z nimi więziony był w obozach koncentracyjnych Sachsenhausen i Dachau. Po wyzwoleniu, w latach czterdziestych i we wczesnych latach pięćdziesiątych, już jako kierownik Katedry Ichtiobiologii i Rybactwa UJ, poszerza Profesor swe badania o tematykę ichtiologiczną: morfologię, biologię i ekologię ryb słodkowodnych oraz hodowlę i produkcję ryb ważnych gospodarczo. Powstaje wiele artykułów naukowych i dwa podręczniki, w tym „Życie ryb słodkowodnych”.

Stopniowo aktywność naukowa Profesora Starmacha obejmuje coraz więcej dziedzin hydrobiologii i dotyczy coraz szerszych jej zagadnień, jak: hydrobiologia sanitarna, w tym teoretyczne i praktyczne problemy zanieczyszczenia wód, chemia wód śródlądowych, klasyfikacja biocenotyczna wód naturalnych i skażonych, a szczególnie klasyfikacja rzek, metodologia biocenotycznych badań zbiorników wodnych oraz metodyka fitosocjologicznych badań glonów; Profesor jest twórcą tej metody i konsekwentnie rozwija ją w swych dalszych pracach. Jednocześnie coraz bardziej uwidacznia się aktywność Profesora, wynikająca z Jego troski o rozwój hydrobiologii w Polsce. Idzie tu o kreowanie nowych ośrodków badawczych i organizację badań hydrobiologicznych, o hierarchię kierunków badań, jak wreszcie o kształcenie nowych kadr hydrobiologów, których znaczny ówczesny niedobór wynikał m.in. z bolesnych strat w czasie okupacji wojennej.

W latach pięćdziesiątych, wśród polskich botaników powstaje myśl wydawania seryjnego wydawnictwa monograficznego pt. „Flora słodkowodna Polski”, poświęconego głównie glonom. Wydawnictwo związane zostało z Instytutem Botaniki Polskiej Akademii Nauk w Krakowie, w którym Profesor staje się niestrudzonym opiekunem tego wydawnictwa, a jednocześnie jego najpłodniejszym autorem, publikując w nim 8 monografii o różnych grupach glonów.

W 1958 roku, m.in. dzięki życzliwości i pomocy ówczesnego rektora Uniwersytetu Jagiellońskiego, profesora Zygmunta Grodzińskiego, tworzy Profesor Starmach w tej uczelni Katedrę Hydrobiologii i zostaje jej kierownikiem. Pełni tę funkcję przez wiele lat, aż do przejścia na emeryturę w roku 1970. Katedra, początkowo szczupła kadrowo i słabo wyposażona, pod kierunkiem Profesora włączyła się aktywnie w nurt badań hydrobiologicznych, współpracując i korzystając z pomocy innych krakowskich ośrodków badawczych, przede wszystkim Zakładu Biologii Wód PAN. Ze swej strony, od początku swego istnienia, Katedra zasilala młodymi hydrobiologami krakowskie i pozakrakowskie placówki hydrobiologiczne. Profesor Starmach prowadził wykłady z „Hydrobiologii” i z „Biologii sanitarnej”, które stały na wysokim, nowoczesnym poziomie i świadczyły o Jego wielkiej wiedzy i erudycji. Były one bardzo cenione i popularne wśród studentów i cieszyły się zawsze dużą frekwencją. Osobowość Profesora przyciągała też do Katedry wielu magistrantów; corocznie było ich kilku lub kilkunastu. Profesor był zawsze życzliwym ich opiekunem, poświęcał im wiele swego czasu, a wielu z nich z zaangażowaniem brało udział w naukowych badaniach Katedry. Jako nauczyciel akademicki Profesor Starmach wypromował około 100 magistrów i prawie 40 doktorów, z których niemało jest już obecnie profesorami lub docentami. W tym okresie, obok intensywniej działalności naukowej i dydaktycznej, staje się Profesor aktywnym organizatorem i animatorem badań hydrobiologicznych w naszym kraju, zwłaszcza na południu Polski. Jest twórcą krakowskiej szkoły hydrobiologicznej, w której badania biocenotyczne i ekosystemalne różnego typu wód śródlądowych oparte są na pogłębionej wiedzy o różnorodności biocenoz, na biologii i ekologii gatunków oraz na ich dokładnym taksonomicznym rozpoznaniu. Z jego inicjatywy, duże zespoły krakowskich naukowców, przy współudziale badaczy z innych ośrodków hydrobiologicznych w kraju, prowadziły w latach sześćdziesiątych i siedemdziesiątych wieloletnie badania ekologiczne wszystkich większych rzek karpaccich w Polsce, unikalne na taką skalę w Europie, a niezwykle pilne ze względu na postępującą zabudowę hydrotechniczną i zanieczyszczenie tych rzek. Troska o ochronę naszych wód śródlądowych przed nasilającym się skażeniem była istotą bardzo wielu poczynań Profesora. Obok bogatej aktywności naukowej, teoretycznej i praktycznej, propagował też niestrudzenie idee ochrony wód i ich zasobów w Polsce zarówno na forum naukowym, jak i wśród szerokich kręgów społeczeństwa i ośrodków decydenckich.

Przejście Profesora na emeryturę w 1970 roku nie osłabiło znacząco jego aktywności, zwłaszcza aktywności naukowej. Z całą pasją poświęcił się teraz badaniom swych ulubionych glonów — także w rodzinnym domu w Mszanie Dolnej, gdzie miał własne laboratorium badawcze. Powstają dalsze tomy „Flory słodkowodnej Polski” i wiele artykułów naukowych. Profesor zasiada też nadal w różnych radach naukowych, pisze recenzje, prowadzi seminaria naukowe, udziela porad i konsultacji wielu osobom i instytucjom, jak też

odwiedza różne ośrodki naukowe w kraju. Aż do ostatnich chwil swojego życia jest autentycznie twórczy, zachowując niezwykle sprawność umysłową i fizyczną.

Choć związany przede wszystkim z Krakowem i Polską południową, był Profesorem postacią znaną i bardzo cenioną we wszystkich ośrodkach hydrobiologicznych w kraju. Niektóre z nich obficie korzystały z Jego porad i pomocy. Współpracował też z szeregiem zagranicznych placówek badawczych i z wieloma hydrobiologami i specjalistami od glonów z całego świata. Brał udział w licznych zjazdach i sympozjach międzynarodowych i odwiedzał wiele zagranicznych ośrodków hydrobiologicznych. Duża liczba jego publikacji ukazała się w znanych pismach za granicą. Był tam też niestrudzonym propagatorem osiągnięć nauki polskiej.

Profesor Starmach był członkiem honorowym lub zwyczajnym wielu towarzystw naukowych, m.in. Polskiego Towarzystwa Botanicznego, Polskiego Towarzystwa Hydrobiologicznego — którego był współzałożycielem — i Międzynarodowego Towarzystwa Limnologicznego. Uczestniczył w pracach wielu komitetów i rad naukowych, m.in. Komitetów: Botanicznego, Ekologicznego i Hydrobiologicznego Polskiej Akademii Nauk, Komitetu Zagospodarowania Ziemi Górskich PAN, Komisji Biologicznej Oddziału Krakowskiego PAN i Rady Naukowej Zakładu Biologii Wód PAN. Był laureatem wielu nagród państwowych, m.in. Nagrody Państwowej I stopnia i Nagrody Ministra Nauki, Szkolnictwa Wyższego i Techniki. Nagrodzony był też licznymi odznaczeniami państwowymi, m.in. Krzyżem Komandorskim Orderu Odrodzenia Polski, Medalem Komisji Edukacji Narodowej, Medalem Zwycięstwa i Wolności 1945, Złotą Odznaką „Zasłużony dla Województwa Katowickiego”, Złotą Odznaką „Za zasługi dla Ziemi Krakowskiej” i Odznaką Grunwaldzką.

Na dorobek piśmienniczy Profesora Starmacha składa się przeszło 200 artykułów i innych prac naukowych, recenzji, artykułów popularyzacyjnych, publicystycznych i innych, nie licząc wielu nie opublikowanych ekspertyz i opracowań specjalistycznych, które Profesor wykonał na zlecenie szeregu instytucji. Napisał też ponad 200 książek: podręczników, syntez naukowych, opracowań monograficznych oraz skryptów. Niektóre z nich miały po dwa lub nawet po trzy wydania. Wyczerpujący spis publikacji Profesora, zestawiony przez prof. dr Jadwigę Siemińską z Zakładu Algologii Instytutu Botaniki PAN w Krakowie, wieloletnią i bliską Jego współpracownicę, zamieszczony jest w tomie 31 *Acta Hydrobiologica*. Zdumiewać musi, a jednocześnie budzić szczery podziw, że przy tak olbrzymiej i wielostronnej twórczości naukowej, znajdował Profesor czas na intensywną działalność pedagogiczną i organizacyjną, którą prowadził zresztą z pełnym sukcesem.

Profesor Starmach wywierał głęboki wpływ na swych uczniów i współpracowników. Pozostanie też w ich pamięci na zawsze jako człowiek o szlachetnych cechach charakteru i wybitnej osobowości. Jego wyrazista sarmacka

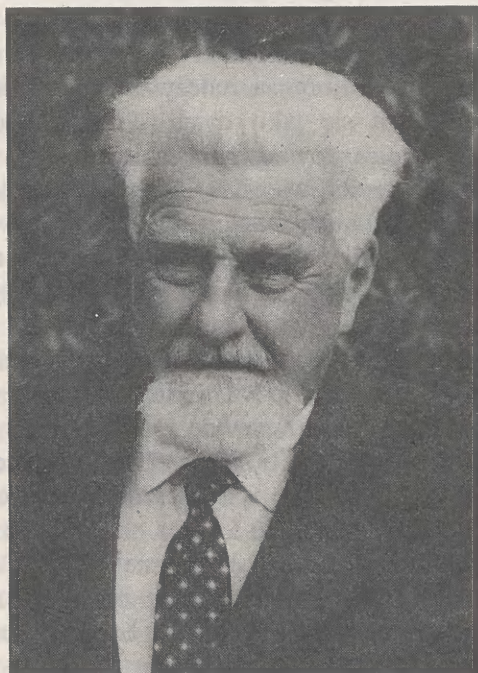
uroda, bezpośredni sposób bycia, duże poczucie humoru oraz pogodne, przyjazne i pełne życzliwości usposobienie zjednywały Mu wszystkich. Był też człowiekiem niezwykle prawym i skromnym, potrafiącym przy tym szczerze, a nieraz bez ogródek, wyrazić swoją opinię. Jako nauczyciel i wychowawca nigdy nie narzucał swych poglądów czy rozwiązań, pozostawiając swym uczniom dużo samodzielności i oczekując ich inicjatywy. W każdej chwili natomiast gotów był służyć im swoim czasem, radą i doświadczeniem. Skorzystało z tego wielu. Odejście Profesora Starmacha jest dla Jego uczniów i współpracowników, a także dla społeczności uczonych polskich, bolesną i niepowetowaną stratą.

Ryszard Sowa

EUGENIUSZ KOŚMICKI

Instytut Nauk Społecznych AR
Poznań

UWAGI O ŻYCIU I DZIELE KONRADA LORENZA (1903-1989)



Dnia 27 lutego 1989 roku zmarł w wieku 85 lat, w wyniku niewydolności nerek, w swoim domu w Altenbergu (okręg Tulln) koło Wiednia światowej sławy uczoney Konrad Zacharias Lorenz. Należał on do najbardziej fascynujących osobowości naukowych XX wieku. Niewątpliwie bardzo trudno odpowiedzieć na pytanie, kim był właściwie Konrad Lorenz. Najprościej można go chyba scharakteryzować jako jednego z największych przyrodników naszego stulecia. Jednakże takie określenie nie wyczerpuje wcale bogatej i różnorodnej działalności tego uczonego.

Konrad Lorenz był jednak przede wszystkim założycielem nowej nauki — etologii. Nauka ta zajmuje się badaniem biologii zachowania zwierząt i ludzi. Jednocześnie Lorenz był prekursorem szybko obecnie rozwijającej się ewolucjonistycznej teorii poznania, inaczej epistemologii ewolucjonistycznej. Usiłuje

ona wyjaśnić podstawy działalności poznawczej człowieka. W miejsce spekulacji filozoficznych, nauka ta proponuje mechanizm ludzkiego poznania, oparty na współczesnej wiedzy biologicznej, społecznej i filozoficznej. Konrad Lorenz był też wielkim humanistą. Wskazywał on w swoich pracach na zagrożenia człowieka i środowiska we współczesnym świecie. Krytykował zanik głębszych uczuć we wzajemnych stosunkach międzyludzkich, charakterystyczny dla cywilizacji przemysłowej. Od początku lat siedemdziesiątych zaangażował się bardzo aktywnie w ochronę przyrody. Był zarazem jednym z najbardziej popularnych uczonych współczesnych. Jego niekonwencjonalny sposób życia i pracy — często w butach gumowych i kąpielówkach wśród zwierząt, szczególnie szarych gęsi, wywoływał szerokie zainteresowanie wielu ludzi i uczynił go sławnym na całym świecie.

Aby zrozumieć osiągnięcia Lorenza, należy zatrzymać się na kilku szczegółach jego biografii. Urodził się jako drugi syn znanego chirurga Adolfa Lorenza, uchodzącego za ojca nowoczesnej ortopedii. Był 18 lat młodszy od swojego brata Alberta. Przodkowie K. Lorenza wywodzili się z różnych zakątków rozległej monarchii austro-węgierskiej. Dzieciństwo spędził w Altenbergu, w dużej willi i otaczającym ją parku. W Altenbergu poznał już we wczesnym dzieciństwie Margarethe Gebhardt, przyszłą swoją żonę. We Wiedniu ukończył studia medyczne i zoologiczne.

Już w wieku 6 lat hodował i obserwował różne zwierzęta. Początkowo były to głównie salamandry i młode kaczki. Niektóre hodowane przez niego zwierzęta stały się później bardzo sławne, gdyż Lorenz opisał je szeroko w swoich artykułach i książkach. Stały się one zwierzętami o znanej powszechnie „osobowości”. Dotyczy to przede wszystkim kawki Czok i gąski Martiny, czy też szpaka Hansi. Już w roku 1926 Lorenz odkrył u kawki Czok zjawisko „wpojenia” („Prägung”, „imprinting”). Wpojenie stanowi specyficzną formę uczenia w ściśle określonym okresie życia, gdy zwierzę uczy się ważnych dla siebie informacji, np. rozpoznawania rodziców. Bardzo sławna stała się gąska Martina, która traktowała uczonego jak swoją „matkę”, postępując za nim „gęsiego”. Od tego czasu Lorenz wiele zajmował się szarymi gęsiami, które traktował jako zwierzęta wyjątkowo oddane i przywiązane do człowieka. Osobowość Martiny uwiecznił potem Konrad Lorenz w swoich książkach i artykułach. Natomiast szpak Hansi dopomógł Lorenzowi zrozumieć istotę zachowania wrodzonego, mającego spontaniczny charakter. W latach trzydziestych (między 1931 a 1937) ukształtowała się ostatecznie etologia jako nauka badająca zachowanie się zwierząt. Była to w dużej mierze zasługa Lorenza.

W roku 1940 Lorenz otrzymał profesurę na Uniwersytecie w Królewcu, w zakresie psychologii. W tym też okresie Lorenz zainteresował się szeroko problematyką teorii poznania. W latach czterdziestych stworzył początki ewolucjonistycznej teorii poznania. Kantowskie *a priori* tłumaczył jako wynik procesów doboru naturalnego na skutek działania procesów ewolucji. Dawne

miasto Kanta przyczyniło się do ukształtowania zainteresowań Lorenza tym filozofem. W Królewcu odkrył też charakterystyczne cechy młodych zwierząt, różniące je od dorosłych osobników. Cechy te określał jako „schemat dzieciątka”. Wywołują one u dorosłych osobników przywiązanie do swoich młodych i opiekę nad nimi. W tym okresie Lorenz uległ też przejściowo pewnym wpływom ideologii nazistowskiej. Zajmując się cechami domestykacji (udomowienia) uważał, że niektóre grupy lub narody wykazują je w szerszym stopniu niż inne. Jednostki te traktował jako mniej wartościowe pod względem etycznym. Później jednak żałował bardzo tych twierdzeń. Praca naukowa w Królewcu nie trwała jednak długo, gdyż uczony powołany został do wojska, gdzie pełnił funkcję psychiatry w niemieckim szpitalu wojskowym w Poznaniu. Potem był lekarzem na froncie wschodnim, tam też dostał się do niewoli rosyjskiej w roku 1944. Przebywał w niej do roku 1948 (głównie w Armenii, w okolicy Erewania).

Początkowo Lorenz pracował naukowo w Austrii. Jednakże już w roku 1950 przesiedlił się wraz ze współpracownikami (Irenäus Eibl-Eibesfeldt, Wolfgang Schleidt, Heinz Prechtl) do zamku Buldern k. Münster, gdzie został dyrektorem nowo powstałego Instytutu Fizjologii Zachowania im. Maxa Plancka. W roku 1958 Instytut ten rozpoczął swoją działalność w Seewiesen w Górnej Bawarii. Powstanie Instytutu w Seewiesen, jak też program jego działalności badawczej był w dużej mierze osobistą zasługą Lorenza; był dyrektorem tego instytutu do roku 1973, kiedy to przeszedł na emeryturę. W Seewiesen ugruntowała się ostatecznie jego światowa sława.

W roku 1973 powrócił ponownie do Altenbergu i zamieszkał w domu swoich rodziców. Od 1974 był dyrektorem Wydziału Socjologii Zwierząt w Austriackiej Akademii Nauk. Ukoronowaniem osiągnięć naukowych Lorenza jest nagroda Nobla, przyznana w 1973 roku w dziedzinie medycyny i fizjologii (wspólnie z N. Tinbergenem i K. von Frischem) za osiągnięcia w zakresie badań nad zachowaniem się zwierząt. Otrzymane pieniądze przeznaczył na budowę ogromnego akwarium dla ryb morskich (32 000 l pojemności) w swojej willi w Altenbergu.

Od początku lat siedemdziesiątych Lorenz zajął się intensywnie problemami ochrony środowiska, będąc m.in. rzecznikiem „Grupy Ekologia”, zrzeszającej uczonych zainteresowanych tymi problemami. Działalność Lorenza przyczyniła się do zamknięcia jedynej ukończonej elektrowni atomowej w Austrii (Zwentendorf), jak również do odrzucenia energii atomowej przez ludność Austrii (w ogólnonarodowym plebiscycie). Krytyka Lorenza przyczyniła się do zaniechania budowy elektrowni wodnej w Hainburgu i ocalenia okolicznych naturalnych lasów łęgowych, największych w Europie Środkowej. W latach osiemdziesiątych uchodził za najbardziej charyzmatyczną postać wśród niemieckojęzycznych obrońców środowiska i traktowany był jako senior tego ruchu.

W roku 1981 założono Instytut Konrada Lorenza w Austriackiej Akademii

Nauk. Zajmuje się on badaniem zachowania się szarych gęsi (pracownia w Grünau), ryb (Altenberg), drapieżnych kotowatych (Bruck an der Mur). Kierownikiem tego Instytutu był aż do swojej śmierci sam Konrad Lorenz. W roku 1981 powstało w Göttingen Towarzystwo Konrada Lorenza na rzecz Ekologii i Etologii (Konrad Lorenz — Gesellschaft für Umwelt — und Verhaltenskunde), które zajmuje się upowszechnieniem dorobku naukowego Lorenza i jego uczniów. Założycielami tego Towarzystwa są dwaj znani uczniowie Lorenza (obecnie profesorowie): Antal Festetics i Irenäus Eibl-Eibesfeldt. Festetics jest też autorem bogato ilustrowanej książki pt. „Konrad Lorenz. Aus der Welt des grossen Naturforschers” (München-Zürich 1983, Piper Verlag, ss. 159). Książka ta przedstawia w ciekawy sposób drogę życiową Lorenza i jego najważniejsze osiągnięcia naukowe.

Konrad Lorenz znany jest głównie jako założyciel — wraz z N. Tinbergenem — etologii rozumianej jako wyodrębnionej z biologii dyscypliny badawczej. Powstała ona jako samodzielna dyscyplina dopiero w latach trzydziestych naszego stulecia. Pierwszy etap jej rozwoju, trwający do połowy lat sześćdziesiątych, nazywany jest europejską etologią klasyczną. W tym okresie większość badań oparta była na bezpośredniej obserwacji zwierząt w ich naturalnym środowisku. Lorenz zastosował do badań nad zachowaniem metodę porównawczą, rozwiniętą uprzednio w badaniach anatomiczno-porównawczych. Wynikiem badań etologicznych były wykazy zachowania się zwierząt, które określano mianem etogramów.

Główną zasługą Lorenza było wyjaśnienie roli zachowania wrodzonego u zwierząt. W ostrej polemice z behawiorystami odrzucającymi całkowicie pojęcie „zachowania wrodzonego” (instynktu) i witalistycznie zorientowanymi biologami powstało etologiczne, naukowe pojęcie zachowania wrodzonego. Zachowanie to konstytuują następujące elementy: 1) zachowanie apetycyjne — poszukiwawcze, 2) pojawienie się bodźców kluczowych i zadziałanie wrodzonego mechanizmu wyzwalamącego, 3) stała seria ruchów mięśni lub gruczołów — koordynacja wrodzona, 4) faza uspokojenia.

Zachowanie apetycyjne polega na wzroście nie ukierunkowanej aktywności zwierzęcia. Zwierzę poszukuje aktywnie sytuacji, która będzie działać wyzwalamąco na wystąpienie określonej koordynacji dziedzicznej. Czynniki wyzwalamące zachowanie dzieli się na bodźce kluczowe środowiskowe i wyzwalamce socjalne. Te ostatnie są określonymi własnościami zwierzęcia służącymi do nawiązania kontaktu z innymi zwierzętami. Wrodzony mechanizm wyzwalamący stanowi wynik przystosowania organizmu do określonej sytuacji bodźcowej. Czynność wrodzona ma natomiast charakter stereotypowy, polegający na wykonaniu koordynacji ruchów określanych mianem koordynacji dziedzicznej lub wrodzonej.

Konrad Lorenz przyczynił się do wyjaśnienia wzajemnej zależności między zachowaniem wrodzonym a zachowaniem wyuczonym. Nastąpiło to dopiero na początku lat sześćdziesiątych. Zachowanie wrodzone stanowi wynik wzaje-

mnego oddziaływania między gatunkiem a środowiskiem, co prowadzi do przystosowania do danego środowiska, za pomocą zmian dziedzicznych i naturalnej selekcji. Swoją specyficzną postać zawdzięcza zachowanie wrodzone procesom filogenetycznym. Natomiast uczenie się stanowi przystosowawczą modyfikację zachowania, powstałą w czasie ontogenezy osobnika w wyniku interakcji jednostki z jej środowiskiem. Lorenz zapoczątkował definiowanie zachowania wrodzonego i wyuczonego na podstawie pochodzenia danego sposobu zachowania.

Wiele kontrowersji wywołały poglądy Lorenza na agresję, zwłaszcza od czasów klasycznego już jego opracowania „Tak zwane zło” (1963). Według poglądów Lorenza, agresja nie ma charakteru destrukcyjnego, pełniąc istotną funkcję w utrzymaniu gatunku. Agresja jest przejawem konkurencji pomiędzy osobnikami, znajdując swój wyraz w popędzie do walki przeciwko członkom własnego gatunku. Większość aktów agresywnych nie polega zazwyczaj na bezpośrednim starciu fizycznym. U dużej większości zwierząt agresja występuje w formie zrytualizowanej, tj. w postaci walk turniejowych lub zachowania dominującego i uległego, jak też ucieczki.

Lorenz podkreślał już w latach czterdziestych znaczenie badań etologicznych nad człowiekiem. W sposób systematyczny zostały one zapoczątkowane od roku 1970. Etologię człowieka określa się jako interdyscyplinarnie ukierunkowaną biologię ludzkiego zachowania. Przez zachowanie etologowie określają kompleksowe ruchy i działania osobników oraz wzajemne interakcje osobników i grup. Badania etologiczne nad człowiekiem nawiązują ściśle do prac Lorenza. Prowadzone są one m.in. w Pracowni Badawczej Etologii Człowieka w Andechs (Forschungsstelle für Humanethologie) kierowanej przez Irenäusa Eibla-Eibesfeldta, najwybitniejszego ucznia Lorenza.

W swoich książkach Lorenz nawiązywał często do problemów przyszłości człowieka, wskazując na występujące tu główne niebezpieczeństwa i zagrożenia. Szczególnie widoczne jest to w wydanej w roku 1985 książce „Regres człowieczeństwa”. Wskazywał w niej, że pierwotnie naturalne i przystosowane popędy i tendencje w zachowaniu straciły we współczesnych warunkach swój sens biologiczny i stały się niekiedy niebezpieczne. Do najgroźniejszych z nich zaliczał ciągly wzrost gospodarczy i nadmierny przyrost naturalny populacji ludzkiej, konkurencję między ludźmi o prestiż, czy też dobra materialne. Przez całe swoje życie Lorenz był racjonalistą i wierzył w możliwości ludzkiego rozumu. Jednocześnie dostrzegał niebezpieczeństwo ulegania instynktom i emocjom, sięgającym jeszcze epoki paleolitycznej. Odrzucał też jakąkolwiek wiarę w cuda i zjawiska nadprzyrodzone. Uważał m.in., że dusza człowieka (w rozumieniu procesów psychicznych i behawioru) jest bardziej śmiertelna niż ciało. Jednocześnie twierdził, że współczesny człowiek jest dopiero ogniwem pośrednim między małpami a „prawdziwym człowiekiem” przyszłości. O wielkim wpływie Konrada Lorenza na współczesną naukę świadczy wydana — z okazji osiemdziesięciopięciolecia urodzin uczonego — praca zbiorowa „Krağ

wokół Konrada Lorenza. Idee, hipotezy, poglądy” pod redakcją jego ucznia Wolfganga Schleidta (*Der Kreis um Konrad Lorenz. Ideen, Hypothesen, Ansichten*, Hrsg. von Wolfgang Schleidt, Berlin-Hamburg 1988, Paul Parey). Zawiera ona 47 opracowań przyjaciół i uczniów, którzy wskazują w swych pracach, jakie idee, hipotezy i poglądy Konrada Lorenza oddziaływały na ich własne myślenie naukowe. W opracowaniach tych uwidacznia się wielki podziw i wdzięczność wobec tego wybitnego uczonego i jednocześnie jednej z najciekawszych osobowości naszego stulecia.

NIEKTÓRE WAŻNIEJSZE PUBLIKACJE KONRADA LORENZA

1931. Beiträge zur Ethologie sozialer Corviden, w: *Journ. f. Ornithologie* 79, 67-127.
1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels, w: *Journ. f. Ornithologie* 83: 137-215 i 289-413.
1937. Über den Begriff der Instinkthandlung, w: *Folia biotheoretica*, Ser. B. 2 (Instinctus), 17-50.
1937. Über die Bildung des Instinktbegriffes, w: *Die Naturwiss.* 25, 289-300, 307-308 i 324-331.
1940. Durch Domestikation verursachte Störungen arteinigen Verhaltens, w: *Zeitschr. f. angew. Psychol. u. Charakterkunde* 59, 1-81.
1941. Kants Lehre vom Apriorischen in Lichte gegenwärtiger Biologie, w: *Blätter f. Deutsche Philosophie* 15, 94-125.
1942. Induktive und teleologische Psychologie, w: *Die Naturwiss.* 30, 133-143.
1943. Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung, w: *Zeitschr. f. Tierpsychologie* 5, 235-409.
1949. Er redete mit dem Vieh, den Vögeln und den Fischen, Wien (książka przetłumaczona na język polski. Opowiadania o zwierzętach, Kraków, 1972).
1950. So kam der Mensch auf den Hund, Wien (książka przetłumaczona na język polski, I tak człowiek trafił na psa. Kraków 1969).
1954. Moralanaloges Verhalten geselliger Tiere, w: *Forschung und Wirtschaft* 4, 1-23.
1961. Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens, w: *Zeitschr. f. Tierpsychologie* 18, 139-187.
1969. Das sogenannte Böse. Zur Naturgeschichte der Aggression, Wien (książka przetłumaczona na język polski, Tak zwane zło. O historii naturalnej agresji, Warszawa, 1975).
1964. Darwin hat recht gesehen, Pfullingen (książka).
1965. Über tierisches und menschliches Verhalten. Aus dem Werdegang der Verhaltenslehre. Gesammelte Abhandlungen, Bd. I-II, München (książka).
1965. Evolution and Modification of Behaviour, Chicago (książka).
1967. Die instinktiven Grundlagen menschlicher Kultur, w: *Die Naturwiss.* 54, 377-388.
1971. Naturschutz und Ethik, w: *Blätter für Naturschutz* 51, 31-33.
1971. Der Mensch, biologisch gesehen, w: *Studium Generale* 24, 495-515.
1971. Die acht Todsünden der zivilisierten Menschheit, w: *Sozialtheorie und soziale Praxis*, s. 281-340, Meisenheim (1973 w formie książkowej).
1973. Die Rückseite des Spiegels. Versuch einer Naturgeschichte menschlichen Erkennens, München (książka przetłumaczona na język polski, Odwrotna strona zwierciadła. Próba historii naturalnej ludzkiego poznania, Warszawa, 1978).
1978. Vergleichende Verhaltensforschung. Grundlagen der Ethologie, Heidelberg (książka, podręcznik etologii).
1979. Das Jahr der Graugans, München (książka).
1983. Der Abbau des Menschlichen, München (książka przetłumaczona na język polski, Regres człowieczeństwa, Warszawa, 1986).
1988. Hier bin ich — Wo bist du? Ethologie der Graugans, München (książka).
1988. Rettet die Hoffnung. Gespräche mit Kurt Mündl, Wien (książka).

MICHAŁ WOYCIECHOWSKI

Instytut Systematyki i Ewolucji

Zwierząt PAN

Kraków

EWOLUCJA ZACHOWAŃ SPOŁECZNYCH BŁONKÓWEK

WSTĘP

Sam tytuł tego opracowania jest już deklaracją autora w kwestii podejścia do przedstawianego tematu. Mówiąc o ewolucji zachowań błonkówek (*Hymenoptera*) zakładam, co jest zgodne z moim przekonaniem, że zachowania te są zdeterminowane genetycznie, a więc podlegają doborowi naturalnemu w sensie teorii darwinowskiej. To trywialne wydawałoby się stwierdzenie zobowiązuje mnie do przyjęcia już mniej oczywistej teorii doboru krewniaczego (kin selection), którego matematyczne podstawy podał w 1964 roku Hamilton oraz do posługiwania się koncepcją strategii ewolucyjnie stabilnej (ESS — evolutionarily stable strategy), zaproponowaną przez Maynarda Smitha i Price'a w 1973 roku. Na tych właśnie podstawach omówię pokrótce współczesne poglądy na temat powstania i (co uważam za nie mniej ważne) utrzymywania się układów socjalnych błonkówek. W tej dyskusji odwoływać się będę głównie, ale nie wyłącznie, do wyników prac własnych bądź tych prac, których byłem współautorem. W związku z tym omawiać będę jedynie zachowania mrówek (*Formicidae*) i pszczoły miodnej (*Apis mellifera* L.), pomijając pozostałe grupy społecznych błonkówek. Z konieczności więc obraz ewolucji zachowań błonkówek ograniczony będzie tylko do niektórych jej kierunków, które dzięki przedstawionym tu obserwacjom bądź teoretycznym spekulacjom stają się, moim zdaniem, nieco bardziej zrozumiałe. Na wstępie jednak przypomnę wspomniane na początku teorie i założenia, leżące u podstaw socjobiologii, którą zgodnie z tym co powiedział Hoffman (1983) traktuję „nie tyle jako dziedzinę nauki, ile program badawczy, teorię naukową — czy może lepiej grupę teorii — z dziedziny ekologii i etologii ewolucyjnej”.

DOBÓR KREWNIACZY — CZYLI POCZĄTKI SOCJOBIOLOGII

GENETYCZNE PODOBIENSTWO OSOBNIKÓW

Fisher (1918) i Wright (1922) pierwsi zdefiniowali i stosowali miarę genetycznego pokrewieństwa osobników. Miara tą, zwaną współczynnikiem pokrewieństwa (r), jest średni udział posiadanych przez osobniki identycznych

genów, pochodzących od ich wspólnego przodka. Wartość tego współczynnika rozkłada się zależnie od tego, czy rozpatrujemy diploidy czy też haplo-diploidy, jakimi są z reguły błonkówki (samice są diploidalne, samce są haploidalne. Istota różnic między haploidami i haplo-diploidami, na którą H a m i l t o n (1964) pierwszy zwrócił uwagę, i z której wyciągnął bardzo ogólne wnioski, była już wielokrotnie szczegółowo omawiana także w polskiej literaturze (U r b a n e k 1980, Ł o m n i c k i 1983, W o y c i e c h o w s k i 1985a, 1988). Najogólniej można ją podsumować następująco. W każdym ze swoich plemników haploidalny samiec przekazuje ten sam zestaw wszystkich swoich genów. W wyniku tego, siostry będące córkami tego samego ojca i tej samej matki (pełne siostry) łączy średnio $r=0,75$ (0,5 od ojca + 0,25 od matki; podczas gdy u diploidów wartości te wynoszą odpowiednio $0,25+0,25=0,5$). Ważne jest dla dalszych rozważań, że matkę z jej potomstwem, bez względu na jego płeć, łączy zawsze ten sam udział wspólnych genów (0,5; tak samo jak u diploidów), a także to, że siostry łączy trzykrotnie wyższy współczynnik pokrewieństwa ($r=0,75$), niż siostrę z bratem (0,25; wspólne geny różnopłciowego rodzeństwa błonkówek pochodzą jedynie od matki jako, że haploidalne samce rozwijają się partenogenetycznie z niezapłodnionych jaj, u diploidów rodzeństwo bez względu na płeć łączy $r=0,5$).

TEORIA HAMILTONA

Podstawą teorii H a m i l t o n a (1964) jest prosta nierówność, która mówi o tym, że altruistyczne zachowanie może utrwalić się na drodze ewolucji, gdy stosunek strat (c) w dostosowaniu (fitness) osobnika działającego altruistycznie (dawcy) do zysków (b) w dostosowaniu jakie w wyniku takiego działania odnosi krewniak (biorca) jest mniejszy od współczynnika pokrewieństwa (r) dawcy do biorcy

Ta krótka nierówność jest koniecznym do spełnienia warunkiem działania doboru krewniaczego (M a y n a r d S m i t h 1964), a jednocześnie punktem wyjścia do, jak twierdzi W i l s o n (1971), „wielu stwierdzeń godnych takiej samej uwagi jak będąca ich podstawą teoria”. Na tej właśnie podstawie D o w k i n s (1976, 1982) mówi o samolubnym genie (the selfish gene), a organizm traktuje jedynie jako wehikuł używany przez geny do przenoszenia ich kopii. Choć osobiście przypisuję osobnikom nieco większe znaczenie w procesie ewolucji, uważam za słuszne twierdzenie, które wprost wynika z teorii H a m i l t o n a, a mianowicie, że w ewolucji nie jest ważne to czy nosicielami kopii danego osobnika będzie jego potomstwo. Jeśli bowiem nie potomek, ale inny krewniak lub krewniaczy są w stanie efektywnie powielać geny danego osobnika, należy oczekiwać działań tego osobnika na korzyść takiego krewniaka. Z tego to powodu wśród krewniaków częściej niż między obcymi osobnikami spotyka się wzajemną obronę lub też pomoc przy wychowywaniu potomstwa. Te tzw. altruistyczne zachowania są bowiem

strategią ewolucyjnie stabilną — ESS, tzn. dzięki tym zachowaniom odpowiedzialne za nie geny zwiększają swą frekwencję w populacji. W odpowiednich sytuacjach altruistyczne zachowanie będzie się więc rozpowszechniać bez względu na to czy prowadzi ono do ograniczenia czy nawet do zaniechania reprodukcji altruistycznie postępującego osobnika. Najlepszym tego przykładem są robotnice błonkówek.

Ważnym, często przemilczanym założeniem teorii doboru krewniaczego jest możliwość rozpoznawania krewniaków albo przynajmniej taka organizacja osobników, która opiera się na ich rodzinnych związkach. Pomijam tu całkowicie zjawisko tzw. altruizmu zwrotnego, do którego nie widzę potrzeby odwoływania się, w omawianych tu zagadnieniach. Altruizm zwrotny jest szeroko propagowany przez Wilsona (1975, 1978) i choć często znajduje on uzasadnienie, jest moim zdaniem najbardziej spekulatywnym w socjobiologii sposobem wyjaśniania trudnych do interpretacji zachowań altruistycznych.

POWSTANIE UKŁADÓW SOCJALNYCH BŁONKÓWEK

Przedstawione powyżej współczynniki pokrewieństwa posłużyły Hamiltonowi (1964) za podstawę matematycznej teorii wyjaśniającej ogólne zasady powstawania zachowań altruistycznych na przykładzie tak powszechnych u błonkówek układów socjalnych. Samice błonkówek mogą bowiem skuteczniej rozprzestrzeniać swe geny uczestnicząc aktywnie w wychowywaniu swych pełnych siostr ($r=0,75$), niż własnych dzieci ($r=0,5$) — przynajmniej jeśli chodzi o córki.

Można mieć zastrzeżenia do teorii Hamiltona, ograniczając się już tylko do tej jej części, która dotyczy powstania zachowań socjalnych błonkówek. Teoria ta uzasadniająca altruistyczne zachowanie części samic, a nawet ich rezygnację z wychowania własnych córek, nie tłumaczy wystarczająco powstania całkowicie sterylnej kasty robotnic (Woyciechowski 1985a, Woyciechowski i Łomnicki 1989). By uzasadnić ten zarzut rozważmy sytuację, w której część samic (zwana odtąd robotnicami) zrezygnowała całkowicie z produkcji własnego potomstwa na rzecz wychowywania potomstwa swej matki, zwanej odtąd królową lub matką. (Termin „królowa” lub „samica” przyjął się powszechnie w myrmekologii podobnie jak w całej literaturze anglojęzycznej dotyczącej błonkówek, natomiast w polskiej literaturze pszczelarskiej rygorystycznie przestrzegany jest termin „matka pszczoła”). (Mnogość zachowań i etapów układów socjalnych powodują, że każdy z tych terminów można uznać za bardziej właściwy w zależności od sytuacji). Opierając się na teorii Fishera (1930), Trivers i Hare (1976) zauważyli, że królowa gniazda składając jaja przyszłych kast seksualnych, w równym udziale składać będzie jaja zapłodnione i niezapłodnione (podstawą do takiego wniosku jest fakt, że królową łączy z córkami i synami ten sam stopień pokrewieństwa $r=0,5$). Robotnice wychowujące wszystkie jaja królowej będą

z połową swych wychowanków, a mianowicie z siostrami spokrewnione udziałem 0,75 własnych genów, ale z drugą połową męskich wychowanków już tylko udziałem 0,25 takich genów. W efekcie przeciętny wychowanek robotnicy będzie nosił tylko połowę genów każdej z robotnic $[(0,75 + 0,25)/2 = 0,5]$, a więc tyle tylko ile posiadałby ich własny syn czy córka. W takiej sytuacji sugerowane przez Hamiltona ewolucyjne zyski robotnic przestają istnieć (w zasadzie rozważania te powinny dotyczyć nie liczby wychowywanego potomstwa, a nakładów ponoszonych na ich wychowanie; dla uproszczenia przyjęto, że przeciętne nakłady na wychowanie osobnika obu płci są równe).

H a m i l t o n (1967, 1972) przewidywał przedstawione tu trudności podając możliwość ich wyjaśnienia. Otóż jeśli robotnice wychowywać będą w większym udziale młodsze siostry ($n_s > 0,5$) niż braci ($1 - n_s < 0,5$), wówczas średni udział genów takich robotnic, które będzie nosił ich wychowanek, będzie wyższy niż gdyby liczby braci i sióstr były równe ($n_s = 0,5$)

$$0,75n_s + 0,25(1 - n_s) > 0,75 \times 0,5 + 0,25 \times 0,5 \quad \text{dla } n_s > 0,5.$$

Problem jednak leży w tym, że równocześnie z powstaniem pierwszej robotnicy, która zaczęła wychowywać swe młodsze rodzeństwo należałoby oczekiwać tendencji do preferowania przez nią sióstr. Prawdopodobieństwo wystąpienia jednocześnie obu tych zachowań jest już znacznie mniejsze, niż każdego z nich niezależnie. Poza tym nie wyjaśnia to wcale powodów, które by skłaniały robotnice do zaniechania wychowywania własnych synów ($r = 0,5$), a nie braci ($r = 0,25$).

Wielokrotna kopulacja królowych to inny problem, na który zwrócił uwagę H a m i l t o n (1964, 1967). Praktyka taka — zwana poliandrią — jest regułą u wielu społecznych gatunków (P a g e i M e t c a l f 1982). Otóż jeśli królowa kopuluje z wieloma (N) samcami, a samce te nie są spokrewnione i ich udział w zapładnianiu jaj jest równy, to średnie pokrewieństwo córek takiej królowej wynosi:

$$r_s = 0,25 + 0,5/N \quad (1)$$

Tak więc już przy dwóch partnerach królowej jej córki-robotnice nie mają żadnej ewolucyjnej korzyści wychowując z równą troskliwością swe pełne siostry i siostry przyrodnie (średnio $r = 0,5$) zamiast własnego potomstwa ($r = 0,5$). Korzyści robotnic stają się tym mniejsze im więcej partnerów miała ich matka. Czy wobec tego układy socjalne nie powinny się rozpadać tam gdzie poliandria staje się typową strategią? Zwykle uważa się, że poliandria utrzymała się już po powstaniu społecznych zachowań, kiedy zyski płynące z układów socjalnych przewyższały straty robotnic wynikłe z takiego zachowania ich matki-królowej (H a m i l t o n 1964, 1972, C h a r n o v 1978, S t r a s s m a n n 1988, B o u r k e 1988a).

Problem wielokrotnej kopulacji królowej H a m i l t o n (1967) tłumaczył zakładając silne pokrewieństwo jej partnerów. Jeśli partnerami królowej są bracia, ich sperma jest na tyle podobna genetycznie, że nie wpływa to znacząco na obniżenie pokrewieństwa córek takiej poliandrycznej królowej. Stwierdzono też, że konkurencja braci o partnerkę (Local Mate Competition — LMC, H a m i l t o n 1967) powoduje, że ewolucyjnie stabilna staje się taka proporcja płci, w której dominują samice (A l e x a n d e r i S h e r m a n 1977, C l a r k 1978, H o o g l a n d 1981). Bracia bowiem, konkurując wzajemnie ograniczają propagację bardzo podobnych genów, podczas gdy ich siostry konkurując z niespokrewnionymi samicami skuteczniej powielają geny swej matki. Efekt LMC, w postaci dominacji samic w płodnym potomstwie królowej, wzmacniałby więc jednocześnie stabilność społecznych układów. Pozostaje tylko stwierdzić, że LMC jest rzeczywiście zjawiskiem tak powszechnym jak poliandria, i co nie mniej istotne, ustalić powody, które skłaniają królową do podejmowania takiej strategii. Jest bowiem oczywiste, że królowa kopulując wielokrotnie ponosi większe ryzyko śmierci niż królowa, która po jednej tylko kopulacji zakłada własne gniazdo lub powraca do macierzystej kolonii.

Poliginia — czyli występowanie w jednym gnieździe kilku funkcjonujących królowych — to inny problem, który choć nie dotyczy pszczoły miodnej, u mrówek jest bardzo powszechny (E l m e s 1980, P i s a r s k i 1975). Jeśli poliginiczne samice (w liczbie M) podobnie jak ich partnerzy nie są spokrewnione, a udział wszystkich ojców i królowych w liczbie wychowywanego potomstwa jest taki sam, łatwo obliczyć (na podstawie równania 1), że pokrewieństwo robotnic takiego gniazda wyniesie: $r_s = (0,25 + 0,5/N)/M$. Tak więc, nie istnieją szanse na utrzymanie takiego społeczeństwa na zasadach proponowanych przez H a m i l t o n a (1964), nawet jeśli założymy, że poliginiczne samice są często siostrami lub, że ich partnerzy są braćmi.

ZASADNICZE PYTANIA

Przedstawione powyżej rozważania nasuwają kilka zasadniczych pytań. 1) Jakie były i są rzeczywiste powody zaniechania przez robotnice reprodukcji niezapłodnionych jaj, a w związku z tym, czy powstanie pierwszych społecznych błonkówek było jednoznaczne z całkowitą sterylnością kasty robotnic? Jak tłumaczyć spotykaną u współczesnych błonkówek reprodukcję robotnic? Z tymi zagadnieniami ściśle wiążą się dalsze pytania. 2) Czy możliwa jest dominacja królowej gniazda nad robotnicami za pomocą feromonowego sterowania, zwłaszcza przy ograniczaniu reprodukcji tych robotnic? 3) Jak doszło do utrwalenia się poliandrii? Czy zachowanie to jest przystosowaniem, a w związku z tym jakie daje korzyści przyjmującym taką strategię królowym? 4) Czy w jednym gnieździe jest możliwe rozpoznawanie bliżej spokrewnionych osobników i czy możliwość ta jest wykorzystywana? 5) Czy konkurencja krewniaczych samców o partnerkę istnieje, neutralizując w efekcie wielokrotną

kopulację królowych i czy LMC można uznać za przyczynę przewagi samic w seksualnym potomstwie błonkówek? 6) Na jakiej zasadzie funkcjonują społeczeństwa, których robotnice pochodzą od kilku królowych — poliginia. Powyższe pytania, jeśli nawet nie stawiane *explicite*, są w ostatnich latach jednymi z częstszych tematów zainteresowań etologów, ekologów i ewolucjonistów zajmujących się społecznymi błonkówkami. W dalszej części tego opracowania spróbuję na te pytania odpowiedzieć albo przynajmniej podać istotne na ich temat informacje, zmieniając jednak kolejność zaznaczonych problemów.

ROZWINIĘCIE TEORII HAMILTONA dotyczącej powstania społecznych błonkówek

DLACZEGO ISTNIEJĄ CAŁKOWICIE STERYLNE ROBOTNICE?

W ten sposób formułując pytanie chcę zwrócić uwagę na fakt, że choć często robotnice nie biorą udziału w reprodukcji, nie jest to bynajmniej twarda reguła obowiązująca społeczne błonkówki. Jest wiele etapów rozwoju układów socjalnych, a granica dzieląca królowe i robotnice nie jest wcale tak wyraźna jak to się powszechnie przyjmuje. Wśród mrówek są więc takie gatunki, u których przynajmniej część robotnic w gnieździe jest zapłodniona i bierze regularny udział w produkcji diploidalnego potomstwa (Kinomura i Yamauchi, w druku). U innych zapłodnione robotnice nie składają własnych jaj w obecności królowej, ale w razie jej straty są w stanie ją zastąpić (Wilson 1971). Są też gatunki, u których królowa składa co prawda wszystkie jaja zapłodnione, ale samce pochodzą od robotnic (Brian 1953, Smeton 1981). Są i takie gatunki mrówek, które, tak jak robotnice pszczoły miodnej, zachowują się jak sterylne osobniki tylko w obecności matki. Osierocenie, czyli pozbawienie takiej rodziny matki powoduje, że robotnice zaczynają składać niezapłodnione jaja, z których wychowują trutnie, czyli samce. W końcu są gatunki, których robotnice są już tak upośledzone, że nie są zdolne składać żadnych jaj (Wilson 1971). Co jest powodem tak wielkiej różnorodności strategii, i które z tych zachowań wyjaśnia teoria Hamiltona (1964)?

Hamilton (1964) uzasadnił dlaczego należy oczekiwać, że córki jednego ojca zaczną pomagać swej matce w wychowaniu młodszych siostr, nie podał jednak argumentów, które by tłumaczyły opiekę siostr nad młodszymi braćmi. W takim razie wydaje się uzasadnione pytanie — czy robotnice pierwszych społecznych błonkówek były całkowicie sterylne? Wątpliwość tę trudno dziś rozstrzygnąć z całą pewnością, choć wydaje się, że jest ona uzasadniona, a jej rozważanie doprowadziło do ciekawych wniosków (Woyciechowski 1985a, 1988). W tym miejscu przytoczę tylko ważniejsze fragmenty tych rozważań.

Być może pierwsze robotnice pozostając z matką-królową opiekowały się jedynie jej córkami, a nie opiekowały się jej synami, zachowując w to miejsce produkcję własnych synów. Robotnice takie nie musiały nawet odróżniać własnych synów od synów innych robotnic. W sytuacji kiedy królowa gniazda kopuluje tylko z jednym samcem, a więc pokrewieństwo sióstr wynosi $r=0,75$, pokrewieństwo łączące robotnice z siostrzeńcami (synami sióstr) jest od poprzedniej wartości dwukrotnie niższe ($r=0,375$); wartość tę uzyskuje się dzieląc przez 2 wynik obliczony ze wzoru 1; rozważanie siostrzeńców, a nie tylko synów każdej z robotnic jest uzasadnione tym, że robotnice składając własne niezapłodnione jaja muszą godzić się jednocześnie z tym, że ich siostry będą składać własne jaja i tych ostatnich jaj będzie wielokrotnie więcej. W tej sytuacji trudność, na jaką natrafił Hamilton (1967) rozważając równą proporcję obu płci, przestaje istnieć, bowiem nawet przy równym udziale samców i samic robotnice odnoszą większy ewolucyjny zysk wchodząc w układ socjalny, niż wychowując swe potomstwo samodzielnie (w tak określonym układzie socjalnym robotnice przekazują średnio każdemu swemu wychowankowi $(0,75+0,325)/2=0,5125$ własnych genów, podczas gdy wychowująca własne dzieci samotna samica przekazuje średnio tylko $(0,5+0,5)/2=0,5$ swych genów każdemu ze swych dzieci). Ta część rozważań jest prosta i była wielokrotnie brana pod uwagę (Trivers i Hare 1967, Bourke 1988a). Trudności rozpoczynają się, gdy trzeba wyjaśnić jak doszło do całkowitego zaniechania reprodukcji przez robotnice, przynajmniej w obecności ich królowej. Hipotezę, która może wyjaśnić ten problem przedstawię jednak dopiero po omówieniu poliandrii.

POLIANDRIA I JEJ EWOLUCYJNE KONSEKWENCJE

Proponowane w literaturze wyjaśnienia poliandrii uzasadniają nie tylko istnienie układów socjalnych mimo takiego zachowania królowej. Co ważniejsze, część autorów przedstawia także ewolucyjne zyski jakie osiąga królowa lub całe gniazdo z takiej strategii zachowania. Z licznych sugestii na ten temat przedstawię tylko ich podstawowe założenia, odsyłając zainteresowanego czytelnika do odpowiednich prac źródłowych.

Dość powszechnie uzasadnia się poliandrię u pszczoły miodnej specyficznym mechanizmem determinacji płci tego gatunku, na co zwrócił uwagę Trivers i Hare (1976). Mechanizm ten opisywany jest we wszystkich poważniejszych podręcznikach pszczelarstwa, tak więc tu podam tylko najistotniejsze informacje. Za płć pszczoły miodnej odpowiedzialny jest tylko jeden locus X, a w nim para wielokrotnych alleli. Jeśli para tych alleli w diploidalnym zarodku jest heterozygotyczna, ich kumulatywne działanie prowadzi do rozwoju osobnika żeńskiego. Jeśli natomiast para alleli w locus X jest homozygotyczna, zarodek taki rozwija się w diploidalnego trutnia, który nie produkuje jednakże nasienia i jest bezużyteczny (Woyke 1973). W natural-

nych warunkach trutnie te nie są wychowywane, bowiem robotnice rozpoznają je i zjadają jeszcze w postaci kilkudniowej larwy (W o y k e 1963). Normalnie trutnie pszczoły pochodzą więc tylko z jaj niezapłodnionych, co zauważył już przed przeszło 150 laty ksiądz Jan Dzierżon.

Można udowodnić, że ryzyko strat wynikające z dużego udziału diploidalnych trutni w potomstwie matki jest większe gdy miała ona jednego partnera niż gdy tych partnerów było wielu (C r o z i e r i P a g e 1985, P a g e 1981). Przedstawiony tu mechanizm determinacji płci uzasadniający polinardię sprawia jednak wiele interpretacyjnych trudności. Trzeba mianowicie założyć, że specyficzny sposób dziedziczenia płci u pszczoły miodnej jest historycznie późniejszy niż układy socjalne tego gatunku. W przeciwnym razie poliandria dawałaby ewolucyjne zyski już wcześniej i należałoby się jej spodziewać jeszcze u samotnych samic przed pojawieniem się układów socjalnych. Wówczas jednak córki takich samic, ze względu na małe wzajemne pokrewieństwo nie miałyby powodów tworzenia układów socjalnych. Tak więc, tłumaczenie poliandrii omówionym tu sposobem determinacji płci, choć uzasadnia utrzymywanie się wielokrotnej kopulacji obecnie, jest trudne do zaakceptowania jako bezpośrednia przyczyna powstania takiego zachowania. Poza tym, determinację płci u błonkówek opartą na podanych zasadach jak u pszczoły miodnej stwierdzono jedynie u 8 gatunków, w tym u 4 gatunków mrówek (P a g e i M e t c a l f 1982). Poliandria jest zjawiskiem znacznie bardziej rozpowszechnionym.

Problem wynikający z wielokrotnej kopulacji królowej można wyjaśnić inaczej. Jeśli córki poliandrycznej matki rozpoznają swe pokrewieństwo, a wystarczy nawet jeśli odróżniają pełne siostry od siostr przyrodnych, wówczas gniazdo takie funkcjonować może na zasadzie niezależnych grup robotnic będących pełnymi siostrami. Przy tym, każda z tych grup w sposób preferencyjny traktowałaby bliższych krewniaków (G e t z i i n. 1982). Tłumaczenie to, warte rozważenia, nie wyjaśnia jednak w dostatecznym stopniu co skłania królowe błonkówek do wielokrotnej kopulacji.

Jeszcze jedną sugestią tłumaczącą wielokrotną kopulację wysunął T a b e r (1955). Wyjaśnienie to zakłada tzw. grupowanie się spermy kolejnych partnerów (sperm clumping), w efekcie robotnice w gnieździe pochodziłyby w jednym czasie praktycznie od jednego samca. Sugestia ta, która u pszczoły miodnej nie została potwierdzona (P a g e i M e t c a l f 1982) mogłaby być poważnie brana pod uwagę także u innych gatunków, gdyby wynikały z niej konkretne adaptacyjne korzyści uzasadniające poliandrię.

Poliandria może się utrwalić, jeśli w jej wyniku gniazdo osiąga większą liczebność, co zwiększa jego szanse przeżycia (W i l s o n 1962). Dzieje się tak np. kiedy królowa jest w stanie zgromadzić w swej spermatece, a potem wykorzystać, więcej spermy niż może jej zapewnić jeden samiec (E b e r h a r d 1969, P a r k e r 1970, C o l e 1983). Przedstawione przyczyny są jednak wtedy przekonujące, jeśli można założyć, że zaczęły one oddziaływać dopiero po

utrwaleniu się zachowań socjalnych. Poza tym często samce produkują więcej spermy, niż jest w stanie zgromadzić królowa, a mimo to poliandria jest obserwowana (P a g e 1986).

Bezsporny jest fakt, że poliandria zwiększa genetyczną zmienność potomstwa stosującej taką strategię samicy. Jej gniazdo jest w stanie lepiej wykorzystać dostępne zasoby, a zmienne potomstwo seksualne przetrwa w bardziej zmiennych warunkach (W i l s o n 1962, W a l k e r 1980). Stosując te same argumenty S h e r m a n i in. (1987) przypisują podstawowe znaczenia selekcyjnemu działaniu pasożytów. Jednak i w tych przypadkach należy przypuszczać, że podobne korzyści dawała poliandria jeszcze samotnym błonkówkom.

Wspomnę tu tylko, że poliandria bywa też uzasadniana jako najprostszy sposób pozbycia się przez królową natrętnych partnerów (P a r k e r 1970). Obrona przed natrętami jest bowiem dla samicy czasem bardziej kosztowna niż dodatkowa kopulacja.

Jedno z ciekawszych uzasadnień poliandrii oparte jest ściśle na zasadach doboru krewniaczego. Przyjęto mianowicie, na podstawie wyników pracy T r i v e r s a i H a r e ' a (1976), że królowa dąży do tego, by stosunek płci jej seksualnego potomstwa był zawsze równy (1:1). Natomiast robotnice, jeśli są pełnymi siostrami, będą się starały doprowadzić do liczebnej przewagi samic w wychowywanym rodzeństwie (3:1; ponieważ z siostrami łączy je $r=0,75$, a z braćmi $r=0,25$; w rozważaniach tych, tak jak poprzednio, dla uproszczenia założono, że nakłady na wyprodukowanie młodej królowej i samca są równe). Jeśli tak jest w istocie, królowa kopulując wielokrotnie zmniejsza pokrewieństwo siostr (patrz równanie 1), przy niezmienionym pokrewieństwie siostr do braci. W efekcie słabnie konflikt królowej z robotnicami o optymalny, różny dla królowej i robotnic, stosunek płci kast seksualnych produkowanych w gnieździe (S t a r r 1984, M o r i t z 1985).

Poliandrię można uzasadnić jeszcze inaczej, także ściśle na gruncie teorii doboru krewniaczego. Należy tylko zwrócić uwagę na to, jak wielokrotna kopulacja zmienia pokrewieństwo między członkami jednego monoginicznego gniazda społecznej błonkówki (dokładne rozważenie tego problemu można znaleźć w pracach W o y c i e h o w s k i e g o 1985a, 1988). Istotne są dwa współczynniki pokrewieństwa łączące robotnice z ich braćmi (r_b) i łączące robotnice z synami innych robotnic, czyli siostrzeńcami (r_s). Pierwsza z tych wartości jest niezależna od liczby partnerów królowej (N) i wynosi zawsze $r_b=0,25$, druga waha się w granicach $0,375 \geq r_b \geq 0,125$ (równanie 1). Najważniejsze jest jednakże to, że:

$$r_b < r_s \text{ jeśli } N = 1$$

$$r_b = r_s \text{ jeśli } N = 2$$

$$r_b > r_s \text{ jeśli } N > 2$$

Już to krótkie zestawienie wyraźnie ukazuje, że jeśli królowa kopuluje tylko raz jej córki-robotnice odnoszą większy ewolucyjny zysk wychowując siostrzeńców

(zwykle w mrowisku każda robotnica posiada więcej siostrzeńców niż synów, tu także pominięto więc korzyści płynące z własnych synów każdej z robotnic). Jeśli jednak królowa gniazda kopulowała z wieloma partnerami należy oczekiwać, że robotnice preferować będą wychowywanie braci, nie zaś siostrzeńców. Ważne jest to, że w obu przedstawionych przypadkach te różne strategie robotnic są strategiami ewolucyjnie stabilnymi. Znaczący to, że w przypadku regularnej monandrii geny robotnic, które wychowują siostrzeńców stają się coraz częstsze w stosunku do genów robotnic, które wychowują braci. Natomiast w przypadku regularnej poliandrii dzieje się zupełnie odwrotnie, geny całkowicie sterylnych robotnic wygrały rywalizację z genami robotnic wychowujących siostrzeńców. Zasada ESS pozwala zatem przewidzieć, że „oszust”, czyli po prostu mutant robotnicy, który w gnieździe poliginicznej królowej chciałby osiągnąć większe ewolucyjne zyski i zamiast braci ($r=0,25$) wychowywać swoich synów ($r=0,5$), mimo początkowej przewagi zostanie szybko wyeliminowany z danej populacji (W o y c i e c h o w s k i i Ł o m n i c k i 1987). Są nawet podstawy by sądzić, że w gnieździe pszczoły miodnej tacy „oszuści” nie należą do rzadkości, ale inne robotnice przez lata ewolucji nauczyły się ich rozpoznawać i likwidować (w dalszej części podane będą obserwacje potwierdzające tę sugestię).

Przedstawiona tu hipoteza, którą roboczo nazwę „hipotezą motywacyjnej sterylizacji” wyjaśnia, dlaczego robotnice poliandrycznych błonkówek stają się osobnikami sterylnymi. Nie wyjaśnia ona jednak, jak doszło do utrwalenia się poliandrii. Innymi słowy, czy jest możliwe, że poliandria jest przystosowaniem królowych do tego, by skłonić robotnice do całkowitego zaniechania rozrodu? Odpowiedź na to pytanie uzyskano na podstawie wyników genetycznego modelu (W o y c i e c h o w s k i i Ł o m n i c k i 1978), którego rezultaty można podsumować następująco. Po pierwsze, model ten potwierdził wcześniej przedstawione sugestie efektów poliandrii i monandrii na reprodukcję robotnic. Po drugie, można oczekiwać, że poliandria jest przystosowaniem królowych do przejęcia całej reprodukcji pod warunkiem, że robotnice w gnieździe są w stanie rozróżnić, czy pochodzą od jednego czy od wielu ojców. Nie musi to być jednoznaczne z rozpoznawaniem pokrewieństwa, wystarczy, aby zmienność członków gniazda była percepowana. Zasakujący jest też wynik symulacji, na podstawie którego należy oczekiwać, że robotnice, które potrafiły odczytać informację o zmienności swych współtowarzyszek i dostosować się do niej optymalnie, wychowując odpowiednio braci lub siostrzeńców, w konsekwencji skazują się na pozbawienie możliwości rozrodu. Czyli, że taka alternatywna wydawałoby się optymalna strategia prowadzi do utrwalenia się poliandrii, a tym samym do powstania kasty sterylnych robotnic.

Proponowane tu uzasadnienie poliandrii lub wskazanie na sytuację, w której utrzymało się takie zachowanie nie jest w sprzeczności z wcześniejszymi hipotezami na ten temat. Wart natomiast podkreślenia jest fakt, że jeśli istnieje konflikt królowej i robotnic o optymalny stosunek płci seksualnego potomstwa

(Starr 1984, Moritz 1985), to z pewnością konflikt o przejęcie całej produkcji samców w gnieździe (co dodatkowo łagodzi przyczyny wspomnianego konfliktu) jest bardziej prawdopodobny. Co więcej, słuszność tej ostatniej hipotezy może być stosunkowo łatwo zweryfikowana. Należy wspomnieć, że Ratnieks (1988) wystąpił niezależnie z taką samą hipotezą i podobnymi wnioskami jak Woyciechowski i Łomnicki (1987), które także potwierdził genetycznym modelem.

Przedstawione tu rozwiązania potwierdzają zasadność wcześniej stawianych pytań dotyczących rozpoznawania pokrewieństwa bądź tylko percepcji genetycznej zmienności w gnieździe błonkówek. Bardzo wyraźnie ukazują też potrzebę weryfikacji dotychczasowych poglądów na temat możliwości feromonowego sterowania zachowaniem robotnic przez królową, szczególnie w odniesieniu do ograniczenia reprodukcji tych robotnic. Nim jednak odpowiem na te pytania spróbuję podać kilka przykładów, które potwierdzą bądź zaprzeczą przedstawionej tu hipotezie.

CZY MOŻNA PRZEWIDZIEĆ REPRODUKCJĘ ROBOTNIC

Przedstawiona hipoteza „motywacyjnej sterylizacji” jest mało precyzyjna. Nie wynika z niej jasno czy odnieść ją należy do typowych zachowań całych gatunków, czy do konkretnych gniazd w jednej nawet populacji (Woyciechowski i Łomnicki 1989). Myślę, że bardziej precyzyjne sformułowanie tej hipotezy nie jest możliwe ze względu na charakterystyczną dla błonkówek różnorodność ich strategii, które wynikają nie tylko z antagonistycznych ewolucyjnych korzyści królowej i robotnic, ale też samców. Samce bowiem mogą w istotny sposób wpływać na zachowania królowych, a tym samym wraz z królową tworzyć warunki, do których robotnice muszą się przystosować (Page 1986, Woyciechowski 1988). Uściślanie zakresu zjawisk, które podlegają przedstawionej tu zasadzie będzie się więc odbywało prawdopodobnie wraz ze zdobywaniem nowych informacji o biologii i behawiorze konkretnych gatunków błonkówek. Jednak już dziś można przedstawić kilka faktów, które wydają się potwierdzać omawianą tu hipotezę.

Zgodna z hipotezą „motywacyjnej sterylizacji” jest sytuacja obserwowana u pszczoły miodnej, gatunku wybitnie poliandrycznego (Woyke 1964), u którego, jak powszechnie wiadomo, w obecności matki robotnice zachowują się jak sterylne osobniki. Przykład ten jest tym bardziej interesujący, że u około 1/3 rodzin pszczełich robotnice są matkami pewnej, nieznaczonej zresztą, liczby trutni (Page i Erickson 1988, Woyciechowski, dane nie publikowane). Najwyraźniej zachowanie to nie daje tym robotnicom takich ewolucyjnych zysków by ich strategia mogła się rozpowszechnić. Co więcej stwierdzono, że robotnice takie — zwane trutowkami — spotykają się ze zdecydowaną agresją innych robotnic (Sakagami 1954, Korst i Vel tius 1982). Fakty te ponownie uzasadniają podejrzenie, że to nie feromony

matczyne, ale interesy robotnic jako całości zapewniają matce monopol na reprodukcję.

By sprawdzić, czy u pszczoły miodnej monandria wpływa na reprodukcję robotnic, przygotowano eksperyment mający na celu porównanie sytuacji w dwóch grupach rodzin, których matki unasieniono sztucznie (Woyciechowski, dane nie publikowane). W jednej z grup tych rodzin każdą z matek unasieniono spermą tylko jednego trutnia — wszystkie robotnice w jednej rodzinie były pełnymi siostrami. W drugiej grupie rodzin matki unasieniono spermą wielu trutni i była to sytuacja typowa dla tego gatunku, kiedy to w jednej rodzinie znajdują się grupy sióstr przyrodnych. Rasę matek (carnica) i trutni (włoskie) dobrano tak, że pochodzenie lęgających się w ulach trutni było bez trudu rozpoznawane. W efekcie stwierdzono, że niewielka liczba trutni pochodzących od robotnic jest niezależna od genetycznej zmienności w rodzinach. Przedstawiony eksperyment nie potwierdza hipotezy „motywacyjnej sterylizacji”, wymaga więc interpretacji.

Skoro poliandria u pszczoły miodnej jest obecnie zjawiskiem powszechnym, robotnice przystosowały się przede wszystkim do zabezpieczania się przed trutówkami składającymi swe jaja w obecności królowej. Jednorazowa, eksperymentalnie stworzona sytuacja gniazda pełnych sióstr nie wywołuje więc efektu w postaci reprodukcji robotnic. Innymi słowy, może nie być już genów zabezpieczających interes robotnic przed tak rzadką sytuacją, zwłaszcza gdy inne opisane wcześniej zyski skłaniają do poliandrii. Tak więc, przykład ten nie tyle przeczy testowanej hipotezie, co daje podstawy do przypuszczeń, że odnosi się ona raczej do strategii całych gatunków, nie zaś do zachowań w poszczególnych rodzinach.

Brian (1953) pierwszy zauważył, a potwierdził to Smetton (1981), że u mrówki *Myrmica rubra* regułą jest wychowywanie samców z jaj robotnic. Podjęto więc badania seksualnych zachowań, których celem było sprawdzenie przewidywań, że królowe tego gatunku kopulują tylko z jednym samcem. Prowadzone w ciągu trzech lat obserwacje i eksperymenty (Woyciechowski 1990b) potwierdziły przypuszczenie, że w naturalnych warunkach monandria jest najczęstszą strategią królowej. Trzeba jednak przyznać, że królowe kopulujące większą liczbę razy nie należały do rzadkich. Ostateczne stwierdzenie potwierdzały fakty wskazujące, że kolejne kopulacje samicy były wymuszane warunkami eksperymentu. Dodatkowe kopulacje poprzedzały bowiem dłuższe zabiegi samca o zdobycie partnerki. Poza tym królowe, które bezpośrednio po pierwszej kopulacji nie były natychmiast atakowane przez inne, zdecydowane na kopulację samce, z reguły kopulowały tylko raz. Pierwsza kopulacja samicy powodowała też, że samce wykazywały mniejsze zainteresowanie taką partnerką niż dziewczącą królową.

Dodatkowym wynikiem tych badań było stwierdzenie, że królowe, które w warunkach eksperymentu kopulowały z większą liczbą samców, nawet po ostatniej kopulacji były przez samce seksualnie napastowane częściej niż

królowe, które poprzestały na jednej tylko kopulacji. Fakt ten może nasuwać przypuszczenie o istnieniu, mimo wszystko, pewnej niewielkiej liczby poliandrycznych królowych. Ta ostatnia sugestia nie jest jednak potwierdzona. Nie ma także żadnych informacji o tym, jaki wpływ na reprodukcję robotnic miałyby taka strategia królowych.

Przykłady mogące służyć do testowania hipotezy „motywacyjnej sterylizacji” można coraz częściej znaleźć w myrmekologicznej literaturze. Badając trzy występujące w Japonii gatunki mrówek z rodzaju *Cardiocondyla* stwierdzono, że samice wszystkich tych gatunków są poliandryczne i one to składają wszystkie diploidalne i haploidalne jaja w kolonii (Yamauchi i in., w druku). U innego gatunku mrówki *Technomyrmex albipes*, którego samice są monandryczne, reprodukcja robotnic jest zjawiskiem powszechnym (Yamauchi i in., w druku).

U gatunku mrówki *Harpagoxenus sublaevis* z monandrycznymi królowymi (Bourke i in. 1988) robotnice są odpowiedzialne za produkcję niezapłodnionych jaj (Bourke 1988b).

Liczne fakty potwierdzające omawianą tu hipotezę, na podstawie danych o innych grupach społecznych błonkówek m.in. o trzmielach i osach, głównie z rejonów Ameryki Północnej, zgromadził w swej pracy Ratnieks (1988).

CZY KRÓLOWA JEST W STANIE KONTROLOWAĆ REPRODUKCJĘ ROBOTNIC?

Zastrzeżenia co do skuteczności hamowania rozwoju jajników robotnic feromonami królowej były już zgłaszane (Seeley 1985, Wojciechowski i Łomnicki 1987) i obszernie omawiane (Wojciechowski 1985a, 1988, Radwan i Wojciechowski 1989). Jednak przekonanie, że taki system dominacji królowej istnieje jest jeszcze dziś powszechne, nie tylko wśród pszczelarzy, ale też wśród innych badaczy dyskutujących problem reprodukcji robotnic (Bourke 1988a, Strassman 1988). Warto więc, jeszcze raz przypomnieć ważniejsze fragmenty rozważań i dyskusji poruszających ten problem.

W osieroconej rodzinie pszczoły, która nie ma możliwości wychowania zastępczej matki, po pewnym czasie robotnice zaczynają składać jaja, z których wychowują trutnie. Wydawać by się mogło, że w sytuacji takiej przestały działać już feromony królowej, która dla swych ewolucyjnych korzyści nie dopuszcza do reprodukcji robotnic. Prześledźmy jednak prosty eksperyment, który wykonano na kilku rodzinach pszczeł (Radwan i Wojciechowski 1989).

Osieroconym i podzielonym na dwie niemal identyczne części rodzinom pszczelim nie dano możliwości wychowania zastępczej matki z młodych larw, które w początkowym okresie znajdowały się w każdym z tak przygotowanych odкладów. W kolejnych dniach jedną z bliźniaczych połówek każdej z rodzin pozostawiono, jako odkłady kontrolne. W pozostałych bliźniaczych odкладach wymieniano regularnie młode larwy, z których osierocone robotnice za

każdym razem miały szanse tylko rozpocząć wychowywanie zastępczej matki. W tych ostatnich odkładach wymieniano bądź tylko kilka młodych larw, bądź cały plaster z młodymi larwami, które wymagały intensywnej opieki robotnic.

Pierwsze jaja trutówek pojawiały się w odkładach kontrolnych (przeciętnie ponad 200 jaj w odkładzie). Nieco później jaja trutówek pojawiły się w odkładach, którym podawano tylko nieliczne larwy (przeciętnie ponad 100 jaj w odkładzie). Tylko w jednym odkładzie gdzie robotnice posiadały wiele larw pojawiły się 4 jaja, które bardzo szybko zostały zniszczone przez same robotnice.

Zupełnie oczywiste są wnioski z opisanego eksperymentu. Obecność wielu larw i opieka nad nimi wywołują podobny skutek jak obecność matki. Stała obecność niewielkiej liczby larw, z których robotnice próbują wychować młodą matkę nie stanowi takiego bodźca. Wcześniej podobne eksperymenty przeprowadził w Kanadzie J a y (1968, 1970, 1972), ale choć ich wyniki były bardzo zbliżone do opisanych powyżej, nie wyciągnięto na ich podstawie żadnych wniosków co do istoty hamującego działania feromonów matczynych na rozwój jajników robotnic.

O feromonach królowej, które hamują rozwój jajników robotnic u mrówek pisali już B i e r (1954), M a m s c h i B i e r (1966) i wielu innych. U pszczoły miodnej jest to już powszechna wiedza podawana w każdym podręczniku pszczelarstwa. Zastrzeżenia jakie można mieć do tych poglądów nie wynikają z chęci negowania istnienia znanych już dziś substancji chemicznych, które u pszczoły miodnej określa się ogólnie mianem feromonów matczynych. Zgłaszane zastrzeżenia nie poddają też w wątpliwość wyników licznych eksperymentów, w których podawanie tych substancji osieroconym robotnicom powodowało, że nie rozwijały się ich jajniki (K u b i š o v á i in. 1982). Chodzi w nich głównie o zrozumienie mechanizmu działania feromonów i sposobów w jaki mechanizmy te powstały (W o y c i e c h o w s k i 1985a, 1988) oraz o zgodność tych poglądów z koncepcją strategii ewolucyjnie stabilnej.

Można przyjąć, choć moim zdaniem jest to mało prawdopodobne, że na drodze ewolucji powstał mutant królowej, który był w stanie swymi feromonami hamować rozwój jajników swych córek-robotnic. Trudno natomiast uważać, że feromon ten działał tak skutecznie tylko na rozwój jajników robotnic, a nie młodych królowych wychowywanych w takim gnieździe (rodzina, która ogranicza produkcję młodych matek ma nikłe szanse rozprzestrzenienia swych genów). Jeśli nawet przyjmujemy, że wśród młodych królowych takiego gniazda powstał kolejny mutant odporny na feromony swej matki, to nie widzę powodów, żeby identyczny mutant nie mógł powstać wśród liczniejszych na ogół robotnic. Opisano zresztą już wcześniej fakty, które pozwalają twierdzić, że w rodzinach pszczoły miodnej robotnice-trutówki funkcjonujące w obecności matki są zjawiskiem dość powszechnym. Skoro jednak reprodukcja trutówek ogranicza rozpowszechnianie genów siostr-robotnic, likwidacja takich płodnych robotnic leży w interesie pozostałych robotnic. Sens ma to jednak tylko wtedy gdy w gnieździe jest obecna matka. Tę właśnie informacyj-

ną funkcję spełniają feromony matczyne. Należy też sądzić, że informacja o istnieniu matki w naturalnych warunkach jest jednoznaczna z informacją jaką jest obecność w gnieździe młodego potomstwa. Tak więc, reakcją na obie te informacje jest powstrzymywanie się robotnic od rozrodu. Nie należy też się dziwić, że tak nieprawdopodobna w naturalnych warunkach sytuacja, jak brak matki i obecność wciąż nowego potomstwa jaką można stworzyć eksperymentalnie, nie jest właściwie odczytana przez robotnice. Po prostu w zestawie genów odpowiedzialnych za sterowanie zachowaniami pszczoły miodnej nie ma odpowiednich przystosowań na wszelkie pomysły eksperymentatora. Z pewnością są natomiast geny zapewniające sobie bardziej efektywną replikację przez wstrzymywanie swego nosiciela i jego siostr od rozrodu, w obecności składającej jąją poliginicznej matki.

ROZPOZNAWANIE POKREWIEŃSTWA U PSZCZOŁY MIODNEJ

Problem ten zainteresował pszczelarzy stosunkowo niedawno, bowiem jak dotychczas nie uważa się by jego rozwiązanie mogło dać pszczelarzom jakiegokolwiek ekonomiczne korzyści. Prześledźmy jednak kilka doświadczeń, które przybliżą to zagadnienie. Przypomnę tylko, że regułą jest monoginia rodzin pszczelich, a wychowanie kilku młodych matek powoduje, w zależności od sytuacji, bądź opuszczenie rodzinnego gniazda przez starą matkę, a potem kolejno wylęgające się młode matki wraz z rojami, bądź walkę matek lub ich eliminację przez robotnice i pozostanie tylko jednej z nich (M i c h e n e r 1974).

By sprawdzić, czy larwy, z których robotnice wychowują zastępczą królową są dobierane w zależności od ich pokrewieństwa z osieroconymi robotnicami przeprowadzono prosty eksperyment (W o y c i e c h o w s k i i R a d w a n 1988). Do osieroconych gniazd pszczelich, w których robotnice pochodziły od jednej matki unasienionej naturalnie, a więc prawdopodobnie przez wiele trutni, podawano larwy potencjalnych robotnic w sztucznych matecznikach wykonanych z wosku. Jest to rutynowy zabieg producentów matek pszczelich, a jego szczegółowy opis znaleźć można w każdym podręczniku pszczelarstwa. W omawianym doświadczeniu zawsze połowa podawanych larw pochodziła od matki osieroconych robotnic, połowa zaś od obcej matki. W eksperymencie tym nie stwierdzono, by robotnice częściej akceptowały do wychowu na przyszlę matki larwy, z którymi były spokrewnione, niż larwy obcej matki.

Podobny eksperyment przeprowadzono testując przyjmowanie spokrewnionych i obcych jaj w sztucznych matecznikach ale w obecności matki w rodzinie (W o y c i e c h o w s k i, 1990). Sytuacja ta była więc zbliżona do tej, którą uznać można za najczęstszą w naturalnych warunkach. Rodzina pszczoła wychowuje bowiem tzw. matki rojowe, które z rojem tworzą nowe gniazda. Dodatkowo testowano dwie grupy rodzin, w pierwszej z nich matki unasienione były spermą tylko jednego trutnia, w drugiej zaś spermą wielu trutni. W obu tych grupach, w żadnej z 9 testowanych rodzin, nie stwierdzono nawet tendencji do preferowania jaj i lęgących się z nich larw spokrewnionych

z wychowującymi je robotnicami. Stwierdzono natomiast, że rodziny o większej zmienności genetycznej wychowują większą liczbę larw w matecznikach niż to ma miejsce w rodzinach, w których zmienność genetyczna robotnic jest mniejsza.

Sprawdzono także, czy w osieroconej rodzinie, która ma do wyboru dwie nowe matki pozostanie ta z nich, którą łączy bliższe pokrewieństwo z robotnicami (W o y c i e c h o w s k i i R a d w a n 1988). W tym celu osieroconym robotnicom jednocześnie podawano dwie młode matki, z których jedna była siostrą przyjmujących ją robotnic, druga zaś była z tymi robotnicami niespokrewniona. W tym eksperymencie również nie zauważono najmniejszej tendencji do pozostawiania w rodzinie matki, którą z osieroconymi robotnicami wiązało więcej wspólnych genów.

Kolejny eksperyment wykonano na trzech grupach rodzin pszczelich, o różnej zmienności genetycznej robotnic (W o y c i e c h o w s k i, 1990). Zmienność tę uzyskano unasieniając sztucznie matki sperma jednego trutnia, kilku trutni i mieszając robotnice od różnych matek. Wszystkie rodziny pozostawiono bez możliwości wychowania zastępczej matki tak długo, aż pojawiły się trutówki. Oceniano następnie jak rozmieszczone są na plastrach jaja trutówek w poszczególnych rodzinach o różnej zmienności genetycznej robotnic. Stwierdzono, że rozmieszczenie jaj trutówek jest tym bardziej zbliżone do równomiernego im większą zmienność genetyczną wykazują robotnice. W ten sposób nie potwierdzono hipotezy postawionej przed rozpoczęciem eksperymentu, że umieszczanie kolejnych jaj w jednej komórce plastra (praktyka taka jest zachowaniem typowym w rodzinach z funkcjonującymi trutówkami) jest wynikiem konkurencji między robotnicami pochodzącymi z różnych trutni. Wynik tego eksperymentu pozwolił jednak stwierdzić, że robotnice w gnieździe postrzegają swą zmienność genetyczną. Rozmieszczanie jaj na plastrze w sposób zbliżony do równomiernego uznano za efekt mniejszego skupiania się robotnic w wyniku większej liczby antagonistycznych zachowań między osobnikami słabo lub w ogóle nie spokrewnionymi. Skupianie jaj i w wyniku tego częstsze składanie kilku jaj do tych samych komórek plastra uznano za rezultat większego skupiania się wzajemnie tolerancyjnych robotnic, będących pełnymi siostrami.

Warto chyba jeszcze wspomnieć o jednym eksperymencie, który wykonano podobnie jak wcześniej opisany na trzech grupach rodzin pszczelich o różnej zmienności genetycznej robotnic (M i s z t a i W o y c i e c h o w s k i, dane nie publikowane). Zebrano mianowicie obnóży (pyłek kwiatowy zbierany przez robotnice) przynoszone przez robotnice poszczególnych gniazd w ciągu zaledwie dwóch godzin jednego dnia. Okazało się, że w rodzinach o najmniejszej, średniej i największej zmienności genetycznej robotnic obnóży najliczniej reprezentowanych gatunków roślin stanowiły odpowiednio 67%, 50% i 43% wszystkich obnóży (z reguły poszczególne obnóży zawierają jednogatunkowy pyłek). Również udział obnóży pochodzących od wszystkich pozostałych gatunków roślin był bardziej wyrównany w gniazdach o większej genetycznej

zmienności robotnic. Wynik ten potwierdza sugestie Wilsona (1962) i Walkera (1980), że zmienne potomstwo wszechstronniej wykorzystuje dostępne zasoby. Moim zdaniem jest to zarazem wynik świadczący o częstszym przepływie informacji między bliżej spokrewnionymi osobnikami w jednej pszczeliej rodzinie.

Podsumowując przedstawione w tej części eksperymenty, ale też biorąc pod uwagę wyniki autorów wielu innych prac na temat rozpoznawania pokrewieństwa u pszczoła miodnej, można powiedzieć że wiele z zachowań przewidywanych na podstawie teorii doboru krewniaczego nie jest realizowanych. Wbrew oczekiwaniom robotnice pochodzące od różnych trutni nie konkurują wzajemnie o wychowanie ze swego gromu młodych matek (Page i Erickson 1986a, Woyciechowski i Radwan 1988). W przypadku osierocenia kolonii zastępcze królowe wychowywane są z larw bez względu na ich pokrewieństwo z wychowującymi robotnicami (Breed i in. 1984). Wyniki wskazujące na fakt, że robotnice wychodzące z rojem podążają za bliżej spokrewnioną matką (Getz i in. 1982) nie są jednoznaczne (Seeley 1985). Nie stwierdzono też, żeby grupy pełnych siostr konkurowały między sobą o liczbę produkowanych własnych trutni (Page i Erickson 1988), ani o odpowiednie do wychovu larw komórki plastra (Woyciechowski, w druku). Tak więc, wyniki eksperymentów wskazujące na możliwość rozpoznawania pokrewieństwa larw młodych królowych (Boch i Morse 1982, Page i Erickson 1984, 1986b, Noonan 1986, Visscher 1986), rozpoznawanie pokrewieństwa innych robotnic (Butler i in. 1969, Getz i Smith 1983, Evers i Seeley 1986, Frumhoff i Schneider 1987, Moritz 1988), czy w końcu przytoczone możliwości percepcji zmienności robotnic jednego gniazda (Woyciechowski, w druku), nie są jak dotychczas jednoznacznie uzasadnione zyskami jakie z tych zachowań wynikają.

MONOGINIA I POLIGINIA

Jeśli w gnieździe błonkówek jest jedna tylko królowa wydaje się, że jest to idealna sytuacja uzasadniająca układ socjalny z punktu widzenia teorii doboru krewniaczego. Jest jednak kilka zachowań monoginicznej matki pszczoły miodnej, które są niezrozumiałe w świetle koncepcji strategii ewolucyjnie stabilnej. Zachowania te wiążą się z powstawaniem nowych rodzin pszczelich, czyli z rójką.

W czasie rójki stara matka opuszcza z rojem własne gniazdo, nim jeszcze wygryzie się z matecznika pierwsza młoda matka. Jeśli rodzinę opuszcza kilka rojów zawsze wychodzą one z najstarszą, choć niedawno wyklutą matką. W rodzinnym gnieździe pozostaje więc poczwarka lub wykluwająca się dopiero młoda dziewicza matka, która nim rozpocznie czerwienie (składanie jaj) musi odbyć ryzykowny lot godowy, a z reguły nawet odbywa takich lotów kilka w kolejnych kilku dniach (Woyke 1964). Młoda matka, która pozostaje w gnieździe często zabija młodsze matki-siostry pozostające jeszcze w matecz-

nikach. Trudny do interpretacji wydaje się fakt opuszczania przez starszą królową zagospodarowanego już gniazda, w którym pozostawia ona liczne plastry, zgromadzone w nich zapasy i niewylęgłe jeszcze potomstwo. Duże ryzyko ponoszą pozostające w macierzystym gnieździe robotnice, z jedną tylko młodą nieunasienioną jeszcze matką. W razie śmierci takiej młodej matki rodzina pozostaje, bowiem, bez możliwości wychowania kolejnej matki. Jeśli przyjmiemy nawet, że zachowanie młodej matki likwidującej ewentualne rywalki jest z jej egoistycznego punktu widzenia uzasadnione, zadziwiające jest, że pozwalają na to robotnice. Opisane tu zachowania są tym trudniejsze do interpretacji, że zdarzają się sytuacje kiedy w jednym gnieździe są obecne dwie matki. Ma to miejsce wówczas, gdy robotnice decydują się na tzw. cichą wymianę matki, a więc na zmianę matki bez wydania roju. W takiej sytuacji zwykle najpierw wychowana zostaje młoda matka, a dopiero po jej unasienieniu, gdy zaczyna czerwić, likwidowana jest stara matka (M i c h e n e r 1974, S e e l e y 1985). Wyjaśnienie przyczyn opisanych tu zachowań jest moim zdaniem jednym z ciekawszych nie rozwiązanych jeszcze problemów pszczelarzy.

Poliginia, często obserwowana wśród mrówek to kolejny problem w świetle teorii doboru krewniaczego, zwłaszcza kiedy królowe w jednym gnieździe nie są siostrami, co jest częstym zjawiskiem (C r a i g i C r o z i e r 1979, P e a r s o n 1982). Czy wyjaśnienie poliginii wymaga odwoływania się do założeń doboru krewniaczego? Nim odpowiemy na to pytanie prześledźmy wyniki jakie uzyskano obserwując mrówkę *Myrmica scabrinodis*, której liczne gniazda spotyka się zwykle na otwartych siedliskach w całym niemal kraju (P i s a r s k i 1975). Mrówka ta jest najczęstszym gospodarzem pasożytniczego motyla *Maculinea teleius* z rodziny *Lycaenidae* (T h o m a s i i n. 1989). Gąsienice tego motyla po okresie żerowania na kwiatach *Sanguisorba officinalis* spędzają ostatnią część swego życia w mrowiskach, żywiąc się larwami mrówek (S c h r o t h i M a s c h w i t z 1984). Larwy motyli żerują w mrowiskach pod koniec lata i w jesieni dlatego też niszczą w nich głównie larwy kast seksualnych (E l m e s 1982). Badając gniazda *M. scabrinodis* na łąkowych łakach w miejscu występowania motyli *M. teleius* stwierdzono, że na sąsiednich łakach, tam gdzie zagęszczenie larw motyli w mrowiskach było znacznie wyższe, wszystkie gniazda *M. scabrinodis* były monoginiczne. Na powierzchniach, gdzie liczba larw motyli była znacznie niższa, przeważająca liczba mrowisk była poliginiczna (W o y c i e c h o w s k i, dane nie publikowane). Wynik ten nasuwa przypuszczenie, że poliginia i monoginia mogą być efektem zewnętrznych czynników. W omawianym przykładzie są to więc prawdopodobnie zachowania przystosowawcze poszczególnych rodzin mrówczych do ekologicznych warunków środowiska. Nie można jednak wykluczyć, że strategie te są spowodowane działaniem pasożyta niszczącego larwy kast seksualnych.

Badając mono- i poliginizm u mrówki *Formica exsecta*, P i s a r s k i (1973) stwierdził, że monoginiczne gniazdo pozbawione królowej przyjmuje kilka obcych samic, ale tylko wówczas gdy znajdują się one w mrowisku jednocześnie.

Eksperymenty te wykazały ponadto, że robotnice z monogijnicznego gniazda zachowują się agresywnie w stosunku do robotnic z innych kolonii, podczas gdy robotnice z gniazd poliginicznych nie wykazują takiej agresji. Można przypuszczać, że mała zmienność robotnic pochodzących od jednej matki pozwala im się rozpoznawać, podczas gdy robotnice z gniazd poliginicznych są na tyle zmienne, że nie rozpoznają osobników z innych kolonii. Ponieważ poliginiczne kolonie stosunkowo łatwo adoptują obce królowe (Pisarski 1973), można przypuszczać, że podobnie jak poliginia również zmienne potomstwo poliandrycznej królowej jest bardziej skłonne do tworzenia poliginicznych kolonii.

Podane przykłady wydają się wskazywać, że monoginia i poliginia, choć bywają genetycznie uwarunkowane i są często cechą gatunku, u innych gatunków są alternatywnymi strategiami mającymi przystosowawcze znaczenie do konkretnych warunków ekologicznych. Podobne wnioski są najczęstszym w literaturze wytłumaczeniem tych strategii (Dlussky 1967, Pisarski 1973). Wyjaśnienia te nie tłumaczą jednak wszystkich zachowań związanych z mono- czy poliginią i nie są w pełni teoretycznie uzasadnione.

LMC — CZYLI KONKURENCJA KREWNIAKÓW O PARTNERKĘ

Omawiając teorię Hamiltona (1964) wspomniałem, że autor ten przypisywał duże znaczenie LMC, traktując to zjawisko jako czynnik eliminujący skutki poliandrii. To samo zjawisko uważane jest także za często spotykaną przyczynę przewagi samic w seksualnym potomstwie społecznych błonkówek (Alexander i Sherman 1977). Tak więc LMC, przynajmniej teoretycznie, może być istotnym czynnikiem ewolucyjnym. Czy stwierdzenie to odnosi się także do pszczoły miodnej i mrówek?

Uzasadniając istnienie poliandrii (patrz rozdział „Poliandria”) większość autorów podkreśla korzyści płynące z tej strategii w wyniku większej zmienności potomstwa lub mniejszego pokrewieństwa córek tak postępującej matki. Wszystkie te tłumaczenia są jednocześnie sprzeczne z poglądem o szczególnie intensywnej konkurencji braci o partnerkę. Tendencja do poliandrii powinna być raczej jednoczesna z unikaniem krewniaczych kojarzeń. Wyjaśnienie tego problemu u pszczoły miodnej dają obserwacje jakie były wykonane na trutowiskach (są to specjalnie wyznaczone miejsca, gdzie znajdują się rodziny z zarodowymi trutniami). Zakłada się, że trutnie z tych rodzin unasieniają przywożone tam dziewicze matki, w czasie ich lotu godowego. Pomimo, że promień izolacji takich trutowisk (odległość do najbliższej pasieki) wynosi od 2,5 do 3,5 km, unasieniane tam matki w 70-80% kojarzą się z trutniami spoza trutowiska (Woyke 1971, Jasinski 1972). Pomijając już kwestię celowości organizacji trutowisk wyniki te przeczą istnieniu LMC u pszczoły miodnej.

Prześledźmy jeszcze na ile LMC można uznać za strategię powszechną u mrówek. Tworzenie w czasie rójki dużych powietrznych agregacji uskrzyd-

lonych kast seksualnych mrówek było już wielokrotnie obserwowane u licznych gatunków w wielu rejonach Europy (Hubbard i Nagell 1976, Woyciechowski 1987), Azji (Marikovsky 1961) i Ameryki (Chapman 1954). Prowadząc obserwacje w Małych Pieninach stwierdzono, że tendencja do gromadzenia się w czasie rójki jest powszechna u gatunków z rodzaju *Myrmica*, ale też stosują ją liczne gatunki z rodzajów *Leptothorax* i *Formica* (Woyciechowski 1990a). Nad jedną tylko górą, tego niewielkiego górskiego łańcucha, w ciągu sześciu lat odłowiono ponad 15 gatunków mrówek. Warto dodać, że z tego samego rejonu znanych jest blisko 40 gatunków mrówek (Woyciechowski 1985b, dane nie publikowane). Tak więc, należy przypuszczać, że przeszło 1/3 lokalnych gatunków ma zdecydowane tendencje do gromadzenia się w czasie rójki nad wznoszące się w terenie punkty. Organizacja takiej rójki, wspólnej często dla tysięcy osobników z wielu gniazd i z dużych przestrzeni, nie jest z całą pewnością przypadkiem. Stosunkowo niewielka przestrzeń nad wierzchołkiem góry, gdzie prowadzono obserwacje, jest dodatkowo podzielona na niezmiennie z roku na rok rejonu zgrupowań określonych gatunków. Co więcej duże roczne wahania liczebności kast seksualnych wydają się nie wpływać na wielkość przestrzeni zajmowanej przez poszczególne gatunki, a jedynie na zagęszczenie ich osobników w tych rejonach. Jeśli dodać do tego, że synchronizacja takiej rójki na dużym obszarze związana jest nie tylko z warunkami pogody (Boomsma i Leusink 1981), ale też z porą roku i porą dnia, nie ulega wątpliwości, że uczestniczące w niej gatunki nie tylko nie wykazuje tendencji do LMC, ale też jej unikają.

Przedstawione tu obserwacje dotyczyły tylko jednego miejsca, w którym odbywała się rójka wielu gatunków, ale przecież nie znaczy to, że u innych gatunków LMC jest powszechne. Poza pasożytniczymi gatunkami, których samce pozbawione są często skrzydeł i kopulują wewnątrz gniazda, kasty seksualne innych gatunków mrówek w czasie rójki z reguły opuszczają swe gniazda (Kannowski 1963), co również sugeruje brak LMC.

PODSUMOWANIE

Przyjmując hipotezę Hamiltona dotyczącą powstania układów socjalnych należy zwrócić uwagę na możliwości jej rozwinięcia w oparciu o te same zasady teorii doboru krewniaczego. Problem dotyczy reprodukcji robotnic, którą wydaje się uzasadniać monandria królowej. Przykłady poznanych już zachowań pszczoły miodnej i wielu gatunków mrówek, potwierdzone teoretycznymi rozważaniami, pozwalają też uznać poliandrię za istotną przyczynę zaniechania reprodukcji przez robotnice, przynajmniej w obecności ich królowej. Stwierdzenia te dają podstawę do tego by traktować feromony królowej nie jako czynnik działający per se, ale jako nośnik informacji wykorzystywany przez robotnice do przyjęcia przez nie ewolucyjnie stabilnej strategii ich zachowań.

U pszczoły miodnej, podobnie jak u wielu gatunków mrówek, szeroko rozumiane rozpoznawanie pokrewieństwa jest możliwe i uzasadnione doborem krewniaczym, jednak ewolucyjne zyski tych przystosowań nie są w pełni potwierdzone.

Jest wiele zachowań monoginicznej matki pszczelej, które trudno uzasadnić koncepcją strategii ewolucyjnie stabilnej. Nie znaleziono także ogólnego wyjaśnienia dla utrwalenia się poliginii, której najczęstszą przyczyną wydają się być ekologiczne warunki środowiskowe.

LMC nie jest zjawiskiem powszechnym ani u pszczoły miodnej, ani też u mrówek, toteż jej efekt na ewolucję zachowań społecznych błonkówek należy uznać za ograniczony.

Dziękuję prof.dr hab. Bohdanowi Pisarskiemu i prof. dr hab. Przemysławowi Trojanowi za skłonienie mnie do napisania tej pracy. Doc. dr hab. Januaremu Weinerowi dziękuję za krytyczne uwagi z jakich skorzystałem przy przygotowaniu pracy. Wdzięczny jestem też swej żonie Ewie za to, że przez lata ze stoickim spokojem patrzyła i w dalszym ciągu godzi się na moje szczególne zainteresowania seksem u mrówek.

Praca finansowana przez CPBP 04.03 I/2.

LITERATURA

- Alexander R.D., Sherman P.W. — *Local mate competition and parental investment in social insects*. Science 196, 494, 1977.
- Bier K. — *Über den Einfluss der Königin auf die Arbeiterinnenfertilität im Ameisenstaat*. Ins. Soc. 1, 7, 1954.
- Boch R., Morse R.A. — *Genetic factor in queen recognition odors of honey bees*. Ann. Entomol. Soc. Am. 75, 654, 1982.
- Boomsma J.J., Leusink A. — *Weather conditions during nuptial flights of four European ant species*. Oecologia 50, 236, 1981.
- Bourke A.F.G. — *Worker reproduction in the higher eusocial Hymenoptera*. Q. Rev. Biol. 63, 291, 1988a.
- Bourke A.F.G. — *Dominance orders, worker reproduction, and queen-worker conflict in the slave-making ant Harpagoxenus sublaevis*. Behav. Ecol. Sociobiol. 23, 323, 1988b.
- Bourke A.F.G., van der Have T.M., Franks N.R. — *Sex ratio determination and worker reproduction in the slav-making ant Harpagoxenus sublaevis*. Behav. Ecol. Sociobiol. 23, 233, 1988.
- Brian M.V. — *Oviposition by workers of the ant Myrmica*. Physiol. Oecol. 3, 25, 1953.
- Breed M.D., Velthuis H.H.W., Robinson G.E. — *Do worker honey bees discriminate among unrelated and related larval phenotypes?* Ann. Entomol. Soc. Amer. 77, 737, 1984.
- Butler C.G., Fletcher D.J.C., Doreen W. — *Nest-entrance marking with pheromones by the honeybee Apis mellifera L., and by wasp, Vespula vulgaris L.* Anim. Behav. 17, 142, 1969.
- Chapman J.A. — *Swarming of ant on Western United States mountain summits*. Pan-Pacific Entomol. 2, 193, 1954.
- Charnov E.L. — *Evolution of eusocial behavior: offspring choice or parental parasitism?* J. Theor. Biol. 75, 451, 1978.

- Clark A.B. — *Sex ratio and local resource competition in a prosimian primate*. Science 201, 163, 1978.
- Cole B.J. — *Multiple mating and the evolution of social behavior in the Hymenoptera*. Behav. Ecol. Sociobiol. 12, 191, 1983.
- Craig R., Crozier R.H. — *Relationess in the polygynous ant Myrmica pilosula*. Evolution 33, 335, 1979.
- Crozier R.H., Page R.E. — *On being the right size: male contributions and multiple mating in social Hymenoptera*. Behav. Ecol. Sociobiol. 18, 105, 1985.
- Dlussky G.M. — *Murav'i roda Formica*. Moskva, 1967.
- Dowkins R. — *The selfish gene*. Oxford University Press, Oxford, 1976.
- Dowkins R. — *The extended phenotype. The gene as the unite of selection*. W. H. Freeman and Company, Oxford San Francisco, 1982.
- Eberhard M.J.W. — *The social biology of polistine wasps*. Univ. Mich. Mus. Zool. Misc. Publ. 140, 1, 1969.
- Elmes G.W. — *Queen numbers in colonies of ant of the genus Myrmica*. Ins. Soc. 27, 43, 1980.
- Elmes G.W. — *The phenology of five species of Myrmica (Hym. Formicidae) from South Dorset, England*. Ins. Soc. 29, 548, 1982.
- Ewers C.A., Seeley T.D. — *Kin discrimination and aggression in honey bee colonies with laying workers*. Anim. Behav. 34, 924, 1986.
- Fisher R.A. — *The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance*. Trans. Roy. Soc. Edinburg 52, 399, 1918.
- Fisher R.A. — *The genetical theory of natural selection*. Oxford, Clarendon Press, 1930.
- Frumhoff P.C., Schneider S. — *The social consequences of honey bee polyandry: the effects of kinship on worker interactions within colonies*. Anim. Behav. 35, 255, 1987.
- Getz W.M., Brückner D., Parisian T. — *Kin structure and the swarming behavior of the honey bee, Apis mellifera*. Behav. Ecol. Sociobiol. 10, 265, 1982.
- Getz W.M., Smith K.B. — *Genetic kin recognition: honey bees discriminate betwee full and half sisters*. Nature 302, 147, 1983.
- Hamilton W.D. — *The genetical evolution of social behaviour*. J. Theor. Biol. 7, 1, 1964.
- Hamilton W.D. — *Extraordinary sex ratios*. Science 156, 477, 1967.
- Hamilton W.D. — *Altruism and related phenomena, mainly in social insects*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 3, 193, 1972.
- Hoffman A. — *Wokół ewolucji*. PIW, Warszawa, 1983.
- Hoogland J.L. — *Sex ratio and local resource competition*. Amer. Nat. 117, 796, 1981.
- Hubbard M.D., Nagell B. — *Note on an extraordinarily high mating swarm in the ant Myrmica laevinodis (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae)*. Ent. News 87, 86, 1976.
- Jasiński Z. — *Naturalne unasienianie matek pszczelich na trutowisku z dużą liczbą trutni*. Pszczeln. Zesz. Nauk. 15, 53, 1972.
- Jay S.C. — *Factors influencing ovary dewelopment of worker honeybees under natural conditions*. Can. J. Zool., 46, 345, 1968.
- Jay S.C. — *The effect of various combinations of immature queen and worker bees on the ovary development of worker honeybees in colonies with and without queens*. Can. J. Zool. 48, 169, 1970.
- Jay S.C. — *Ovary development of worker honeybees when seperated from worker brood by various methods*. Can. J. Zool. 50, 661, 1972.
- Kannowski P.B. — *The flight activities in formicine ants*. Symp. Genet. 12, 74, 1963.
- Korst P.J.A.M., Velthuis H.H.W. — *The nature of trophallaxis in honeybees*. Ins. Soc. 29, 209, 1982.
- Kubišova S., Haslbachová H., Vrkoč J. — *Effects of fractions of larval extracts on the development of ovaries in caged worker honey bees*. Acta Ent. Bohemoslov., 79, 334, 1982.
- Łomnicki A. — *Nowy obraz ewolucji biologicznej, czyli jak geny receptory urządzają otaczający nas świat*. Znak 5-6, 872, 1983.

- Mamsch E., Bier K. — *Das Verhalten von Ameisenarbeiterinnen gegenüber der Königin nach vorangegangener Weisellosigkeit*. Ins. Soc. 8, 277, 1966.
- Marikovskiy P.I. — *Material on sexual biology of the ant Formica rufa L*. Ins. Soc. 7, 23, 1961.
- Maynard Smith J., Price G.R. — *The logic animal conflict*. Nature 246, 15, 1973.
- Mitchener C.D. — *The social behavior of the bees: A comparative study*. Harvard University Press, Cambridge, Mass, 1974.
- Moritz R.F.A. — *The effects of multiple mating on the worker-queen conflict in Apis mellifera*. Behav. Ecol. Sociobiol. 16, 375, 1985.
- Moritz R.F.A. — *Group relatedness and kin discrimination in honey bees Apis mellifera L*. Anim. Behav. 36, 1334, 1988.
- Noonan K.C. — *Recognition of queen larvae by worker honey bee (Apis mellifera)*. Ethology 74, 295, 1986.
- Page R.E. — *Protandrous reproduction in honey bees*. Environ. Entomol. 10, 359, 1981.
- Page R.E. — *Sperm utilization in social insects*. Ann. Rev. Entomol. 31, 297, 1986.
- Page R.E., Erickson E.H. — *Selective rearing of queens by worker honey bees: kin or nestmate recognition*. Ann. Entomol. Soc. Am. 77, 578, 1984.
- Page R.E., Erickson E.H. — *Kin recognition during emergency queen rearing by worker honey bees (Hymenoptera: Apidae)*. Ann. Entomol. Soc. Amer. 79, 460, 1986a.
- Page R.E., Erickson E.H. — *Kin recognition and virgin queen acceptance by worker honey bees (Apis mellifera L)*. Anim. Behav. 34, 1061, 1986b.
- Page R.E., Erickson E.H. — *Reproduction by worker honey bees (Apis mellifera L.)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 23, 117, 1988.
- Page R.E., Metcalf R.A. — *Multiple mating, sperm utilization, and social evolution*. Amer. Nat. 119, 263, 1982.
- Parker G.A. — *Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects*. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 45, 525, 1970.
- Pearson B. — *Relatedness of normal queen (macrogynes) in nests of the polygynous ant Myrmica rubra Latreille*. Evolution 36, 107, 1982.
- Pisarski B. — *Struktura społeczna Formica (C.) exsecta Nyl. (Hymenoptera: Formicidae) i jej wpływ na morfologię, ekologię i etologię gatunku*. IZ PAN, Warszawa, 1973.
- Pisarski B. — *Katalog fauny Polski – mrówki Formicidae*. 26, IZ PAN, PWN, 1975.
- Radwan J., Woyciechowski M. — *Wstrzymywanie się robotnic od znoszenia jaj trutowych u pszczoły miodnej (Apis mellifera L)*. Pszczel. Zesz. Nauk. 33, 3, 1989.
- Ratnieks F.L.W. — *Reproductive hormones via mutual policing by workers in eusocial Hymenoptera*. Amer. Nat. 132, 217, 1988.
- Sakagami S.F. — *Occurrence of an aggressive behaviour in queenless hives, with considerations on the social organization of honeybee*. Ins. Soc. 1, 331, 1954.
- Schroth M., Maschwitz U. — *Zur Larvalbiologie und Wirtsfindung von Maculinea teleius (Lepidoptera: Lycaenidae), eines Parasiten von Myrmica laevinodis (Hymenoptera: Formicidae)*. Entomol. Gener. 9, 225, 1984.
- Seeley T.D. — *Honeybee ecology. A study of adaptation in social life*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey, 1985.
- Sherman P.W., Seeley T.D., Reeve H.K. — *Parasites, pathogens, and polyandry in social Hymenoptera*. Amer. Nat. 131, 602, 1987.
- Smeeton L. — *The source of males in Myrmica rubra L (Hym. Formicidae)*. Ins. Soc. 28, 263, 1981.
- Starr C.K. — *Sperm competition, kinship, and sociality in the aculeate Hymenoptera*. W: *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. R. L. Smith (red.). Academic Press. INC. New York, 1984.
- Strassmann J.E. — *Worker reproduction in social insects*. Trends Ecol. Evol. 3, 286, 1988.

- Taber S. — *Sperm distribution in the spermathecae of multiple mated queen honeybees*. J. Econ. Entomol. 48, 522, 1955.
- Thomas J.A., Elmes G.W., Wardlaw J.C., Woyciechowski M. — *Host specificity among Maculinea butterflies in Myrmica ant nests*. Oecologia, 79, 452, 1989.
- Trivers R.L., Hare H. — *Haplodiploidy and the evolution of social insects*. Science 191, 249, 1976.
- Urbanek A. — *Na granicy biologii i socjobiologii*. Nauka Polska, 3-4, 115, 1980.
- Visscher P.K. — *Kinship discrimination in queen rearing by honey bees (Apis mellifera)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 18, 453, 1986.
- Walker W.F. — *Sperm utilization strategies in nonsocial insects*. Amer. Nat., 115, 780, 1980.
- Wilson E.O. — *Social modifications related to rareness in ant species*. Evolution 17, 249, 1962.
- Wilson E.O. — *The insect societies*. Cambridge, Massachusetts, Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1971.
- Wilson E.O. — *Sociobiology: The new synthesis*. Cambridge, Massachusetts, Belknap Press of Harvard Univ. Press, 1975.
- Wilson E.O. — *On human nature*. Harvard University Press. London, 1978.
- Woyciechowski M. — *Socjobiologia, ewolucja altruizmu a pszczelarstwo*. Prz. Zool. 29, 269, 1985a.
- Woyciechowski M. — *Mrówki (Hymenoptera, Formicidae) Małych Pienin – Karpaty*. Acta Zool. Cracov. 28, 283, 1985b.
- Woyciechowski M. — *The phenology of nuptial flights of ants (Hymenoptera, Formicidae)*. Acta Zool. Cracov. 30, 137, 1987.
- Woyciechowski M. — *Spółczeństwa błonkówek – altruistyczne czy egoistyczne osobniki*. Kosmos 37, 1988.
- Woyciechowski M. — *Nuptial flights in several ant species and their aerial aggregations (Hymenoptera, Formicidae)*. Acta Zool. Cracov. 32, 1990a.
- Woyciechowski M. — *Mating behaviour in the ant Myrmica rubra (Hymenoptera, Formicidae)*. Acta Zool. Cracov. 32, 1990b.
- Woyciechowski M. — *Do honey bee (Apis mellifera L.) workers favor sibling eggs and larvae in queen rearing?* Anim. Behav. 30, 1990.
- Woyciechowski M. — *Genetic diversity and worker egg laying pattern in dequeened colonies of the honeybee (Apis mellifera)*. W druku.
- Woyciechowski M., Łomnicki A. — *Multiple mating of queens and the sterility of workers among eusocial Hymenoptera*. J. Theor. Biol. 128, 317, 1987.
- Woyciechowski M., Łomnicki A. — *Worker reproduction in social insects*. Trends Ecol. Evol. 9, 1989.
- Woyciechowski M., Radwan J. — *Produkcja i wymiana matek, a rozpoznawanie pokrewieństwa u pszczoły miodnej (Apis mellifera L.)*. Pszczel. Zesz. Nauk. 32, 35, 1988.
- Woyke J. — *Rearing and viability of diploid drone larvae*. J. Apic. Res. 2, 77, 1963.
- Woyke J. — *Causes of repeated mating flights by queen honeybees*. J. Apic. Res. 3, 17, 1964.
- Woyke J. — *Unasiennianie matek pszczelich na trutowisku o zwiększonej liczbie trutni*. Pszel. Zesz. Nauk., 15, 43, 1971.
- Woyke J. — *Reproductive organs of haploid and diploid drone honeybees*. J. Apic. Res. 12, 35, 1973.
- Wright S. — *Coefficients of inbreeding and relationship*. Amer. Nat. 56, 330, 1922.
- Yamauchi K., Furukawa T., Tsuji K., Kinomura K., Takamine H. — *Winged and wingless reproductives workers: the reproductive system in the dolichoderine ant Technomyrmex albipes*. W druku.
- Yamauchi K., Usuda I., Kinomura K. — *Lethal fighting and alternative reproductive tactics among dimorphic males in the ant Cardiocondyla species*. W druku.

ELŻBIETA PROMIŃSKA

Zakład Krajów Pozaeuropejskich
PAN, Warszawa

ZACHOWANIA AGRESYWNE MAŁPIATEK I MAŁP

Istnieją różne definicje agresji, uwzględniające bądź same zachowania, bądź ich skutki. Posłużę się tu najprostszą z nich przyjmując za psychologami, że „agresja to wszelkie działanie, którego celem jest wyrządzenie krzywdy fizycznej lub psychicznej rzeczywistej bądź symbolicznej jakiejś osobie lub czemuś, co ją zastępuje”.

Wiadomo dziś, że agresja nie stanowi jednolitego systemu zachowań. Istnieje wiele różnych rodzajów agresji. K. E. M o y e r (1976) uważa, że różne typy agresji nie wykluczają się wzajemnie, ale każda z nich związana jest z innym elementem układu nerwowego i hormonalnego.

Wybitny antropolog Ashley M o n t a g u (1976) wyróżnia trzynaście typów agresji:

1. Agresję związaną z drapieżnictwem wywołowaną obecnością obiektu łownego;
2. Antydrapieżczą agresję występującą w obecności drapieżnika;
3. Agresję terytorialną, służącą obronie określonego terenu przed intruzem;
4. Agresję związaną z dominacją indukowaną zagrożeniem rangi zwierzęcia albo pożądaniem jakiegoś obiektu;
5. Agresję macierzyńską, wywołaną bliskością niebezpieczeństwa zagrażającego potomstwu;
6. Agresję związaną z potrzebą usamodzielniania potomstwa, gdy rodzice groźbą lub nawet czynnie zmuszają swoje dzieci do samodzielności;
7. Agresję rodzicielską, mającą na celu zdyscyplinowanie potomstwa, w przypadku np. zbytniego oddalenia się lub przeciągnięcia zabawy itp.;
8. Agresję seksualną prowadzącą do połączenia się w parę lub ustalenia dłuższego związku;
9. Agresję związaną z seksem, prowokowaną przez te same bodźce, które prowadzą do zachowań seksualnych;
10. Agresję między osobnikami męskimi, wywołaną obecnością konkurencyjnego samca;
11. Agresję indukowaną strachem, powstającą w obecności zagrożenia, najczęściej w sytuacji niemożliwości ucieczki;
12. Agresję z irytacji, wywołaną obecnością dającego się zaatakować obiektu w stanie podrażnienia;

13. Agresję instrumentalną, stanowiącą wyuczoną odpowiedź na konkretne bodźce, pojawiające się w wyniku wzmacniania w przeszłości takiego właśnie zachowania.

Agresja u naczelnych jest nader zróżnicowana. Występują w tym zakresie znaczne odmienności międzygatunkowe, a także różnice zależne od warunków życia danej grupy zwierząt. Przedstawię tu zachowania agresywne w trzech wielkich grupach naczelnych, tj. u małpiek, małp szerokonosych i małp wąskonosych.

Małpiatki prowadzą życie samotne, jednak komunikują się ze sobą za pomocą głosu i znaków zapachowych. Każdy osobnik żeński żyje na terytorium sąsiadującym lub zachodzącym nieco na terytorium drugiego osobnika żeńskiego. To samo dotyczy osobników męskich. Największe samce zajmują terytoria zachodzące na terytorium jednej lub kilku samic, z którymi utrzymują stały kontakt, niezależny od okresu rui.

Samice bronią swego terytorium i bardziej energiczne z nich utrzymują większe lub lepsze terytoria. Tylko niewielka liczba najsilniejszych samców dzieli terytorium z samicami, dodatkowe samce są spychane w rejony nie zamieszkałe przez samice i przez to są wyłączone z reprodukcji.

Badania w terenie wykazały, że w nieobecności samic samce wykazują wyraźnie większą tolerancję na inne samce. Ich agresywność objawia się przede wszystkim przy obronie terytorium samic. Nie istnieje ona w okresie zalotów, lecz jedynie od czasu zaakceptowania samca przez samicę.

Szczególnie wiele obserwacji dotyczy lemurów na Madagaskarze. Sussman i Richard (1974) stwierdzili, że każdy obserwowany gatunek lemurów znajduje własne rozwiązanie swych problemów ekologicznych. Różnice w eksploatacji środowiska łączą się z odmiennosciami w rodzaju agresji. Np. lemur płowy (*Lemur fulvus*) nie potrzebuje walczyć o źródła pożywienia, co przy dużych odstępach zasięgów, powoduje bardzo małą częstość zachowań agresywnych i wyraźny brak struktury hierarchicznej. Lemur katta (*Lemur catta*) wykazuje większą częstość zachowań agresywnych i ustanawia wyraźną hierarchię wewnątrzgrupową. Sugeruje się, że wiąże się to z ustanowieniem priorytetu w dostępie do źródeł pożywienia, których ilość jest ograniczona. Podobnie lemur wari (*Lemur variegatus*) posiada linearną hierarchię w odniesieniu do pożywienia, co również jest prawdopodobnie związane z ograniczoną ilością źródeł pokarmu.

Każdy z badanych gatunków ma krótki okres rui, trwający od 1 do 2 tygodni i każdy z nich wykazuje w tym czasie bardzo różny rodzaj agresji. U lemura płowego nie wzrasta ani częstość, ani intensywność zachowań agresywnych w czasie rui, natomiast lemur wari i lemur katta przejawia w tym czasie wyraźny wzrost liczby i intensywności zachowań agresywnych. Wiąże się to z załamaniem się hierarchii, tzn. poprzednio podporządkowane samce stają się agresywne w stosunku do samców dominujących i zyskują dostęp do samic w rui. Jednak, gdy u lemurów katta koniec okresu rui wiąże się z powrotem do

poprzedniej struktury grupy, to u lemurów wari okres rui staje się momentem przemieszania społecznego, przez co samce podporządkowane mogą wyjść z sezonu rui z wysoką rangą społeczną.

Druga wielka grupa naczelných to małpy szerokonose. Wykazują one duże różnice międzygatunkowe w częstości i jakości zachowań agresywnych. Np. wśród wyjców (*Alouatta*) przypadki agresji międzygrupowej są rzadkie. Trzeba jednak dodać, że ogólnie mają one mało kontaktów społecznych. Agresja wewnątrzgrupowa dotyczyła najczęściej dwóch samców.

U małp titi (*Callicebus cupreus*) najczęstszym typem agresji są walki między seksualnie niedojrzałymi osobnikami i dorosłymi samcami. Agresywne zachowania w parze samiec-samica były obserwowane tylko w kontekście seksualnym i w bardzo wyjątkowych warunkach.

Specyficzne dla gatunku sajmiri (*Saimiri sciureus*) jest tworzenie koalicji samic i osobników młodocianych jako reakcji na próby zbliżenia się dorosłego samca.

Czepiaki czarne (*Ateles paniscus*) w interakcjach agonistycznych angażują więcej niż dwóch osobników, w wyniku czego powstają koalicje.

Zachowania agresywne międzygrupowe często mają miejsce między dorosłymi samcami i dorosłymi samicami. W istotnej części tych interakcji obserwowanych zarówno w niewoli, jak i w środowisku naturalnym, grupa samców goniła lub atakowała pojedynczą samicę. Nie obserwowano dotychczas koalicji samic, które współdziałałyby w ataku na jednego samca. Natomiast zdarzały się koalicje składające się z samców i samic przeciw pojedynczej samicy. Wewnątrzgrupowe interakcje agresywne między dorosłymi samcami zdarzają się bardzo rzadko, jednak okazjonalne walki między samcami w niewoli często kończyły się poważnymi zranieniami.

Spośród małp wąskonosych najwięcej obserwacji poczyniono na rezusach. Na przykład Ch.H. Southwick i in. (1974) badali trzy grupy rezusów w wiejskich rejonach w północnym Uttar Pradesh i jedną z miejskiego środowiska w Kalkucie. Trzy grupy były duże, składały się bowiem z 60 do 70 osobników, zaś jedna była średnia i liczyła 22 osobniki.

Początkowa obserwacja (bez wprowadzania obcych) wykazała, że poziom agresji w czterech badanych grupach wahał się od 7,6 do 25,8 agresywnych interakcji na godzinę. Przeliczona agresywność na jedną małpę na godzinę wynosiła 0,23 do 0,4. Grupa z Kalkuty bardziej stłoczona w miejskim środowisku (62 osobniki) niż grupy wiejskie, wykazywała istotnie mniejszą intensywność agresji (0,23/1 małpę/godz.), jednak w grupie tej większy był udział agresji związanej z bezpośrednim fizycznym atakiem (9,8% w stosunku do 6,9% w grupach wiejskich).

Wszystkie nowe małpy, wprowadzone do badanych grup, były przyjmowane agresją z wyjątkiem trojga dzieci w wieku 6-9 miesięcy wprowadzonych do grupy kalkuckiej. Dzieci wzbudzają natychmiastowe zainteresowanie w grupie i nie są odganiające. Dzieci te stały się członkami grupy i dwoje z trzech zostało zaadoptowanych przez dorosłe samice nie mające swoich dzieci.

Osobniki młodociane i dorosłe wzbudzały zachowania agresywne pojawiające się w czasie 5-15 sek. od ich wprowadzenia, a w niektórych przypadkach opóźnione do 5 minut. Różnice te zależały od zachowania wpuszczonego zwierzęcia, stanu podniecenia grupy, osobowość jej członków, którzy pierwsi napotkali nowe zwierzę. Wprowadzenie nowego osobnika do grupy zwiększyło agresję 3 do 8-krotnie, choć w niektórych wypadkach wzrost agresji był mniejszy, gdyż wprowadzone zwierzę natychmiast uciekało. Większość wprowadzonych osobników uciekało w ciągu pół godziny, ale były też próby przyłączenia się do grupy. Jedna samica została zabita przez członków grupy w czasie, gdy eksperymentatorom nie udało się temu zapobiec (w nocy).

W badaniach Southwicka (1967, 1969, 1970) na grupie rebusów w niewoli początkowo agresywnie reagowały osobniki tej samej płci i wieku, co osobnik wprowadzony (np. na wprowadzenie samicy reagowały w pierwszej kolejności samice, osobnika młodocianego — osobnicy młodociani). W warunkach naturalnych nie zaobserwowano tego zjawiska, być może w związku z większym rozproszeniem grupy, jednak stroną inicjującą agresywną reakcję na wprowadzonego obcego były najczęściej osobniki młodociane (43%), a następnie samice (38%).

Gdy wprowadzanym do grupy osobnikiem jest samiec, staje się bardziej prawdopodobna sytuacja, że zareaguje on na grupę z większą agresywnością. Wprowadzane do grupy samce walczyły i broniły się z uporem, często poważnie raniąc samców grupy przyjmującej. Zauważono też, że samce wykazują wyraźne zahamowania w walce z samicami, nawet w tych wypadkach, gdy samice grupy przyjmującej odnosiły sukces w walce z samcem wprowadzanym (I.S. Bernstein i in. 1974).

Samce walczyły z samicami „w nieco stylizowany sposób”, naciskając ich głowy i szyje łapami i gryząc samice w kark, używając przy tym tylko siekaczy. W porównaniu z walkami między samcami był to sposób ograniczony i często samiec tracił przy tym sposobie walki przewagę nad atakującymi kilkoma samicami, mimo swej większej siły i sprawności.

Samice istotnie mniej wchodziły w agresję kontaktową i miały ogólnie istotnie niższą medianę liczby agresywnych reakcji w porównaniu z samcami. Ponadto, jeżeli odejmiemy interakcje agresywne, w których uczestniczyło kilka samic, okazuje się, że pojedyncze samice zarówno wprowadzane, jak z grupy przyjmującej spotykały się z mniejszą ilością kontaktowych i niekontaktowych reakcji agresywnych.

Samice wprowadzane do grupy z reguły były przyjmowane z mniejszą dozą agresji niż samce.

Samiec wprowadzony do grupy złożonej wyłącznie z samic spotykał się z mniej agresywnym przyjęciem niż w jakimkolwiek innym układzie. Ataki na intruza następowały, lecz nie były one długie, ani niebezpieczne i często były to zachowania agresywne bez bezpośredniego kontaktu fizycznego.

Ciekawe, że samiec wprowadzony do grup heteroseksualnych był przed-

miotem ostrego ataku również ze strony samic. Zdarzało się, że tylko samice w grupie heteroseksualnej zaeragowały agresywnie na samca i przepędzały go.

Wprowadzenie do grupy kilku samic na raz powodowało znaczny wzrost agresji (w porównaniu do wprowadzenia 1 samicy) skierowanej przeciw tym samicom, co nie występowało przy wprowadzeniu kilku samców.

Do mniej agresywnych małp należą afrykańskie gerezys (*Colobus*). Prowadzą one najczęściej nadrzewny tryb życia. Żyją w grupach biseksualnych, w których dominują samice, a w wielu gatunkach spotyka się grupy monoseksualne. Są to złożone wyłącznie z osobników męskich grupy żyjące na peryferiach grup biseksualnych. Gerezys wykazują mały dymorfizm płciowy. Tworzą one grupy, o modalnej liczbie członków wynoszącej 20-30, wykazują zachowania terytorialne. Badania ich zachowań były prowadzone wyłącznie w warunkach naturalnych, gdyż te małpy nie są łatwe w hodowli.

Gerezys wykazują sezonową zmienność w agresywności, jej wzrost następuje w okresie kwitnienia i dojrzewania ulubionych przez te małpy owoców oraz w okresie łączenia się w pary. Bardziej dramatyczne i częstsze są zachowania agresywne między grupami niż wewnątrz grup. Wysoki stopień agresji występuje między samcami z biseksualnych i wyłącznie męskich grup. Stosunki między samcami w grupach męskich są względnie pokojowe, natomiast obecność samic wzmacnia agresywność samców. Samce są wyraźnie bardziej agresywne od samic. Agresywność zmienia się też z wiekiem, wzrasta w okresie odłączenia od matki i w okresie poprzedzającym dorosłość.

J. S c o t t (1958) zestawiał czynniki ekologiczne wpływające na agresję gerezys, wśród których znajdują się: przestrzeń, temperatura, ilość dostępnego pożywienia, ciśnienie atmosferyczne i dostępność drzew służących do spania. Sama obecność samicy (nawet nie w rui) wzmacnia agresywność samców. Jest też duży stopień agresji między dojrzałymi i dojrzewającymi samcami.

Najciekawsze są obserwacje zachowań agresywnych u małp człekokształtnych (*Pongidae*).

Wykazują one agresję przez mimikę twarzy, postawę ciała i wokalizację, a także przez bezpośredni atak. Rodzaje zachowań są tu specyficzne dla poszczególnych gatunków.

Gibbony (*Hylobates*) są wyjątkowo mało agresywne. Żyją one w rodzinach złożonych z dorosłego samca, samicy i 1-2 dzieci.

Orangutany (*Pongo*) prowadzą samotny tryb życia. Wyjątkowo tylko wchodzą w interakcje z innymi osobnikami własnego gatunku. Ich obyczaje i zachowania są słabo poznane. Wydaje się, że agresja u orangutanów jest ściśle związana z zachowaniami seksualnymi. Większość skojarzeń seksualnych ma charakter jakby gwałtu, samica walczy przeciw temu z pomocą będących przy niej młodych. Goryle (*Gorilla*) formują grupy liczące od 2 do 30 osobników, dość stabilne. Większość grup miała przewagę liczebną samic. Uważa się, że są to grupy rodzinne. Obserwowano przede wszystkim zachowania grożące, natomiast aktywne agresywne zachowania były bardzo rzadkie.

Trzeba jednak pamiętać, że obserwacje goryli nie są zbyt liczne i pewne typy zachowań mogły ująć uwadze badaczy.

Najlepiej zbadanymi spośród naczelnych są szympanse. Wszyscy autorzy stwierdzają zgodnie, że poziom agresji jest u szympansów niski. Większość żyjących w grupie zwierząt załatwia swoje problemy w formie zrytualizowanej agresji. U szympansów, jak i u wszystkich wielkich małp, mechanizmy kontroli agresji są wysoko rozwinięte i duża jest ilość zachowań groźących.

Reynolds i Luscombe (1969), obserwując kolonię szympansów w Holloman Air Force Base, stwierdzili, że najczęściej zachowania agresywne inicjują osobniki nie najwyższe rangą, co mierzone było pierszeństwem w dostępie do jedzenia.

Walki wybuchające między szympansami są — zdaniem J. Goodall (1979) — spowodowane najczęściej współzawodnictwem o pozycję w grupie, obroną członków rodziny i frustracją, prowadzącą do tego, że osobnik źle potraktowany przez silniejszego zwraca swoją agresję na mniejszego i słabszego. Wyjątkowo walka może być spowodowana współzawodnictwem o pożywienie lub o samicę. Walki między członkami grupy rzadko prowadzą do poważnych zranień i tylko wyjątkowo trwają dłużej niż 1 min. J. Goodall obserwując zachowania szympansów stwierdziła, że większość ataków pochodziła od dorosłych samców, zaś dorosłe samice były najczęstszym obiektem zachowań agresywnych ze wszystkich klas wiekowo-płciowych.

Dalsze obserwacje pani Goodall (1979) spowodowały konieczność rewizji poglądów dotyczących małej agresywności szympansów. Zauważyła ona, iż szympanse jednej grupy potrafiły robić kilkuosobowe wyprawy na terytorium drugiej (powstałej zresztą w wyniku rozdzielenia się jednego zespołu na dwa mniejsze, co wiązało się z zajęciem nowego terenu) i systematycznie atakować napotkanych osobników. Najpierw gang złożony z pięciu szympansów wszedł na teren nowo-oddzielonej grupy. Złapały one samotnego samca, a następnie biły go, kopały i gryzły przez 20 min., po czym zostawiły krwawiącego z licznych ran. Samiec ten wkrótce zdechł. Po kilku tygodniach grupa trzech szympansów zamordowała w podobny sposób innego samca. Jeszcze później znowu pięciu samców dopadło starego szympansa z drugiej grupy, usiadły na nim i biły go aż do śmierci zwierzęcia. Nie oszczędzali też samic. Po przerwie dwuletniej znowu grupa pięciu samców wkroczyła na teren drugiej grupy i ciężko pobiła samotnego samca łamiąc mu nogę. W ten sposób doszło do całkowitego wyniszczenia fizycznego nowopowstałej grupy.

Stabilna hierarchia dominacji jest bardzo ważną metodą, za pomocą której naczelne i inne zwierzęta redukują agresję. Być może stanowi to wyjaśnienie zawsze obserwowanego zjawiska, że osobniki męskie, które są bardziej agresywne łatwiej poddają się hierarchizacji, zaś osobniki żeńskie, które są ogólnie mniej agresywne nie mają tendencji do tworzenia wyraźnych struktur hierarchicznych. To samo stwierdzono zresztą też w odniesieniu do człowieka (M. Knudson 1971).

W warunkach naturalnych porządek społeczny grupy jest zaburzony tylko w wyjątkowych wypadkach, takich jak masowe zachorowanie, albo gdy ważni członkowie grupy są zabici przez drapieżników czy człowieka. W niewoli, wpływ wprowadzenia nowego zwierzęcia lub zabrania ważnego członka grupy był eksperymentalnie badany wiele razy. Agresywność wzrasta dramatycznie po wprowadzeniu osobników obcych do grupy, z zabraniam członków grupy często wzrasta ona także, przy czym zależy to od pozycji społecznej zajmowanej przez usuniętego.

Effekty wprowadzenia obcych do grupy były znacznie silniejsze niż zmniejszenia ilości pożywienia lub przestrzeni życiowej. Wprowadzanie nowych osobników do grupy, co dobrze wiadomo z doświadczeń ogrodów zoologicznych i innych grup hodowlanych, zwiększa nie tylko częstość, lecz także intensywność zachowań agresywnych. Często walka kończy się ciężkim poranieniem lub nawet śmiercią zwierzęcia. Większość zabójstw obserwowanych między małpami nastąpiła po zaburzeniu porządku społecznego, głównie zaś po wprowadzeniu do grupy obcych.

Żyjące w warunkach naturalnych małpy znajdują swoje pożywienie w małych porcjach rozproszonych na dość dużym terenie i konflikty o pożywienie zdarzają się rzadko. Obserwowano wypadki agresji u dzikich małp, gdy jedzenie było dostępne tylko w nielicznych miejscach i to zarówno jedzenie konieczne, jak i ulubione. Zwierzęta żyjące w niewoli są przeważnie karmione w ten sposób, że podaje się im jedzenie w jednym miejscu (nie rozproszone). Większość gatunków małp zaadaptowała się do tej nienaturalnej sytuacji na drodze ustalenia sztywnych zasad kolejności jedzenia.

Jest zjawiskiem dobrze znanym, że stłoczenie zwiększa agresywność bardzo wiele gatunków ssaków. W eksperymencie Southwicka agresywność w grupie wzrastała dwukrotnie, gdy przestrzeń była ograniczona do połowy. B.K. Alexander i B.M. Roth (1971) wytwarzali trzy kolejne krótkotrwałe sytuacje zagęszczenia w złapanej grupie 84 japońskich makaków (dano im tylko 2, a następnie 3% poprzednio zajmowanego terenu na okres 4,5 i 6 dni). Zarówno ataki grupowe, jak i w pojedynczych spotkaniach były istotnie częstsze w okresach stłoczenia niż w okresach kontrolnych. Najsilniejszy wzrost agresywności zaobserwowano w parach samiec-samiec, natomiast w parach samica-samica zaznaczał się istotny spadek agresji w sytuacji zagęszczenia. Porządek hierarchiczny staje się bardziej sztywny w grupie stłoczonej. Z obserwacji w naturalnym środowisku populacji małp wynika, że napięcia związane ze wzrostem gęstości społecznej powstającym w wyniku powiększenia się populacji małp są normalnie rozwiązywane przez rozdzielenie się grupy.

Pierwszym efektem agresji między dwoma zwierzętami jest wzrost odległości między nimi. Zróznicowana agresywność wraz ze zróznicowaną atrakcją społeczną daje w rezultacie średni dystans w parze, który może być typowy dla gatunku i klas wiekowo-płciowych. Na przykład odległości między małpami

patas są większe niż między pawianami dżeladami, w obu zaś gatunkach pary samiec-samiec utrzymują większy dystans niż pary samiec-samica i samica-samica.

Zachowania terytorialne wykazują negatywną korelację między agresywnością i swojskością otoczenia.

Małpy zmieniają swoje zachowania społeczne w zależności od tego, jakie inne zwierzęta są w pobliżu. Reakcja na bliskość osobnika własnego gatunku jest różna. Na przykład matki pawianów i patas (*Erythrocebus patas*) są ogólnie nietolerancyjne w stosunku do interakcji między ich dziećmi i dorosłymi. U makaków i u langurów dziećmi opiekuje się wielu członków grupy. Samce pawianów płaszczowatych (*Papio hamadryas*) nie tolerują interakcji samic z dojrzałymi samcami. U pawianów anubis to ostatnie zjawisko występuje wtedy, gdy samica jest w rui, ale nie w innych okresach.

Typowym rodzajem agresji u małp jest posłużenie się dla swoich celów dodatkowym osobnikiem. I tak samice patas, mając zamiar zaatakować samca ze swej grupy, mogą uzyskać pomoc drugiej samicy poprzez wybranie momentu, kiedy wydaje się ona przerażona nagłym ruchem samca. Samica pawiana płaszczowatego używa samca do ataku na inną samicę w ten sposób, że prezentuje się samcowi jednocześnie grożąc samicy, którą pragnie zaatakować.

De Vore (1963) uważa, że agresja wewnątrzgrupowa zmniejsza się wraz ze stopniem przystosowania gatunku do życia nadrzewnego. Stwierdził on też istnienie korelacji między ekspresją dymorfizmu seksualnego i zachowaniami dominacji, sugerując, że naziemny tryb życia sprzyja zwiększaniu drapieżności, a to z kolei zwiększa specjalizację morfologiczną osobników męskich w celu ochrony grupy. Prowadzi to dalej do wzrostu dymorfizmu płciowego, przy czym osobniki męskie stają się większe i bardziej agresywne niż osobniki żeńskie. I.P. Scott (1974) zauważył, że największą agresywność przejawiają samce gatunków, w których istnieje znaczny dymorfizm płciowy wielkości ciała. Na przykład samce pawianów mogą ważyć dwa lub trzy razy tyle co samice i są stosunkowo agresywne, gdy np. u gibbonów samce i samice są niemal tego samego rozmiaru, a agresywność (i dominacja) jest wśród tych zwierząt minimalna.

Wpływ dorosłych samców na rozwój potomstwa nie jest jeszcze dokładnie zbadany. Z ostatnich obserwacji wynika jednak, że istnieją wielkie różnice w stopniu zachowań ojcowskich u małp i że samce odgrywają ważną rolę w socjalizacji co najmniej w niektórych gatunkach. Porównanie zachowań różnych gatunków małp badanych w warunkach naturalnych ujawnia pozytywną korelację między całkowitą agresywnością gatunku i włączeniem samców w proces socjalizacji. Całkowita agresywność jest względnie niższa w gatunkach, w których pojedynczy dorosły samiec lub dominujący dorosły samiec posiada względnie marginalną pozycję i/lub nie jest zbyt włączony w proces wychowywania małych lub młodocianych, jak to jest u patas (*Erythrocebus*

patas), u większości gatunków koczokodanów, langurów i gerezy abisyńskiej. Z drugiej strony całkowita agresywność jest względnie wysoka u pawianów i makaków, gdzie dominujący samiec odgrywa główną rolę w życiu grupy i (w niektórych gatunkach) jest regularnie włączany w proces socjalizacji. Im bardziej centralna jest postać dominującego samca w grupie, tym bardziej młode osobniki płci męskiej uczą się i zaczynają rozwijać wzory zachowań agresywnych poprzez identyfikację z głównym samcem.

Analiza stosunku matki do dziecka u naczelnych wskazuje, że istnieją wyraźne różnice seksualne w rozwoju niezależności dziecka od matki. Matki dzieci płci męskiej są bardziej karzące i odrzucające niż matki dzieci płci żeńskiej, które są bardziej opiekuńcze w stosunku do swych córek. Od samego początku dzieci obu płci są traktowane w różny sposób, co być może wynika z faktu, że dzieci płci męskiej zachowują się inaczej niż dzieci płci żeńskiej i matki reagują na to.

Badania rozwojowe wychowywanych w laboratorium rebusów wyjaśniają szereg interesujących zagadnień dotyczących agresji. Matki rebuski straszą, grożą i karzą dzieci płci męskiej od najwcześniejszego ich wieku i częściej niż dzieci płci żeńskiej, które raczej ochraniają (G. Mitchell 1963, G. Mitchell i E. Brandt 1970).

Charakterystyczna skłonność dziecka płci męskiej do bardziej brutalnych zabaw i aktywności związanej z innymi dziećmi jest subtelnie podtrzymywana przez zachowanie matki i przez obserwację innych matek i dzieci.

W rezultacie serii eksperymentów (G.D. Mitchell 1968, G.W. Møller i in. 1968, Mitchell i Brandt 1970) stwierdzono, że gdy matka jest nadopiekuńcza w pierwszych miesiącach życia dziecka, będzie ono później wykazywało małą niezależność i małą agresywność. Efekty częstego odrzucania i karania dziecka przez matkę są mniej jasne. Dzieci brutalnych lub obojętnych matek wykazują wysoki poziom agresji w stosunku do rówieśników w pierwszych 6 miesiącach. Według G.W. Møller i in. (1968) dzieci takie wykazują jednak bardziej podporządkowane zachowanie, mniej grożą niż kontrolna grupa dzieci wychowywanych przez normalne matki. G.D. Mitchell i in. porównywali dwie grupy dorosłych rebusów wychowywanych w różny sposób. Całkowita liczba groźen była niemal równa w obu grupach, jednak małpy, które były bardziej karane w ciągu pierwszych 6 miesięcy straszyły istotnie częściej niż mało karane małpy. Okazuje się więc, że jakość kar stosowanych przez matkę w poszczególnych fazach życia ma istotny wpływ na późniejsze zachowanie dziecka.

Obserwacje wpływu matki na sytuację społeczną potomstwa były czynione w środowisku naturalnym. Stwierdzono u japońskich makaków i rebusów z Cayo Santiago, że dzieci matki o niskiej pozycji społecznej same jako dorosłe osiągają niską pozycję.

U wielu gatunków małp konflikty i interakcje agresywne są szczególnie intensywne w okresie łączenia się w pary, jednak istnieją w tym zakresie duże

różnice międzygatunkowe. K.R.L. Hall (1962) stwierdził istotną korelację między częstością kopulacji samców pawianów czakma (*Papio ursinus*) i częstością agresji między dorosłymi samicami. Samice nie będące w rui mogą atakować samice w rui i odpędzać je od samców. Wśród pawianów anubis (*Papio anubis*) w Parku Nairobi natomiast dorosłe samce atakują kopulujące samce, zaś wśród żyjących w lasach pawianów anubis współzawodnictwo o samice nie było obserwowane. Podobne różnice zachowania w zależności od środowiska były opisywane dla dwóch populacji langurów. Również w dwóch grupach mangaby czarnej (*Cercocebus aterrimus*) żyjących w odległości 80 km od siebie N.R. Chalmer (1968) zaobserwował odmienne zachowanie agresywne.

Zachowania agresywne naczelnych są w dużym stopniu uwarunkowane środowiskowo. Bazą ich jest jednak centralny układ nerwowy i układ hormonalny. R.L. Holloway (1974) podkreśla, iż zestawienie wyników badań zachowań agresywnych różnych naczelnych wskazuje, iż struktury układu nerwowego związane z agresywnym zachowaniem są ilościowo różne u wszystkich gatunków Prymatów. „Každy gatunek ma unikalną organizację elementów neuronalnych, uzyskaną poprzez selekcję naturalną i ewolucję, a gatunek ludzki nie stanowi tu wyjątku”.

Struktury mózgu związane z z agresją O.J. Andy i in. (1974) dzielą na trzy grupy w zależności od ich rozwoju: 1) najmniej rozwinięte w filogenezie prymatów — śródmózgowie i międzymózgowie; 2) druga grupa to hipokamp, przegroda i jądra migdałkowate, których stopień powiększenia w filogenezie jest nieco większy niż pierwszej grupy; 3) kora mózgowa, która przeszła największy wzrost w filogenezie naczelnych.

Najbardziej kompletny atak agresywny był wywoływany elektryczną lub chemiczną stymulacją najmniej progresywnych struktur, tj. międzymózgowia i śródmózgowia. Natomiast elektryczna stymulacja jąder migdałowatych, hipokampa i przegrody powodowała atak częściowy lub słabszą formę agresji. Natomiast stymulacja kory mózgowej — najbardziej progresywnej części centralnego układu nerwowego nie dawała zachowań agresywnych.

Można więc stwierdzić, że najbardziej zintegrowane formy agresji są związane z filogenetycznie najmniej progresywnymi strukturami. Kora — najbardziej rozwinięta część mózgu — ma największy wpływ kontrolny.

Neurologiczne systemy zachowań agresywnych są uruchamiane na drodze chemicznej, przede wszystkim, acz nie wyłącznie — hormonalnie. Dobrze udokumentowany jest zwłaszcza wpływ hormonów męskich — androgenów na pobudzenie agresji. Większa agresywność osobników płci męskiej stwierdzana jest wśród wszystkich naczelnych i niemal we wszystkich kulturach ludzkich. Obserwuje się ją od najwcześniejszych zachowań dziecięcych. Potwierdza to także fakt, że osobniki płci żeńskiej mogą stać się bardziej agresywne przez podawanie męskich hormonów w okresie perinatalnym. Z hormonów męskich najważniejszy w aspekcie agresji jest testosteron.

Szczególnie duże znaczenie w wyjaśnianiu genezy agresywnego zachowania mają badania przeprowadzone nad myszami i szczurami przez J.P. Scotta i E. Fredericsona. Autorzy ci rozróżniają agresję konkurencyjną (służącą zdobyciu pożywienia, atrakcyjnego miejsca w klatce, czy bardziej dorodnego partnera seksualnego) i agresję niekonkurencyjną. Okazało się, że ten drugi typ agresji nie występuje wcale u samic (pierwszy oczywiście jest u obu płci). Agresję niekonkurencyjną obserwuje się nawet u tych samców, które chowane były w odosobnieniu i nigdy nie zetknęły się z walczącymi osobnikami tego samego gatunku. Autorzy wysnuli więc wniosek, że agresja niekonkurencyjna jest wynikiem działania męskich hormonów płciowych. Teza ta została potwierdzona za pomocą dalszych badań. Stwierdzono bezpośredni związek między agresją niekonkurencyjną i wydzielaniem testosteronu. Eksperymenty z kastracją samców myszy i szczurów wykazały, że niezależnie od tego, w jakim okresie życia będzie ona przeprowadzona, zawsze wpływa na zanik tendencji agresywnych w sytuacjach niekonkurencyjnych. Wstrzykiwanie zwierzętom kastrowanym testosteranu zawsze w czasie jego działania wzmacnia tendencje agresywne.

Wiadomo, że u ssaków podanie samcom hormonu męskiego zwiększa ich agresywność, jednak hormonalna baza nie jest jedynym determinantem zachowania nawet u myszy. Testosteron może tylko oddziaływać wyzwalająco. Badania na myszach wykazały, że poprzednie doświadczenia walki odgrywają o wiele ważniejszą rolę niż poziom androgenów.

R.M. Rose i in. (1974) badali zachowanie rebusów w Yerkes Regional Primate Research Center. Obserwowano grupę 34 samców zgrupowanych na dość dużej przestrzeni, przy dostarczeniu dowolnej ilości wody i jedzenia. W ciągu pierwszego miesiąca eksperymentu ustaliła się hierarchia dominacji i zwierzęta zaadaptowały się do nowych warunków. Wówczas badano poziom testosteronu i kortyzolu we krwi tych zwierząt. Ze wszystkich analizowanych zachowań tylko bardzo małą część (1,85%) stanowiły zachowania agresywne, a w tym tylko 1/5 dotyczyła agresji kontaktowej. Świadczy to, iż przy raz ustalonej hierarchii jej utrzymanie oparte jest głównie na gestach grożenia i reakcji podporządkowania.

Autorzy stwierdzili, że zarówno zachowania agresywne, jak i podporządkowanie są w sposób istotny pozytywnie skorelowane z poziomem testosteronu w surowicy. Wysoka liczba reakcji podporządkowania nie wykazuje jednak silnego związku z niskim poziomem testosteronu.

Ranga dominacji była również pozytywnie skorelowana z testosteronem. Zwierzęta należące do najwyższej czwartej części hierarchicznej drabiny miały istotnie więcej testosteronu od należących do pozostałych trzech czwartych, przy czym między drugą, trzecią i czwartą częścią drabiny dominacji nie stwierdzono różnic w poziomie testosteronu.

Zwierzęta mające wysoką rangę dominacji lub dużą częstość zachowań agresywnych mają tendencję do wyższego poziomu testosteronu w surowicy,

jednak wysoki stopień agresywności nie oznacza koniecznie wysokiej rangi w hierarchi i odwrotnie. Na przykład samiec alfa zajmował dopiero dwunaste miejsce pod względem częstości zachowań agresywnych, a najbardziej agresywny samiec był dziesiąty w hierarchi dominacji.

W celu sprawdzenia czy wysoki poziom testosteronu obserwowany u samców agresywnych i/lub dominujących warunkuje te zachowania, czy też jest efektem ich społecznego środowiska, autorzy przeprowadzili serię ciekawych eksperymentów. Umieszczono czterech spośród znanych poprzednio samców w pomieszczeniu z samicami, z których niektóre były w rui. Spowodowało to ich dużą aktywność seksualną i istotny wzrost poziomu testosteronu. Po dwutygodniowym pobycie z samicami, samce te były przenoszone do indywidualnych klatek. Poziom testosteronu wracał do wartości wyjściowej w ciągu tygodnia.

Następnie autorzy wprowadzali każdego samca indywidualnie do grupy trzydziestu dorosłych samców, oczekując, że grupa nie będzie tolerancyjna w stosunku do nowoprzybyłego. Tak też się stało i każdy samiec został zabrany po 2 godz. od wprowadzenia. Wszystkie samce wykazywały wyraźny spadek poziomu testosteronu, dochodzący do 80% poniżej wartości wyjściowej. Dwa z tych samców wykazywały istotny spadek testosteronu jeszcze w 6 i 9 tygodni po porażce. Te same dwa samce wprowadzone do grupy samic w dziewięć i piętnaście tygodni po pobiciu przez grupę uzyskiwały już po 4 dniach poziom testosteronu taki, jak obserwowany uprzednio u samców wprowadzonych do samic.

Również utrata dominującej pozycji prowadzi do spadku poziomu testosteronu. W doświadczeniu polegającym na połączeniu dwóch grup — mocniejszej i słabszej, samce pokonane w ciągu 6 tygodni wykazywały stały spadek poziomu testosteronu, który ok. 6 tygodnia wynosił 70% wartości wyjściowej.

Zachowania agresywne naczelných są sterowane przez układ nerwowy i to zarówno przez jego struktury podkorowe, jak i przez samą korę. W zachowaniach tych ważną rolę odgrywa układ hormonalny, w szczególności hormony androgenne.

W badaniach naczelných dokładnie analizowano związek między procesem socjalizacji i zachowaniami agresywnymi osobników dorosłych. Jednym z najbardziej ciekawych, a zarazem obiecujących kierunków badawczych jest analiza różnic płciowych w procesie wychowawczym. G o y (1968) w oparciu o stwierdzenie wysokiego poziomu hormonów krążących we krwi nowonarodzonych rebusów uważa, że w okresie rozwoju płciowego i noworodkowego hormony indukują różnicowanie szlaków mózgowych na wzory męskich i żeńskich zachowań. Na przykład wpływ hormonów działających w pewnych krytycznych momentach rozwoju może warunkować późniejszą wrażliwość na pewne bodźce, np. wrażliwość osobników męskich i żeńskich na noworodka. Hormony mogą również odgrywać rolę we wzmacnianiu pewnych wzorów zachowania w stosunku do innych.

Rozwój ontogenetyczny reaktywności jąder mózgu i ich włókien połączeniowych następuje w określonym środowisku naturalnym, które przypuszczalnie wpływa przede wszystkim na wysokość progu bardziej niż na same relacje neuroanatomiczne.

Zachowania agresywne są też związane z warunkami życia i strukturą społeczną danej grupy zwierząt.

Całkowita agresja wzrasta wraz ze wzrostem proporcji osobników męskich do osobników żeńskich, także ze wzrostem całkowitej liczby zwierząt oraz ze zmniejszeniem się przestrzeni życiowej lub z obniżeniem jej jakości. Powstanie organizacji hierarchicznej zmniejsza całkowitą agresję. Tak więc dobrze zintegrowane społeczności są oparte na terytorialności, hierarchii i istnieniu przywódcy. Rodzaj i wyraz agresji może być zrozumiały jedynie w całym kompleksie specyficznej dla danego gatunku organizacji społecznej oraz reakcji lokalnej populacji na warunki ekologiczne.

LITERATURA

- Alexander B.K., E.M. Roth, 1971, *The effects of acute crowding on aggressive behavior of Japanese monkeys*. Behavior 39, 73-90.
- Andy O.J., H. Stephen, 1974. *Comparative primate neuroanatomy of structures relating to aggressive behavior*. 205-300, W: *Primate behavior, territoriality and xenophobia*. (R.L. Holloway red.), Academic Press Inc., New York, London.
- Benedict B. 1969, *Role analyses in animals and men*. Man, 4, 203-214.
- Bernstein I.S., T.P. Gordon, R.M. Rose, 1974, *Factors influencing the expression of aggression during introductions to rhesus monkey groups*. 211-240, W: *Primate aggression, territoriality and xenophobia*, (R.L. Holloway red.), Academic Press Inc., New York, London.
- Bygott J.D., 1972, *Cannibalism among wild chimpanzees*. Nature, 238, 410-411.
- Carthy J.D., F.J. Ebling (red.), 1964. *The natural history of aggression*. Academic Press, New York, London.
- Chamove A., H. Harlow, G. Mitchell, 1967, *Sex differences in the infant-directed behavior of preadolescent rhesus monkeys*. Child Develop., 38, 239-335.
- Charles-Dominique P., 1974. *Aggression and territoriality in nocturnal prosimians*. 31-48, W: *Primate aggression, territoriality and xenophobia*. (R.L. Holloway red.), Academic Press Inc., New York, London.
- Christian L.J., 1970, *Social subordination, population density, and mammals evolution*. Science, 168, 84-90.
- De Vore I., 1963, *A comparison of the ecology and behavior of monkeys and apes*. 301-316, W: *Classification and Human Evolution* (S. Washburn red.), Aldine, Chicago, Illinois.
- De Vore I., K. Hall, 1965, *Baboon ecology*. 20-53, W: *Primate Behavior*. (I. De Vore red.), Holt, New York.
- Fossey D., 1970, *Making friends with mountain gorillas*. Nat. Geogr. Mag., 137, 48-67.
- Fossey D., 1971, *More years with mountain gorillas*. Nat. Geogr. Mag. 140, 574-585.
- Goodall J., 1965, *Chimpanzees of the Gombe Stream Reserve*. 425-473, W: *Primate behavior. Field studies of monkeys and apes*. (red. I. De Vore), Holt, New York.
- Goodall I., 1968, *The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve*. Anim. Behav. Mono 1, 165-311.
- Goodall J., 1979, *Life and death at Gombe*. National Geographic, 155, 592-621.

- Goy R., 1968, *Organizing effects of androgen on the behavior of rhesus monkeys*. 12-31, W: *Endocrinology and human behavior*. (R. Michael red.), Oxford Univ. Press, New York, London.
- Hall K.R.L., 1964, *Aggression in monkey and ape societies*. 51-64, W: *The natural history of aggression*. (J. Carthy, F. Eblings red.), Academic Press, New York.
- Hamburg D. 1970, *Sexual differentiation and the evolution of aggressive behavior in primates*. 141-151, W: *Environmental influences on genetic expression. Biological and behavioral aspects of sexual differentiation*. (N. Kretchmer D. Walcher red.), National Institutes of Health, Washington.
- Harlow H.F., 1965, *Sexual behavior in rhesus monkey*. 234-265, W: *Sex and behavior*. (F.A. Beach red.), Wiley, New York.
- Harrison B., 1962, *The Orang-utan*. Doubleday, Garden City, New York.
- Hill D., 1970, *Aggression in man and animals*. Proc. Roy. Sci. Med., 63, 159-162.
- Hinde R.A., Y. Spencer Booth, 1967, *The behavior of socially living rhesus monkeys in their first two and a half years*. Anim. Behav., 15, 169-196.
- Jensen G.D., R.A. Bobbitt, B.N. Gordon, 1968, *Sex differences in the development of independence of infant monkeys*. Behaviour 30, 1-14.
- Johnson R., 1972, *Aggression in man and animals*, Saunders, Philadelphia, Pennsylvania.
- Kaufmann J.H., 1967, *Social relations of adult males in a free-ranging band of rhesus monkeys*. 73-98, W: *Social Communications among primates*. (S.A. Altman red.), Univ. of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Klein L.L., 1974, *Agonistic behavior in neotropical primates*. 77-122, W: *Primate aggression, Territoriality and xenophobia*. (R. L. Holloway red.), Academic Press, New York, London.
- Knudson M., 1971, *Sex Differences in dominance behavior of young human primates*. Amer. Anthropol. Ass., New York.
- Mitchell G.D., 1968, *Attachment differences in male and female infant monkeys*. Child Develop., 39, 612-620.
- Mitchell G.D., 1969, *Paternalistic behavior in primates*. Psychol. Bull., 71, 399-417.
- Mitchell G.D., E. Brandt, 1970, *Behavioral differences related to experience of mother and sex of infant in the Rhesus monkey*. Develop. Psych., 3, 149-159.
- Michell R.P., D. Zumppe, 1970, *Aggression and gonadal hormones in captive rhesus monkeys (Macaca mulatta)*. Anim. Behav., 18, 1-10.
- Montagu A., 1976, *The nature of human aggression*. Oxford University Press, New York.
- Moyer K.E., 1968, *Kinds of aggression and their physiological basis*. Comm. Behav. Biol., 2, 65-87.
- Moyer K.E., 1969, *Internal impulses of aggression*. Trans. N. Y. Acad. Sci (II), 31, 104-114.
- Moyer K.E., 1976, *The physiology of aggression and the implication for aggression control*. 61-93, W: *The control of aggression and violence*. (J.L. Singer red.), Academic Press, New York.
- Møller G.W., Harlow H.F., Mitchell G.D. 1968, *Factors affecting agonistic communication in rhesus monkeys (M. mulatta)*. Behavior, 31, 339-357.
- Nagel U., H. Kummer, 1974, *Variation in Cercopithecoïd aggressive behavior*. 159-185, W: *Primate aggression, territoriality and xenophobia*. (R.L. Holloway red.), Academic Press, New York, London.
- Pitcairn T.K., 1974, *Aggression in natural groups of Pongids*. 241-272, W: *Primate aggression, territoriality and xenophobia*. (R.L. Holloway red.), Academic Press, New York, London.
- Plotnik R., 1974, *Brain stimulation and aggression in monkeys, apes and humans*. 389-415, W: *Primate aggression, territoriality and xenophobia. A comparative perspective*. (R.L. Holloway red.), Academic Press, New York, London.
- Poirier F.E., 1974, *Colobine aggression. A review*. 123-157, W: *Primate aggression, territoriality and xenophobia*, (R.L. Holloway red.), Academic Press, New York, London.
- Reynolds V., Q. Luscomba, 1969, *Chimpanzee rank order and the funktion of displays*. Proc. Int. Congr. Primat. 2-nd, Zurich 1968, Karger, Basel.

- Rose R.M., I.S. Bernstein, T.P. Gordon, S.F. Catlin, 1974, *Androgens and aggression: A review and recent findings in Primates*. 275-304. W: *Primate aggression, territoriality and xenophobia*. (R.L. Holloway red.), Academic Press, New York, London.
- Schaller G.B., 1961, *The orang-utan in Sarawak*. Zoologia 46, 73-82.
- Schaller G.B., 1962, *The mountain gorilla. Ecology and behaviour*. Chicago Univ. Press, Chicago, Illinois.
- Scott J.P., 1974, *Agonistic behavior of Primates: a comparative perspective*. 417-434, W: *Primate aggression, territoriality and xenophobia*. (R.L. Holloway red.), Academic Press, New York, London.
- Shah S.A., 1973, *The chromosomal abnormality*. 37-60. W: *Aggression and evolution*. (C.M. Otten red.), Xerox College Publ., Massachusetts.
- Sörenson M.W., 1974, *A review of aggressive behavior in the tree shrews*. 13-30, W: *Primate aggression, territoriality and xenophobia* (R.L. Holloway ed.), Academic Press, New York, London.
- Southwick C.H., 1972, *Aggression among nonhuman primates*. Addison — Wesley Module in Anthropology, 23, 1-23.
- Southwick, Ch.H., M.F. Siddiqi, M.Y. Farooqui, B.C. Pal, 1974, *Xenophobia among free-ranging rhesus groups in India*. 185-209, W: *Primate aggression, territoriality and xenophobia*. (R.L. Holloway red.), Academic Press, New York, London.
- Sussman R.W., A. Kichard, 1974, *The role of aggression among diurnal prosimians*. 49—76, W: *Primate aggression territoriality and xenophobia*, (R. L. Holloway red.), Academic Press., New York, London.
- Tobias P.V., 1961, *The work of gorilla research in Uganda*. S. Afr. J. Sci., 57, 297-298.
- Trimble M.R., J. Herbert. 1968, *The effect of testosterone or oestriadiol upon the sexual and associated behavior of the adult female rhesus monkeys*. J. Endocrinol., 42, 171-185.

EWA KOSTARCZYK

Instytut Biologii Doświadczalnej

im. M. Nenckiego, PAN, Warszawa

ROLA UKŁADU WEGETATYWNEGO NA TLE OGÓLNYCH PROCESÓW NEUROFIZJOLOGICZNYCH W KSZTAŁTOWANIU SIĘ WRAŻEŃ HEDONICZNYCH

I. POJĘCIE WARTOŚCI HEDONICZNEJ W KONTEKŚCIE BADAŃ PSYCHOLOGII EKSPERYMENTALNEJ I NEUROFIZJOLOGII *

Na wielu etapach historii rozwoju fizjologii i psychologii można odnotować tendencje w kierunku wyjaśniania czynności psychicznych za pomocą opisu różnorodnych procesów fizjologicznych [76]. Zazwyczaj jednak, tendencje te ograniczają się jedynie do postulatów, analogii czy metafor.

Wybór tematu szczegółowego tego opracowania, a więc problemu hedonizmu jest sam w sobie prowokacyjny, prawdopodobnie bardziej dla biologa niż psychologa, stanowi jednak wyjątkowo wdzięczne pole do interpretacji psychofizjologicznych. Wartości hedoniczne bowiem, nie są, niezbędne do zachowania gatunku, nie należą również do repertuaru podstawowych, biologicznych potrzeb organizmu. Każdy jednak przyzna, że zróżnicowane wartości hedoniczne są charakterystyczne dla zróżnicowania ludzkich osobowości. W konsekwencji, można uznać, że subtelne różnice w spostrzeganiu i ocenianiu wartości hedonicznych bodźców mogą przyczyniać się do kreowania nowych, nietypowych potrzeb, a przez to do wywierania istotnego wpływu na ewolucję.

Cechą uznaną za najbardziej charakterystyczną dla wartości hedonicznych jest to, że nie są one proporcjonalnie zależne od wywoływanych konsekwencji [53]. Jeśli będziemy rozpatrywać wartości hedoniczne pokarmu, oczywiście będzie wiązać je nie z głodem lecz z apetytem. W kategoriach ściśle fizjologicznych głód definiuje się jako napęd głodowy pojawiający się w odpowiedzi na stymulację postabsorpcyjną, natomiast apetyt jest reakcją na stymulację preabsorpcyjną taką, jak antycypacja, widok, zapach bądź smak pokarmu [16]. Powyższa definicja wskazuje, per se, odmiennność podejść metodologicznych do problemu głodu i apetytu. Ten ostatni, zdecydowanie jest uboższy w precyzyjne metodyki pomiaru, a tym samym badania nad wartościami hedonicznymi wydają się być mniej naukowe.

* Wartość hedoniczna będzie tu rozumiana jako specyficzne cechy bodźców pozytywnych, prowadzące do działań skierowanych na ich zdobycie w celu doznania przyjemności.

Podjęcie eksperymentalne do badań zjawiska hedonizmu (ocena wartości hedonicznej) sięga psychofizycznych doświadczeń dotyczących zależności między wrażeniem a siłą bodźca, prowadzonych u schyłku XIX wieku (W u n d t, F e c h n e r, W e b e r). Wykazano wówczas, że ten sam bodziec zależnie od swojej intensywności może wywoływać wrażenia przyjemne bądź nieprzyjemne (ból). Zależność ta stała się użytecznym narzędziem w dalszych doświadczeniach nad rolą popędów w zachowaniu (R i c h t e r [54, 55], Y o u n g [74]). Jednakże, samo pojęcie wartości hedonicznej zaistniało jako problem badawczy w fizjologii dopiero gdy odkryto otyłość spowodowaną uszkodzeniami brzuszego podwzgórza (A n a n d i B r o b e c k [2], H e t h e r i n g t o n i R a n s o n [19]). Jedną z ciekawszych cech takich otyłych zwierząt jest ich niezwykła wybredność smakowa [2, 12, 58, 68]. Na uwagę zasługuje fakt, że syndromy brzuszego i bocznego podwzgórza są szeroko wykorzystywane jako modele zwierzące do badań nad manią i depresją obserwowaną u ludzi. Wzmacnia to proponowaną tutaj tezę, iż wartości hedoniczne mają istotne znaczenie dla rozwoju osobowości, ponieważ uznaje się powszechnie, że pewne syndromy psychiatryczne są jak gdyby wyolbrzymioną formą skłonności psychotycznych charakterystycznych dla specyficznych osobowości. Hedonista to człowiek lubujący się w dobrej kuchni i szukający sytuacji wrażeniowo przyjemnych. Hedonizm jako sposób życia był przedmiotem zainteresowań zarówno starożytnych (Arystyp z Cyrenei, Epikur) jak i współczesnych filozofów (T. Hobbes, J.S. Mill, H. Spencer, J. Bentham). Sposób życia jest jednym z czynników określających osobowość, można go propagować w programach edukacji, w dalszej zaś perspektywie może również być przedmiotem zmian ewolucyjnych.

Najprostszym podejściem metodologicznym do zagadnienia wartości hedonicznych są pomiary reakcji wykonanych w celu zdobycia nagrody o charakterze hedonicznym. Nagrody hedoniczne mogą się wywodzić z fundamentalnych potrzeb biologicznych (smaczniejszy pokarm, atrakcyjniejsza samiczka), mogą również mieć charakter czysto wrażeniowy (przyjemne oświetlenie, miło brzmiące dźwięki, ciepły dotyk). Hedonistyczne teorie motywacji zakładają, że sama przyjemność wywołana określonym bodźcem stanowi wystarczające wzmocnienie dla reakcji skierowanej na jego zdobycie [7, 8, 10, 50, 72, 74]. Procesy, które powodują, że tak samo intensywne bodźce są dla jednych osób miłe, przyjemne czy atrakcyjne, a dla innych obojętne, a nawet nieprzyjemne związane są z poprzednimi doświadczeniami (szczury nie będą pić pierwotnie atrakcyjnego roztworu sacharyny jeśli kiedyś spowodowała ona niedomagania wywołane chlorkiem litu podanym po jej wypiciu), z aktualnym stanem organizmu (smaczny pokarm traci swoją atrakcyjność kiedy człowiek lub zwierzę są syte), oraz ze stanem różnorodnych regulacji fizjologicznych (samopoczucie w górach dobre u niedociśnieniowca, a złe u nadciśnieniowca, defekt w odczuwaniu przyjemności u pacjentów z depresją).

Optymalny model badania procesów hedonicznych powinien więc uwzględniać wszystkie wspomniane czynniki. Niestety, większość proponowanych hipotez ma charakter zdecydowanie wybiórczy i w zasadzie nie stanowi ogólnej koncepcji procesów hedonicznych lecz usiłuje interpretować specyficzne zjawiska zgodnie z założeniami hedonistycznych teorii motywacji (depresja jako stan anhedonii, układ nagrody w mózgu, zjawisko samodrażnienia).

II. ZEWNĘTRZNE CZYNNIKI OKREŚLAJĄCE WARTOŚĆ HEDONICZNĄ NAGRODY

Nagrodą, która wzmacnia reakcję skierowaną na jej osiągnięcie może być zasadniczo każda zmiana bodźcowa, a więc z zakresu wszelkiej modalności [23]. Gdy siedzimy w ciemnym pokoju, przyjemne może okazać się zapalenie niezbyt intensywnego światła, i odwrotnie, wygaszenie nadmiernej iluminacji możemy przyjąć jako dobrodziejstwo. Istnieją więc konkretne parametry hedonistycznej wartości bodźców. Dotychczasowe badania ustaliły, że skuteczność bodźców wzmacniających zależy od: a) intensywności stymulacji [51, 72], b) motywacyjnego stanu podmiotu [8, 56], c) procesów habituacji [73], d) interferującego wpływu środowiska zewnętrznego [49, 75].

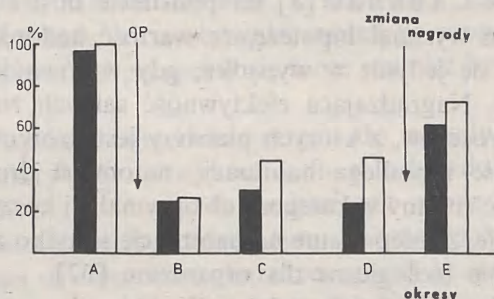
Obserwacją dostępną każdemu, a potwierdzoną eksperymentalnie [51] jest spadek preferencji smakowych do roztworu cukru lub soli, jeśli ich stężenie w roztworze rośnie. Cabañac [8] na podstawie doświadczeń ze wzmocnieniem termicznym wysunął hipotezę, że wartość hedoniczną zmiany sensorycznej uzyskuje się jedynie w wypadku, gdy wyrównuje ona organiczny deficyt sensoryczny. Nagradzająca efektywność samych zmian bodźcowych zależy od dwóch procesów, z których pierwszy jest krótkotrwałą reakcją na zmianę jako nowość i podlega habituacji, natomiast drugi jest procesem oceniającym wartość zmiany w kategoriach optymalnej korzyści dla podmiotu [44]. Istnieją sugestie, że niepodatne na habituację są tylko zmiany bodźcowe, które mają znaczenie biologiczne dla organizmu [67].

Wartość hedoniczna nagrody zależy również od czynników absolutnie niezwiązanych z wielkością lub dystrybucją samej nagrody. Dostępny subiektywnym obserwacjom fakt, że w zimie czekolada wydaje się nam smaczniejsza, został potwierdzony doświadczalnie [59]. Nagroda zależy więc od cech oraz intensywności bodźców zewnętrznych [75].

III. NEUROANATOMICZNE I NEUROCHEMICZNE MECHANIZMY NAGRODY

Odkrycie pewnych struktur w mózgu, których drażnienie wywoływało efekt nagrody (Olds [48]) dało asumpt do intensywnego rozwoju badań nad neuroanatomicznymi, a dalej nad neurochemicznymi podstawami procesów hedonicznych. Punktem zwrotnym tych badań ukierunkowanych na wyodręb-

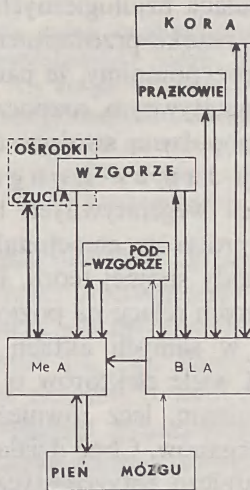
nienie w mózgu układu nagrody było odkrycie zbieżności, lokalizacji punktów nagrody (jako efektu samodrażnienia) oraz punktów uznawanych dotąd za centralne ośrodki napędowe różnych motywacji. Na podstawie tych badań wysunięto hipotezę, że istnieje ogólny system nagrody obejmujący wiele motywacji specyficznych [21, 64, 65]. Ten szczególny związek ogólnego systemu nagrody ze specyficznymi motywacjami nasunął pytanie o charakter uzyskiwanego wzmocnienia drogą elektrostymulacji. Chociaż problem ten do tej pory nie został rozwiązany [42], szereg autorów dopatruje się w nim komponent sensorycznych [52]. Natomiast strukturom należącym do systemu pozytywnego wzmocnienia przypisywana jest często funkcja integracji bodźców sensorycznych [45] oraz funkcja oceniania ich wartości biologicznej i hedonicznej [1, 12, 13, 30, 61]. Hipoteza taka powstała pierwotnie w oparciu o wyniki doświadczeń behawioralnych, które sugerowały, że uszkodzenia różnych struktur należących do układu nagrody, np. podwzgórza, ciała migdałowatego, przegrody i innych powodują u różnych zwierząt spadek motywacji do zdobycia atrakcyjnych niegdyś dla nich wzmocnień. Skądinąd udowodniono, że obserwowane zmiany w zachowaniu nie są następstwem ani deficytów percepcyjnych, ani motorycznych. Co więcej, udowodniono, że zastosowanie atrakcyjniejszych wzmocnień przywraca takim zwierzętom motywację do ich zdobycia [32], co przedstawia rys. 1. Przypuszczenie, że



Rys.1. Warunkowe reakcje instrumentalne (słupki czarne) oraz pokarmowe reakcje bezwarunkowe (słupki białe) podczas: A — treningu przedoperacyjnego, B i C — kolejne okresy po leżach podwzgórzowo-amygdalarnych, D — 3 miesiące po leżach przed zmianą nagrody pokarmowej, E — po zmianie nagrody pokarmowej na bardziej atrakcyjną. Każdy słupek jest średnią z 10 sesji u czterech psów. Według Kostarczyk i Fonberg [32]

uszkodzenia struktur pozytywnego wzmocnienia prowadzą do osłabienia funkcji oceniania wartości biologicznej i hedonicznej bodźców, zdaje się znajdować potwierdzenie w wynikach badań neuroanatomicznych. Wykazano, że struktury te mają liczne połączenia neuronalne z ośrodkami sensorycznymi z zakresu każdej modalności, neuroendokrynnymi i wegetatywnymi. Schemat zakresu tych połączeń neuronalnych jest bardzo zróżnicowany, lecz dają się wyodrębnić struktury albo ich partie, których liczba i wielokierunkowość

połączeń sensorycznych, neuroendokrynnych i wegetatywnych sugeruje nieodparcie, że mogą one wpływać na zachowanie w zależności od kontekstu sytuacyjno-motywacyjnego (tzn. percepcji oraz stanu wewnętrznego organizmu). Do tego typu struktur należy na przykład część przyśrodkowo-korowa ciała migdałowatego [29], której charakter połączeń anatomicznych przedstawiony jest na rys. 2. Badania typu ablacyjnego oraz studia neuroanatomiczne



Rys. 2. Neuroanatomiczne połączenia części przyśrodkowej (MeA) i podstawno-bocznej (BLA) ciała migdałowatego. Wzgórzowe projekcje do MeA w odróżnieniu od projekcji do BLA pochodzą ze wzgórzowych ośrodków czucia. Diagram według K o s t a r c z y k [29], gdzie można znaleźć szczegółowy opis tych połączeń.

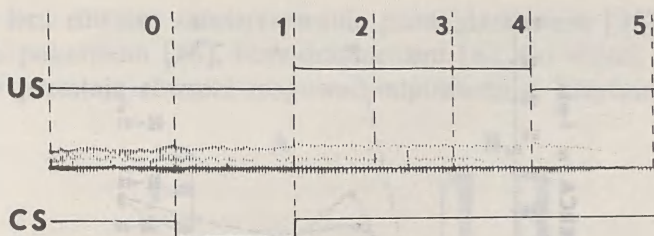
ne nie dostarczają jednak spójnych informacji co do przebiegu (szlaków neuronalnych oraz ich neurochemicznej specyfikacji) procesów hedonicznych w mózgu. Opracowanie holistycznej koncepcji tych procesów komplikują dodatkowo różnorodne, często sprzeczne wyniki badań neurochemicznych.

Można uznać, że rozwijana konsekwentnie od kilku lat koncepcja W i s e ' a jest najwszechstronniejszą propozycją dotyczącą udziału procesów centralnych w mechanizmie nagrody [69, 70, 71]. W oparciu o dane elektrofizjologiczne i neurochemiczne zidentyfikował on cztery istotne elementy układu nagrody: 1) włókna zstępujące z przyśrodkowego pęczka przodomózgowia do brzusznej nakrywki o nieokreślonym chemicznie przewodnictwie; 2) włókna opiatowe kończące się w brzusznej nakrywce; 3) komórki dopaminergiczne brzusznej nakrywki pobudzone prawdopodobnie przez włókna wyżej wymienione (punkt 1 i 2) oraz 4) komórki jądra półleżącego i być może innych struktur układu nagrody wrażliwe na dopaminę, które przekazują impuls nagrody gdzieś dalej. Chociaż w tym szczegółowym, lecz wybiórczym schemacie powiązań neuronalnych układu nagrody w mózgu brakuje jeszcze elementów początkowych i końcowych, jego drobiazgowy opis stanowi bardzo

istotne osiągnięcie, potwierdzone badaniami innych autorów, a zastosowana metodyka może być modelem do badań podstaw neurofizjologicznych różnych wzorców zachowania.

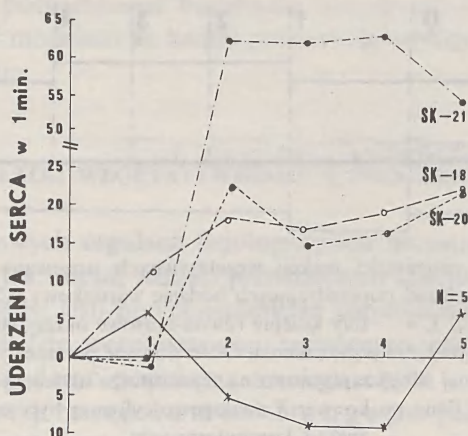
IV. ROLA UKŁADU WEGETATYWNEGO W PROCESACH NAGRODY

Procesy obwodowych regulacji fizjologicznych uczestniczące w procesach hedonicznych były, jak dotąd, rzadko przedmiotem studiów. Fakt ten zdawać się może niezrozumiały, jeśli przypomnimy, że badania nad związkiem emocji ze zmianami w układzie wegetatywnym rozpoczęto już w ubiegłym wieku i uwieńczone zostały dosyć popularną swojego czasu (a i aktualną do dziś w wielu tezach) teorią emocji J a m e s - L a n g e g o [22, 40]. Pomimo, że pomiary różnorodnych reakcji wegetatywnych były wielokrotnie wykorzystywane do charakterystyki procesów emocjonalnych, tym niemniej zagadnienie to nie doczekało się nigdy spójnej teorii. Przyczyna tego stanu rzeczy tkwi w złożoności funkcjonalnych relacji na poziomie układu wegetatywnego, skomplikowanych nie tylko w samych aktach zachowania, w wykonanie których zaangażowanych jest wiele efektorów o zróżnicowanym unerwieniu współczulnym i przywspółczulnym, lecz również w różnych stanach czynnościowych poszczególnych organów. Choć działanie układów współczulnego i przywspółczulnego jest zasadniczo antagonistyczne, istnieje jednak od niego wiele odchyleń. Odminną trudnością badań nad rolą układu wegetatywnego w zachowaniu jest brak jednolitej metodyki badawczej pozwalającej na odpowiednią syntezę otrzymywanych wyników. Pomimo to szereg autorów postuluje istnienie względnie stałego wzorca reakcji wegetatywnych towarzyszących określonym aktom zachowania (H i l t o n [20], L a c e y i L a c e y [38], O b r i s t [47]). Na przykład, zmiany w układzie krążenia towarzyszące reakcjom orientacyjnym, bodźcom awersyjnym i zachowaniom obronnym są dosyć typowe i podobne u psów, kotów i małp. Charakteryzuje je rozszerzenie naczyń mięśni szkieletowych, zwężenie naczyń krezki i kłębuszków nerkowych, podwyższenie ciśnienia krwi oraz przyspieszenie tętna [43]. Istnieją również zbieżności co do charakterystyki reakcji w układzie krążenia (np. zwolnienie akcji serca) w sytuacjach zachowań apetytywnych [4, 25, 27, 28, 31, 32, 33, 57]. Niedogodności eksperymentalne tego typu badań polegają przede wszystkim na: 1) niespecyficzności reakcji wegetatywnych (pobudzenie charakteryzujące się np. przyspieszeniem tętna zarówno na bodźce przyjemne, jak i nieprzyjemne); 2) specyfice określonych reakcji wegetatywnych w poszczególnych zachowaniach (wydzielanie śliny jedynie na bodźce pokarmowe); 3) różnicach gatunkowych. Powyższe ograniczenia metodologiczne częściowo wyeliminowała K o s t a r c z y k rejestrując kilka parametrów wegetatywnych nie tylko w różnych okresach badanego zachowania, lecz również przed i po jego wystąpieniu [28, 31, 32, 33]. Metodyka ta zilustrowana jest na rys. 3.



Rys. 3. Schemat analizy zmienności reakcji wegetatywnych stosowany w omawianych tutaj pracach autorki: 0 — 10 sekund poprzedzających bodziec warunkowy (CS); 1 — 10 sekundowy bodziec warunkowy (CS); 2, 3, 4 — trzy kolejne równo-czasowe okresy stosowania wzmocnienia (US); 5 — 10 sekund po wycofaniu wzmocnienia. Obserwowane parametry (częstotliwość uderzeń serca, bądź ilość wydzielonej śliny) zapisywano na rejestratorze atramentowym lub rejestratorze magnetycznym, z którego dane po konwersji analogowo-cyfrowej były opracowane za pomocą metod komputerowych

Dotychczasowe badania nad udziałem układu wegetatywnego w zachowaniach skierowanych na zdobycie i „konsumpcję” nagrody są bardzo rozbieżne metodologicznie. Wielu badaczy stosuje metodykę analizy reakcji sercowych towarzyszących samodrażnieniu [4, 57]. Pamiętać jednak należy, że samo zjawisko samodrażnienia jest niejasne w swoich psychofizjologicznych podstawach, szczególnie pod względem różnicowania komponent napędu i nagrody [42], co czyni tę metodykę niezbyt przydatną do rozwiązania omawianych tutaj zagadnień. Znacznie korzystniejsze wydają się być tutaj badania, w których analizuje się reakcje wegetatywne towarzyszące naturalnym zachowaniom apetytywnym. Systematyczne badania tego problemu dotyczące analizy reakcji sercowych psów w sytuacji nagród pokarmowych [28, 32, 33] oraz głaskania psa przez eksperymentatora [31] sugerują, że zwolnienie akcji serca towarzyszy bodźcom lub aktom o charakterze przyjemnościowym. Również i inni autorzy obserwowali podobne zmiany w akcji serca podczas różnorodnych zachowań apetytywnych: konsumpcji pokarmu przez psy [25], picia mleka przez koty [46], stymulacji dotykowej u ludzi i psów [14, 17], orgazmu u psów [14]. U rozbawionych widzów oglądających komedię rejestrowano zwolnienie akcji serca [5]. Istnieje szereg dowodów na to, że deceleratywna reakcja sercowa nie jest związana z samym bodźcem, lecz z jego pozytywnym, przyjemnym zabarwieniem emocjonalnym. Na przykład bodźce dotykowe nie tylko zwalniają akcję serca u psów [14, 31], lecz również normalizują przyśpieszenie akcji serca wywołane bodźcami awersyjnymi u psów [3, 41] i ludzi [15]. Jednakże, u schizofreników niechętnych fizycznym kontaktom z ludźmi, dotyk innego człowieka przyśpiesza ich akcję serca [15]. Podobne przyśpieszenie akcji serca obserwowano u psów, gdy głaskał je eksperymentator, który wcześniej je karał [14]. Okazało się również, że psy które odniosły porażkę w treningu warunkowych reakcji instrumentalnych wzmacnianych głaskaniem [31] reagowały w sposób nietypowy (brak deceleracji) na dotyk eksperymentatora (rys.4) bądź na pokarm [26]. Podobne

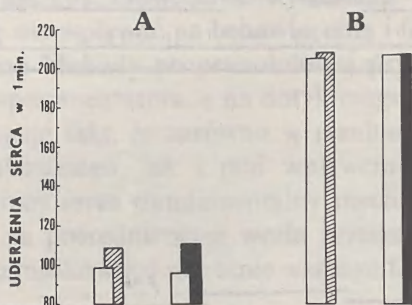


Rys. 4. Odmienności w reakcjach sercowych u trzech psów, które odniosły porażkę w treningu warunkowych reakcji instrumentalnych wzmacnianych głaskaniem przez eksperymentatora, na tle uśrednionych wyników psów, które odniosły w nim sukces. 0 — przed bodźcem warunkowym; 1 — bodziec warunkowy; 2, 3, 4, — kolejne okresy wzmocnienia; 5 — po wycofaniu wzmocnienia. Dane liczbowe przedstawiają tu różnice w liczbie uderzeń serca w porównaniu z okresem sprzed ekspozycji bodźca warunkowego. Według Kostarczyk i Fonberg [31]

nietypowości w reakcjach ślinowych i sercowych obserwowano u psów z uszkodzeniami podwzgórza i ciała migdałowatego podczas zachowań pokarmowych, pomimo iż w stanie spoczynku obydwa parametry wegetatywne były niezaburzone [32]. Dane te sugerują, że stosowane wzmocnienia nie stanowiły nagród dla tych zwierząt. Przypuszczenie to znalazło pewne potwierdzenie w wynikach doświadczenia, w którym badano reakcje sercowe towarzyszące konsumpcji mniej lub bardziej preferowanych pokarmów przez psy [33]. Charakterystyczną dynamikę reakcji sercowych (przyśpieszenie akcji serca na początku, oraz jej stopniowe zwalnianie w dalszych okresach jedzenia) obserwowano jedynie w wypadku pokarmu najatrakcyjniejszego dla psów.

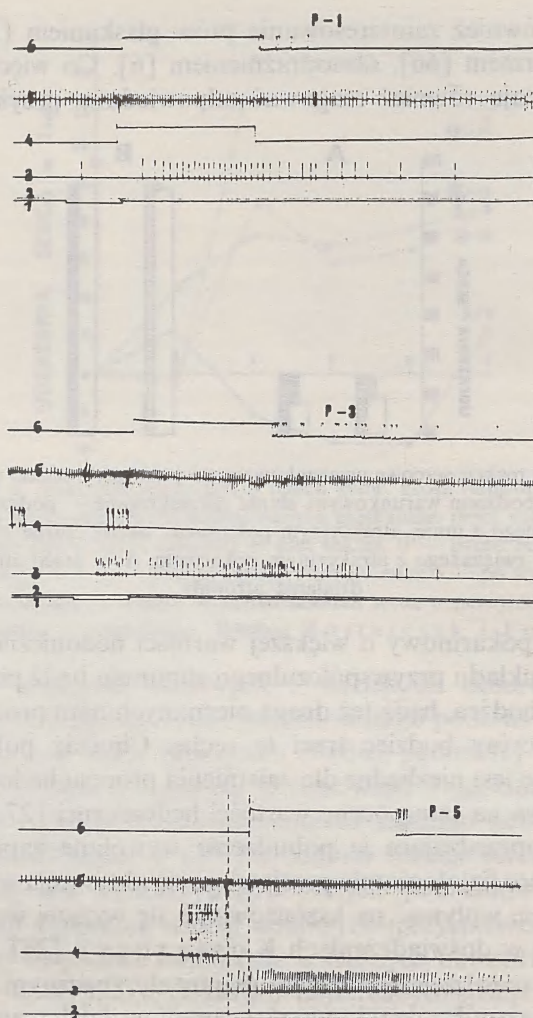
Związek deceleratywnej reakcji sercowej z wrażeniami o przyjemnym charakterze był postulowany już przez Lacey'a [37, 39], lecz dopiero badania elektrofizjologiczne [36] potwierdziły, że aktywacja określonych aferencji sensorycznych zwalnia akcję serca. Stanowi to poniekąd dowód na istnienie konkretnych fizjologicznych przesłanek wrażeń przyjemności. Dalsze badania powinny iść w kierunku określenia połączeń neuronalnych pośredniczących w transmisji informacji dotyczącej hedonicznej charakterystyki bodźca (o czym była mowa w rozdziale III) oraz wyjaśnienia roli układów współczulnego i przywspółczulnego w procesie hedonicznej oceny nagrody. Wyniki dotychczasowych doświadczeń pozwalają przypuszczać, że istotną komponentą procesów hedonicznych, przejawiającą się bądź deceleratywną reakcją sercową bądź też na przykład wzmocnionym wydzielaniem śliny [28], stanowi rezultat aktywacji układu przywspółczulnego. Bloker tego układu (atropina) znosi nie tylko bradykardię powodowaną przyjemną stymulacją

dotykową, lecz również zainteresowanie psów głaskaniem [35] oraz innymi nagrodami: pokarmem [66], samodrażnieniem [6]. Co więcej, jak widać na rys. 5., psy przestają również reagować odpowiednim przyspieszeniem akcji



Rys. 5. Atropina znosi reakcje sercowe uwarunkowane na pokarmy o różnej wartości hedonicznej. Białe słupki — przed bodźcem warunkowym, słupki zakreskowane — podczas ekspozycji bodźca warunkowego związanego z mniej atrakcyjnym pokarmem, słupki czarne — podczas ekspozycji bodźca warunkowego związanego z atrakcyjnym pokarmem. A — przed atropiną, B — podczas działania atropiny

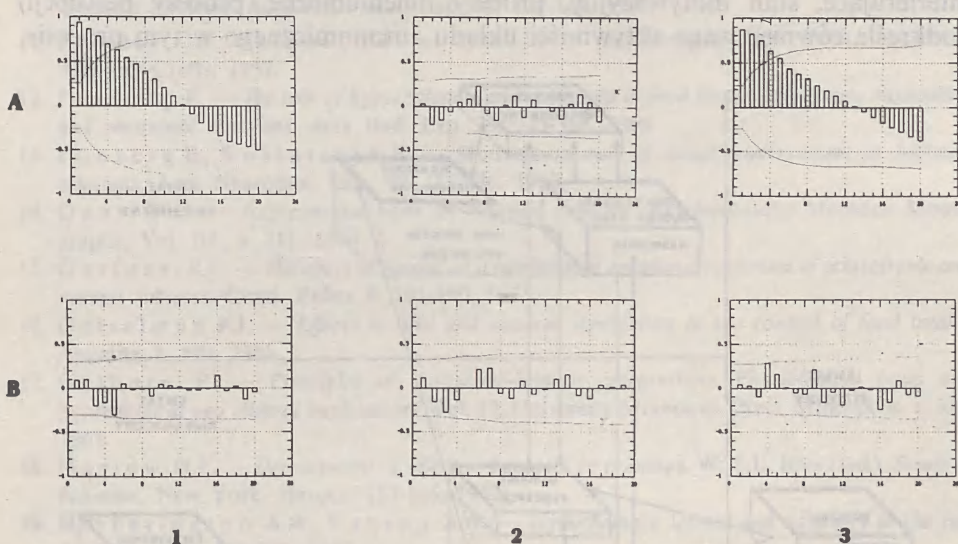
serca na bodziec pokarmowy o większej wartości hedonicznej [30]. Oznacza to, że wyłączenie układu przywspółczulnego eliminuje bądź percepcję przyjemnościowych cech bodźca, bądź też drogą nieznaną nam procesów sprawia, iż dotychczas atrakcyjny bodziec traci tę cechę. Chociaż pobudzenie układu przywspółczulnego jest niezbędne dla zaistnienia procesu hedonicznego, to jego poziom nie wpływa na samą ocenę wartości hedonicznej [27, 28]. Przeciwnie, wydaje się, że poprzedzające je pobudzenie wywołane zapowiedzią bodźca hedonicznego, które fizjologicznie przejawiają się aktywacją układu współczulnego, może istotnie wpływać na kształtowanie się wyższej wartości hedonicznej. Na przykład, w doświadczeniach K o s t a r c z y k [28] psy, dla których pokarm stanowił najsilniejszą przynętę reagowały znacznym przyspieszeniem tętna (pobudzenie współczulne) i umiarkowanym wydzielaniem śliny (pobudzenie przywspółczulne) na warunkowy bodziec pokarmowy. W momencie podania pokarmu i rozpoczęcia jego konsumpcji tętno ulegało dalszemu przyspieszeniu, a wydzielanie śliny zahamowaniu. Natomiast w dalszych okresach konsumpcji obserwowano stopniowy, znaczny spadek tętna oraz obfite wydzielanie śliny (pobudzenie przywspółczulne). Proces ten można zaobserwować na rys. 6. Należy zaznaczyć, że ta skomplikowana dynamika pobudzeń i hamowań w układzie wegetatywnym odbywała się w krótkich (około 10 sekundowych) przedziałach czasowych. Odkrycie owej zmienności hamulcowo-pobudzeniowej w obrębie układu wegetatywnego potwierdza wcześniejsze koncepcje oparte głównie na doświadczeniach behawioralnych dotyczące zachowań napędowych i konsumpcyjnych (K o n o r s k i [24], S o ł t y s i k [63]) i ma ogromne znaczenie w interpretacji aktualnych neurochemicznych teorii nagrody, które często wydając się sprzecznymi, są teoriami



Rys. 6. Reakcje sercowe (5) i ślinowe (3) u trzech różnych psów podczas sytuacji pokarmowej: 1 — bodziec warunkowy, 2 — podanie pokarmu, 4 — reakcje instrumentalne, 6 — jedzenie z zaznaczonymi pionowo odruchami lizania po jego zakończeniu. Zwraca uwagę fakt, że w okresie odroczonego jedzenia (zaznaczonego między pionowymi, przerywanymi liniami u P-5) tętno spada, a wydzielanie śliny utrzymuje się. Niezależnie czy jedzenie następuje bezpośrednio po bodźcu, czy po pewnej chwili, jego rozpoczęcie wiąże się ze wzrostem tętna oraz zahamowaniem wydzielania śliny

uzupełniającymi się wzajemnie. Na przykład, choć w oparciu o większość danych eksperymentalnych dopaminie przypisuje się rolę uczestniczenia w realizacji zachowań napędowych, to jednak nie przeczy temu hipoteza W i s e ' a [69] dotycząca roli dopaminy w procesie hedonicznym. W kontekście bowiem przedstawionych tu poglądów stan pobudzenia (napęd) zdaje się być ważnym czynnikiem w kształtowaniu się wartości hedonicznej. Wskazują na to również

i inne, odmienne metodycznie doświadczenia, chociażby te w których wykazano, że im wyższy poziom napędu (otrzymywany drażnieniem podwzgórza) tym mniej atrakcyjny pokarm wywoływał u szczurów instrumentalne reakcje pokarmowe i odwrotnie [9]. Obwodowe wyłączenie układu współczulnego (propranolol) zdaje się nie wpływać na behawioralną i fizjologiczną reakcję na samą nagrodę. Pomimo blokady propranololowej psy jedzą [62], akceptują głaskanie ich przez eksperymentatora, a na dotyk reagują spadkiem akcji serca [35]. Na uwagę zasługuje fakt, że zarówno w rezultacie blokady (β -adrenergicznej) układu współczulnego, jak i pod wpływem bodźców dotykowych zanika rytmiczność pracy serca (fundamentalny mechanizm regulujący pracę serca odbywający się za pośrednictwem węzła przedsionkowo-komorowego). Stosowanie obydwu czynników jednocześnie wzmacnia ten efekt (rys. 7). Na tym



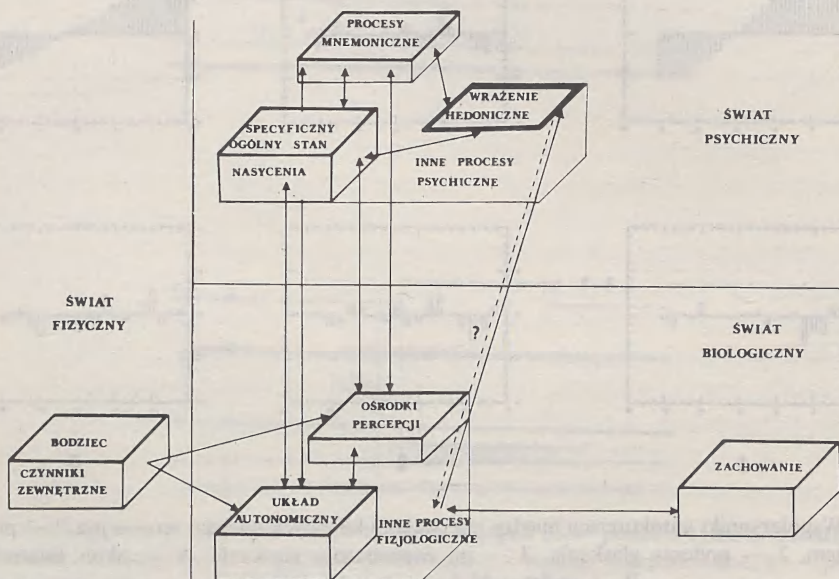
Rys. 7. Współczynniki autokorelacji między interwałami kolejnych uderzeń serca u psa: 1 — przed głaskaniem, 2 — podczas głaskania, 3 — po zaprzestaniu głaskania. A — okres kontrolny, B — podczas blokady propranololowej

tle nieco przedramatyzowane porzekadło „można kota zagłaskać na śmierć” jawi się jako realne prawdopodobieństwo. Warto w tym miejscu przytoczyć również wyniki doświadczeń, w których psy pod wpływem małych dawek (0,5 mg/kg) amfetaminy (środek aktywujący centralny układ nagrody oraz wywołujący bradykardię) pomimo zwiększonego zapotrzebowania na nagrodę o charakterze stymulacji dotykowej pracowały na nią zdecydowanie mniej efektywnie [34]. W świetle przedstawionych tutaj danych, bodźce przyjemnościowe, aczkolwiek niezbędne dla prawidłowego rozwoju (Harlow [18]) i funkcjonowania organizmu (uczenie się za pomocą nagród), zdają się mieć wpływ dezorganizujący na fizjologiczne czynności organizmu. Być może,

opisane powyżej zmiany natury fizjologicznej leżą u podstaw szeregu zjawisk tłumaczonych dotąd mechanizmami psychologicznymi (najwyższa efektywność wzmacniania sporadycznego [11], depresja wywołana serwowaniem nagród niezależnie od dążenia samego podmiotu do ich zdobycia [60]).

V. PODSUMOWANIE

Podsumowując powyższe rozważania możnaby nakreślić schemat (rys. 8.) drogi, jaką musi przebyć w przestrzeni biologicznej informacja dotycząca bodźca fizycznego by przeistoczyć się w niepowtarzalne zjawisko psychiczne, jakim jest wrażenie hedoniczne. Schemat ten obok wcześniej opisanych czynników wpływających na hedoniczną ocenę bodźca (zewnętrzne czynniki interferujące, stan motywacyjny, procesy mnemoniczne, procesy percepcji) podkreśla również wagę aktywności układu autonomicznego w tym procesie.



Rys. 8. Schemat przedstawiający procesy uczestniczące w generacji wrażenia hedonicznego. „Zjawiska psychiczne” są tu celowo przeciwstawione bardziej konkretnym zjawiskom fizjologicznym ze względu na nieznaną ich mechanizmów, kompleksowy (np. pamięć) bądź hipotetyczny charakter. Należy jednak pamiętać, że u ich podstaw leżą złożone procesy fizjologiczne

LITERATURA

1. Anand B.K. — *Nervous regulation of food intake*. *Physiol. Rev.* 41: 677-708, 1961.
2. Anand B.K., Brobeck J.R. — *Hypothalamic control of food intake in rats and cats*. *Yale J. Biol. Med.* 24: 123-140, 1951.

3. Anderson S., Gantt W.H. — *The effect of person on cardiac and motor responsivity to shock in dogs*. Cond. Reflex. 1: 181-189, 1966.
4. Angyal L. — *Autonomic effects of hypothalamic selfstimulation in the cat*. Physiol. Behav. 15: 495-498, 1975.
5. Averill J.R. — *Autonomic response patterns during sadness and mirth*. Psychophysiology 5: 399-414, 1969.
6. Bakławadzjan O., Bużaki G. Andjan L. — *K elektrofizjologiczskemu analizu wlijanija atropina na rjeakciju samodraznjenja u koszek*. Acta Physiol. Acad. Sci. Hungaricae 44 (4-4): 217-226, 1973.
7. Cabanac M. — *Physiological role of pleasure*. Science 173: 1103-1107, 1971.
8. Cabanac M. — *Sensory pleasure*. Quart. Rev. Biol. 54: 1-29, 1979.
9. Coons E.E., White H.A. — *Tonic properties of orosensations and the modulation of intracranial self-stimulation. The CSN weighting of external and internal factors governing reward*. Brain Res. Ann. New York Acad. Sci. 290: 158-179, 1977.
10. Cytawa J., Trojnar W. — *Hedonestesia: the nervous process determinating motivated ingestive behavior*. Acta Neurobiol. Exp. 38: 139-151, 1978.
11. Ferster C.B., Skinner B.F. — *Schedules of reinforcement*. New York, Appleton-Century-Crofts, 1957.
12. Fonberg E. — *The role of hypothalamus and amygdala in food intake, alimentary motivation and emotional reactions*. Acta Biol. Exp. 29: 335-358, 1969.
13. Fonberg E., Kostarczyk E. — *Motivational role of social reinforcement in dog-man relations*. Acta Neurobiol. Exp. 40: 117-136, 1980.
14. Gantt W.H. — *Experimental basis for neurotic behavior*. Psychosomatic Medicine Monographs, Vol. III., s. 211, 1944.
15. Gattozzi R.E. — *The effect of person on a conditioned emotional responses of schizofrenic and normal subiects*. Cond. Reflex 6: 191-190, 1971.
16. Geiselman P.J. — *Effects of oral and visceral stimulation in the control of food intake*. Appetite 7: 190, 1986.
17. Gelhorn E. — *Principles of autonomic-somatic integrations. Physiological basis and psychological and clinical implications*. Vol. 12, University Minnesota Press, Mineapolis, s. 318, 1967.
18. Harlow H.F. — *Development of affective behavior in primates*. W: E.L. Bliss (red.), *Roots of behavior*. New York. Harper: 157-166, 1962.
19. Hetherington A.W., Ranson S.W. — *Hypothalamic lesions and adiposity in the rat*. Anat. Rec. 78: 149-172, 1940.
20. Hilton S.M. — *Ways of viewing the central nervous control of circulation old and new*. Brain Res. 87:213-219, 1975.
21. Hoebel B.G., Teitelbaum P. — *Hypothalamic control of feeding and self-stimulation*. Science 135: 375-377, 1962.
22. James W. — *The physical basis of the emotions*. Psychol. Rev. 1: 516-529, 1884.
23. Kish G.B. — *Studies of sensory reinforcement*. W: W.K. Honig (red.), *Operant behavior*. New York: Appleton, 109-115, 1966.
24. Konorski J. — *Integracyjna działalność mózgu*. PWN, Warszawa, 1969.
25. Konorski J., Santibanez G., Beck J. — *Electrical hippocampal activity and heart rate in classical and instrumental conditioning*. Acta Biol. Exp. 28: 168-183, 1968.
26. Kostarczyk E. — *Rola walorów hedonistycznych wzmocnienia w odruchach warunkowych socjalnych i pokarmowych oraz w reakcjach wegetatywnych*. Praca doktorska. Instytut Biologii Doświadczalnej, Warszawa, 1980.
27. Kostarczyk E. — *The role of arousal in hedonic evaluations. Commentary on R.A. Wise's article: Neuroleptics and operant behavior: the anhedonia hypothesis*. Behav. Brain Sci. 8: 177, 1985.

28. Kostarczyk E. — Autonomic correlates of alimentary conditioned and unconditioned reactions in the dog. *J. Auton. Nerv. Syst.* 17: 279-288, 1986.
29. Kostarczyk E. — *The amygdala and male reproductive functions: I. Anatomical and endocrine bases.* *Neurosci. Biobehav. Rev.* 10: 67-78, 1986.
30. Kostarczyk E. — *Atropine abolishes the differential heart responses to conditioned stimuli of various foods.* *Pavlovian J. Biol. Sci.* 24 (4), 1989.
31. Kostarczyk E., Fonberg E. — *Heart-rate mechanisms in instrumental conditioning reinforced by petting in dogs.* *Physiol. Behav.* 28: 27-30, 1982.
32. Kostarczyk E., Fonberg E. — *Autonomic responses accompanying conditioned and unconditioned alimentary reactions in amygdalo-hypothalamically lesioned dogs.* *Acta Neurobiol. Exp.* 42: 43-58, 1982.
33. Kostarczyk E., Fonberg E. — *Characteristics of the heart rate in relation to the palatability of food in dogs.* *Appetite* 3: 321-328, 1982.
34. Kostarczyk E., Fonberg E. — *Amphetamine effects on unconditional and conditional instrumental responses with alimentary and social rewards in dogs.* *Pavlovian J. Biol. Sci.* 23: 10-14, 1988.
35. Kostarczyk E., Jeleń P., Jurewicz P., Blinowska K., Kasicki S. — *Effects of atropine and propranolol upon the cardiac reactions to petting in dogs.* (w przygotowaniu).
36. Kumada H., Reis D.J., Tervi N., Dampney R.A.L. — *The trigeminal depressor response and its role in the control of cardiovascular functions.* W: *Integrative functions of the autonomic nervous system.* Ch. McC. Brooks, Koizumi K. and Sato A. (red.), University of Tokyo Press, Elsevier, s. 319-330, 1979.
37. Lacey J.I. — *Somatic response patterning and stress: some revisions of activation theory.* W: *Psychological stress: Issues in research.* Appley M.H. and Trumbull R. (red.), New York, Appleton-Century Crofts: 14-44, 1967.
38. Lacey B.C., Lacey J.I. — *Verification and extension of the principle of autonomic response stereotypy.* *Amer. J. Psychol.* 71: 50-73, 1958.
39. Lacey B.C., Lacey J.I. — *Cognitive modulation of time-dependent primary bradycardia.* *Psychophysiology* 17: 209—221, 1980.
40. Lange C.G. — *Om Sindshevaegelser.* Kronar, Copenhagen, 1885.
41. Lynch J.J., Gantt W.H. — *The heart rate component of the social reflex in dogs. The conditioned effects of petting and person.* *Cond. Reflex* 3: 69—80, 1968.
42. Liebman J.M. — *Discriminating between reward and performance: a critical review of intracranial self-stimulation methodology.* *Neurosci. Biobehav. Rev.* 7: 45-72, 1983.
43. Martin J., Sutherland G. J., Zbrożyna A.W. — *Habituation and contidioning of the defence reactions and their cardiovascular components in cats and dogs.* *Pflügers Arch.* 365: 37-47, 1976.
44. Mc Call R.B. — *Initial-consequent-change surface in light contingent bar pressing.* *J. Comp. Physiol. Psychol.* 62: 35-42, 1966.
45. Mishkin M., Aggleton J. — *Multiple functional contributions of the amygdala in the monkey.* W: Y. Ben-Ari (red.), *The amygdaloid complex.* Amsterdam: Elsevier/North-Holand, Biomedical Press, s. 409-420, 1981.
46. Ninomiya I., Yonezawa Y. — *Sympathetic nerve activity, aortic pressure and heart rate in response to behavioral stimuli.* W: *Integrative functions of the autonomic nervous system.* Ch. McC. Brooks, Koizumi K., Sato A. (red.), University of Tokyo Press, Elsevier; 433-442, 1979.
47. Obrist P.A. — *The cardiovascular-behavioral interactions – as it appears today.* *Psychophysiology* 13: 95-107, 1976.
48. Olds J. — *Drives and reinforcement: behavioral studies of hypothalamic functions.* Raven Press, New York, Part VII, s. 140, 1977.

49. Pawłow J.P. — *Wykłady o czynności mózgu*. PZWL, Warszawa, s. 313, 1955.
50. Pfaffman C. — *The pleasure of sensation*. *Physiol. Rev.* 67: 253, 1960.
51. Pfaffman C. — *Taste preference and reinforcement*. W: Tapp J.T. (red.). *Reinforcement and Behavior*: 215-242, 1969.
52. Phillips A.G., Mc Donald A.C. — *Conditioned aversion to brain stimulation reward — effects of electrode placement and prior experience*. *Brain Res.* 170: 523—531, 1979.
53. Pliner P., Rozin P., Cooper M., Woody G. — *Role of specific postingestional effects and medicinal context in the acquisition of liking for tastes*. *Appetite* 6: 243-252, 1985.
54. Richter C.P. — *Mineral metabolism of adrenalectomized rats studied by appetite method*. *Endocrinology* 22: 214-224, 1938.
55. Richter C.P. — *Sodium chloride and dextrose appetite of untreated and treated adrenalectomized rats*. *Endocrinology* 29: 115-124, 1941.
56. Robinson J.S. — *Light onset and termination as reinforcers for rats living under normal light conditions*. *Psychol. Rep.* 5: 793-796, 1959.
57. Ross A.R., Malmö B. — *Cardiovascular responses to rewarding brain stimulation*. *Physiol. Behav.* 22: 1005-1014, 1970.
58. Rożkowska E., Fonberg E. — *Salivary reactions after ventromedial hypothalamic lesions in dogs*. *Acta Neurobiol. Exp.* 33: 553-562, 1973.
59. Russek M., Fantino M., Cabanac M. — *Effect of environmental temperature on pleasure ratings of odors and tastes*. *Physiol. Behav.* 22: 251-256, 1979.
60. Seligman M.E.P. — *Helplessness. On depression, development and death*. San Francisco: W.H. Freeman and Company, 250, 1975.
61. Simonov P.V. — *The role of hypothalamus and amygdala in the regulation of emotions (po rosyjsku)*. W: A.B. Waldman (red.), *Eksperimentalnaya nerofiziologiya emotsii*. Nauka, Leningrad: 93-107, 1972.
62. Skinner T.L., Randall D.C. — *Behaviorally conditioned changes in atrio-ventricular transmission in awake dog*. *J. Auton. Nerv. Syst.* 12: 23-34, 1985.
63. Sołtysik S. — *Post consummatory arousal of drive as a mechanisms of incentive motivation*. *Acta Neurobiol. Exp.* 35: 447-474, 1975.
64. Stein L. — *Reciprocal action of reward and punishment mechanisms*. W: R.G. Heath(red.), *The role of pleasure in behavior*. Harper and Row. New York.: 113-139, 1964.
65. Stein L. — *Chemistry of purposive behavior*. W: J. Tapp (red.), *Reinforcement and behavior*. Academic Press, New York, London.: 328-355, 1969.
66. Szejewska G. — *The effects of atropine on alimentary instrumental conditioned reflexes in normal and prefrontal dogs*. *Acta Biol. Exp.* 28: 11—21, 1968.
67. Tapp J.T. — *Current status and future directions*. W: J.T. Tapp (red.), *Reinforcement and behavior*: 387-416, 1969.
68. Teitelbaum P., Epstein A.N. — *The lateral hypothalamic syndrome. Recovery of feeding and drinking after lateral hypothalamic lesions*. *Psychol. Rev.* 69: 74—90, 1962.
69. Wise R.A. — *Neuroleptics and operant behavior: the anhedonia hypothesis*. *Behav. Brain Sci.* 5: 39—88, 1982.
70. Wise R.A., Bozarth M.A. — *Brain reward circuitry: Four circuit elements „wired” in apparent series*. *Brain Res. Bull.* 297: 265-273, 1984.
71. Wise R.A., Bozarth M.A. — *A psychomotor stimulant theory of addiction*. *Psychol. Rev.* 94: 469-492, 1987.
72. Wyrwicka W. — *The mechanisms of conditioned behavior*. W: Ch.C. Thomas (red.), Springfield, Illinois: 1-179, 1972.
73. Wirwicka W. — *The sensory nature of reward in instrumental behavior*. *Palovian J. Biol. Sci.* 10: 23-51, 1975.
74. Young P.T. — *The role of effective processes in learning and motivation*. *Psychol. Rev.* 66: 104-125, 1959.

75. Zieliński K. — *Changes in avoidance response latencies after prefrontal lesions in cats: group versus individual data*. Acta Neurobiol. Exp. 34: 477-490, 1974.
76. Żernicki B. — *Czynności psychiczne widziane oczami fizjologa*. Kosmos 36: 643-649, 1987.

ELEONORA GABRYSZEWSKA

MARIAN SANIEWSKI

Instytut Sadownictwa i Kwiaciarnictwa
Skierniewice

CZYNNIKI REGULUJĄCE WZROST I ROZWÓJ ROŚLIN OZDOBNYCH Z RODZIN *LILIACEAE, AMARYLLIDACEAE I IRIDACEAE IN VITRO*

Metoda kultur tkankowych pozwala wykorzystać potencjał regeneracyjny jakim cechuje się każdy organ roślinny, każda komórka roślinna. Somatyczne komórki roślinne zawierają pełną informację genetyczną, ale nie jest ona w jednakowej mierze wykorzystana w każdym eksplantacie. Odblokowanie informacji genetycznej w komórce somatycznej może nastąpić, gdy zostanie ona odłączona od korelacyjnego wpływu innych komórek. Różnice w ujawnieniu totipotencji występują nie tylko między pewnymi grupami roślin, np. rodzinami, poszczególnymi gatunkami czy odmianami. Zdolności regeneracyjne tego samego organu zależą od jego wieku i stadium rozwoju rośliny. Również różne tkanki tego samego organu mają różny stopień potencji rozwojowej [31]. Ujawnienie pełnej totipotencji może przebiegać drogą organogenezy pośredniej lub bezpośredniej. W organogenezie bezpośredniej różnicowanie się pąków, korzeni lub zarodków somatycznych zachodzi w tkankach eksplantatów pierwotnych bez pośrednictwa tkanki kalusowej. Często w odtwarzaniu całej rośliny występuje stadium kalusa, w którym dopiero różnicują się organy (organogeneza pośrednia). W obydwu przypadkach do najważniejszych czynników wyzwalających totipotencję należy odpowiedni skład jakościowy i ilościowy substancji wzrostowych. Znaczenie auksyn i cytokinin w procesie morfogenezy wykazali Skoog i Miller [53]. Równowaga ilościowa między auksynami i cytokininami decyduje o kierunku organogenezy.

Przez wiele lat uważano, że u roślin jednoliściennych o wiele trudniej jest wywołać procesy organogenetyczne *in vitro*. W ostatnich dwudziestu latach znacznie zwiększyła się liczba publikacji dotyczących rozmnażania *in vitro* gatunków należących do rodzin: *Liliaceae*, *Amaryllidaceae* i *Iridaceae*. Wiele z tych prac przedstawia jedynie możliwość uzyskania regeneracji *in vitro*, ale nie proponuje metod, które mogłyby znaleźć praktyczne zastosowanie w produkcji. Dotychczas większość badań koncentrowała się głównie na kilku rodzajach, takich jak: *Tulipa*, *Hyacinthus*, *Lilium*, *Iris*, *Gladiolus*, *Freesia*, *Narcissus*, które mają największe znaczenie w kwiaciarnictwie.

Rozmnażanie *in vitro* roślin cebulowych, bulwiastych czy kłączowych oparte jest głównie na bezpośredniej organogenezie, podczas której pąki, korzenie lub małe cebule różnicują się bezpośrednio z powierzchniowych tkanek, takich jak epiderma i komórki do niej przylegające. Znacznie rzadziej w odtwarzaniu całej rośliny występuje stadium kalusa.

Na wyzwolenie totipotencji i przebieg rozwoju eksplantatu wpływa wiele endogennych i egzogennych czynników. Są to zarówno właściwości izolowanych tkanek, jak chemiczne i fizyczne właściwości środowiska: egzogenne substancje wzrostowe, temperatura, światło, warunki pokarmowe i wiele innych.

WPLYW RODZAJU EKSPLANTATU I REGULATORÓW WZROSTU NA ORGANOGENEZĘ

Rośliny cebulowe, bulwiaste lub kłączowe mają zdolność regeneracji pędów przybyszowych, cebul lub całych roślin na różnego rodzaju tkankach, np. na fragmentach łusek, bulw, kłączy albo na wycinkach łodyg, liści i kwiatostanów.

W przypadku stosowania jako eksplantatów wyjściowych organów spichrzowych (kłącza, bulwy, cebule), regeneracja może zachodzić spontanicznie, bez udziału egzogennych regulatorów wzrostu. Zranienie tkanki jest wystarczającym bodźcem do indukcji regeneracji, a jej przebieg uwarunkowany jest poziomem endogennych regulatorów wzrostu. Zastosowanie egzogennych regulatorów wzrostu działa stymulująco na organogenezę zachodzącą na fragmentach łusek, bulw i kłączy, a w wielu wypadkach jest niezbędne dla indukcji morfogenezy na innych rodzajach eksplantatów (liście, łodygi, kwiaty).

EKSPLANTATY Z ŁUSEK

Bardzo dużym potencjałem regeneracyjnym charakteryzują się łuski, które są często stosowanymi eksplantatami inicjalnymi w rozmnażaniu roślin cebulowych *in vitro*. Regenerację pędów przybyszowych lub cebul na fragmentach łusek obserwowano u następujących rodzajów: *Lilium* [1, 2, 15, 46, 56, 58], *Hyacinthus* [18, 39, 40, 41, 47, 48], *Muscari* [18, 24, 49], *Ornithogalum* [18], *Scilla* [18, 24, 65, 66], *Hippeastrum* [10, 18], *Narcissus* [10, 29], *Nerine* [44], *Tulipa* [35, 36, 37, 38, 54].

Szczegółowe badania nad procesami regeneracji nie indukowanej regulatorami wzrostu, na łuskach cebul gatunków należących do rodziny *Liliaceae* i *Amaryllidaceae* prowadzili Yanagawa i Sakanishi [65, 66] oraz Kromer [24]. Yanagawa i Sakanishi [65] badali procesy morfogenezy na fragmentach pochodzących z różnych części łusek u 8 gatunków z rodziny *Amaryllidaceae* i 4 gatunków z rodziny *Liliaceae*, natomiast Kromer [24] obserwowała reakcje morfogenetyczne łusek u 4 gatunków z rodziny *Liliaceae* i 3 gatunków z rodziny *Amaryllidaceae*.

Autorzy powyższych prac stwierdzili większe zdolności regeneracji nie indukowanej na fragmentach łusek gatunków należących do rodziny *Liliaceae* w porównaniu z gatunkami należącymi do rodziny *Amaryllidaceae*. *Galtonia candicans*, *Ornithogalum arabicum*, *Ornithogalum thyrsoides*, *Scilla hyacinthoides* (rodzina *Liliaceae*) wytwarzały cebule nie tylko na fragmentach podstaw łuski, ale także na części wierzchołkowej i środkowej. U gatunków z rodziny *Amaryllidaceae* takich, jak: *Crinum powellii*, *Cyrtanthus mackenii*, *Habranthus robustus*, *Hymenocallis speciosa*, *Lycoris radiata*, *Lycoris squamigera*, *Sprekelia formosissima*, *Sternbergia lutea* regeneracja miała charakter wyraźnie polarny, małe cebule tworzyły się głównie na fragmentach podstawy łuski (część bazalna łuski). Wyizolowane fragmenty łusek, pochodzące z cebul roślin należących do obu wymienionych rodzin wykazały większe zdolności regeneracyjne po stronie bazalnej niezależnie od miejsca położenia w łusce. Gatunki z rodziny *Liliaceae* wykazywały większe zdolności regeneracyjne po stronie doosiowej łuski, natomiast gatunki z rodziny *Amaryllidaceae* po stronie odosiowej łuski. Podstawy łuski związane z fragmentami tkanki piętki wytwarzały intensywnie małe cebule, natomiast fragmenty piętki nie wykazywały żadnych zdolności regeneracyjnych [65]. Obserwacje morfologiczne prowadzone przez Y a n a g a w a i S a k a n i s h i [66] na 20 gatunkach z rodziny *Amaryllidaceae* i 4 gatunkach z rodziny *Liliaceae* pozwalają stwierdzić, że cebule przybyszowe tworzyły się z komórek epidermy i subepidermalnych, położonych bardzo blisko systemu naczyniowego, zawierających więcej endogennego stymulatora podziałów komórek niż komórki oddalone od naczyń. Stymulator ten przemierzał się w kierunku bazypetalnym [66].

Możliwości regeneracji cebulek z eksplantatów łusek cebuli *Hippeastrum* spp. *hybrids* w warunkach *in vitro*, bez dodatku regulatorów wzrostu, badali Y a n a g a w a i S a k a n i s h i [64]. Cebulki regenerowały z eksplantatów zawierających podstawy łusek połączonych z tkanką piętki oraz z podstaw łusek pozbawionych tkanki piętki. Segmenty łusek pobrane powyżej 2 mm od miejsca połączenia łusek z piętą regenerowały cebulki w około 3%, a pobrane powyżej 3 mm w ogóle nie wytwarzały cebulek. Łuski okrężne cebuli *Hippeastrum* mają różną grubość, są grube po stronie wyrastającego liścia i cienkie po stronie przeciwległej. Nie stwierdzono różnicy w zdolności regeneracyjnej między eksplantatami z łusek grubych, cienkich i pośredniej grubości. Cebulki tworzą się na stronie odśrodkowej łusek, niezależnie od ich położenia na pożywce. W największej ilości i najszybciej różnicowały się cebulki z eksplantatów zawierających podstawy 2 łusek połączonych z kawałkiem tkanki piętki. Jeśli eksplantat zawierał jedną łuskę cienką, a drugą grubą to z łuski cienkiej tworzyło się znacznie więcej cebulek niż z łuski grubej. Eksplantaty łusek, niezależnie od stanu fizjologicznego roślin *Hippeastrum*, wykazują podobną zdolność regeneracyjną w warunkach *in vitro* [64].

Zależność między wiekiem cebuli i położeniem łuski w cebuli a zdolnościami regeneracyjnymi łusek *Lilium speciosum* i *Lilium auratum* badali T a k a -

yama i Misawa [59]. Zewnętrzne łuski pochodzące ze starych cebul wykazywały bardzo słabe zdolności regeneracji cebul przybyszowych, tworzył się jedynie na nich kalus. Natomiast na łuskach wewnętrznych starych cebul i na łuskach wyizolowanych z młodych cebul regeneracja zachodziła intensywnie, a wzrostu kalusa nie stwierdzono.

Istotnym czynnikiem wpływającym na zdolności regeneracyjne łusek lilii jest stopień uszkodzenia tkanek oraz wielkość stosowanego eksplantatu wyjściowego. Usunięcie warstw komórek po stronie odosiowej łuski prowadziło do zwiększonej regeneracji po stronie doosiowej eksplantatu z łuski *Lilium speciosum* [2]. Obserwowano to szczególnie w sytuacji, gdy eksplantaty wykładano powierzchnią zranioną na pożywkę. Zwiększona regeneracja pędów przybyszowych wiąże się prawdopodobnie z faktem usunięcia pewnych inhibitorów, które mogą być produkowane przez komórki usuniętych tkanek, a także z ułatwioną dyfuzją z pożywki substancji stymulujących regenerację. Istotne jest również działanie samego zranienia jako czynnika zaburzającego polarny transport auksyn. Zależność między wielkością eksplantatu i liczbą powstających pędów przybyszowych także wiąże się ze stopniem uszkodzenia tkanek. W przypadku wyszczepienia fragmentu łuski o wymiarach 15×15 mm uzyskano 3,7 pędów przybyszowych, jednakże podzielenie takiego fragmentu na 9 części o wymiarach 5×5 mm pozwoliło uzyskać 20,7 pędów przybyszowych, ale na każdym małym eksplancie tworzyło się średnio tylko po 2,3 pędu [2].

Zastosowanie w pożywce egzogennych substancji wzrostowych, głównie auksyn, wpływa stymulująco na tworzenie się cebul przybyszowych na wyizolowanych fragmentach łusek. Pierik i Ruibing [40] stwierdzili stymulujące działanie kwasu indolilo-3-octowego (IAA), kwasu indolilo-3-masłowego (IBA), kwasu naftylo-1-octowego (NAA) w procesie powstawania i wzrostu cebul przybyszowych na fragmentach łusek *Hyacinthus orientalis*. Wysokie stężenia NAA wpływały hamująco na tworzenie się cebul i ich wzrost. Fragmenty łusek *Nerine bowdenii* wykazywały duże zdolności regeneracji cebul przybyszowych na pożywkach zawierających IBA [44]. Zastosowanie kwasu 2,4-dwuchlorofenoksyoctowego (2,4-D) w pożywce wpływało na intensywniejsze tworzenie się kalusa na fragmentach łusek *Amaryllis* [10] i *Tulipa gesneriana* [36]. Z otrzymanego kalusa regenerowały rośliny. Mii i in. [32] badali wpływ różnych stężeń NAA i kinetyny oraz ich mieszanin na regenerację eksplantatów łusek *Hippeastrum hybridum*. Różnicowanie się nowych roślin zachodziło proporcjonalnie do stężenia auksyny, chociaż na pożywce pozbawionej auksyn również miało miejsce różnicowanie się pędów. Kinetyna nie powodowała zwiększonej dyferencjacji nowych roślin przy podaniu jej pojedynczo lub łącznie z auksyną. Autorzy pracy sądzą, że tkanka łusek zawiera wystarczający poziom endogennych cytokinin, aby zachodziła dyferencjacja, ale za niski poziom endogennych auksyn.

Cytokininy, 6-benzyloaminopuryna (BAP), N6(2-izopentenylo/adenina) (DMAA), podane w pożywce bez auksyn nie wpływały istotnie na tworzenie się

cebul przybyszowych na łuskach cebul *Hyacinthus orientalis* [40]. Działanie stymulujące cytokinin, BAP i kinetyny, w procesie namnażania łusek cebul lili stwierdzili T a k a y a m a i M i s a w a [58, 59, 60].

U wielu gatunków roślin cebulowych, poziom endogennych cytokinin jest wystarczający do regeneracji, stąd do pożywki podawane są tylko auksyny. Jednakże niektóre gatunki roślin jednoliściennych, a właściwie eksplantaty z nich wyizolowane, do prawidłowego przebiegu regeneracji potrzebują zarówno egzogennej auksyny i cytokininy. T a k a y a m a i M i s a w a [60] stwierdzili współdziałanie NAA i kinetyny w tworzeniu się cebul przybyszowych na łuskach oraz w namnażaniu łusek lili. Intensywny proces rizogenezy obserwowali na pożywkach zawierających NAA; kinetyna wpływała hamująco na ten proces. Największą stymulację tworzenia się cebul przybyszowych na łuskach *Hyacinthus orientalis* obserwował S a n i e w s k i [47] na pożywkach zawierających NAA i BAP podanych łącznie do pożywki. Zastosowanie samego BAP bądź NAA nie miało wpływu na proces dyferencjacji cebul.

EKSPLANTATY Z BULW I KŁĄCZA

Bulwiaste i kłaczowe rośliny charakteryzują się znacznie mniejszym potencjałem regeneracyjnym w porównaniu z gatunkami roślin cebulowych. Obecnie w literaturze znajdują się liczne prace omawiające możliwości rozmnażania przez kultury tkankowe następujących rodzajów: *Gladiolus* [9, 11, 18, 21, 27, 67], *Freesia* [8, 18, 25, 42, 43], *Iris hollandica* [12, 13, 20], *Iris germanica* [24], *Crocus* [17, 24]. Fragmenty bulw frezji i kilku odmian mieczyka zawierające pąki boczne regenerowały liczne pędy boczne bez udziału egzogennych substancji wzrostowych. Małe stężenia NAA stymulowały proces powstawania pędów bocznych [18]. Wpływ BAP i NAA na wzrost pąków bocznych bulw mieczyka badał H u s s e y [21]. Autor ten stwierdził korzystne działanie BAP w procesie wzrostu i rozgałęziania pędów bocznych. Powstawanie i wzrost korzeni był hamowany przez BAP. Kwas naftylo-1-octowy stymulował powstawanie kalusa, ale hamował wzrost pędów bocznych.

Słabe zdolności regeneracyjne fragmentów bulw *Crocus vernus* obserwowała K r o m e r [24]. Najwięcej eksplantatów regenerujących pąki uzyskala ona stosując pożywki zawierające NAA wraz z kinetyną. Indukcję nowych bulw na fragmentach bulw *Crocus sativus* otrzymali H o m e s i in. [17].

Regenerację kalusa na fragmentach bulw frezji i mieczyka uzyskał H u s s e y [18]. Indukcja kalusa zachodziła pod wpływem NAA i 2,4-D.

Fragmenty kłacza *Iris germanica* charakteryzowały się słabymi zdolnościami regeneracyjnymi. Na fragmentach kłacza pod wpływem IAA powstawały pąki. Indukcja kalusa zachodziła na powierzchni zranienia pod wpływem NAA i IAA [24].

Kłące alstremerii wykazuje duży potencjał regeneracyjny; jako eksplantaty inicjalne stosowano wierzchołki kłacza głównego oraz pąki kątowe [14, 22, 28,

45]. Najlepszy wzrost kłącza uzyskano z wierzchołków kłącza. Mniejszy potencjał wzrostowy wykazywały pąki kątowe wyizolowane z kłączy u podstawy pędów nadziemnych. Duże zdolności regeneracyjne kłącza *alstremerii* wiążą się z możliwością zniesienia dominacji wierzchołkowej i uaktywnieniem pąków kątowych. Zniesienie dominacji osiągnano przez usunięcie merystemu wierzchołkowego bądź zastosowanie egzogennej cytokiny [14, 22].

EKSPLANTATY Z LIŚCI

Liście wielu gatunków należących do rodziny *Liliaceae* i *Amaryllidaceae* wykazują znaczne zdolności regeneracyjne. Organogeneza na fragmentach liści zachodzi sporadycznie bez udziału egzogennych regulatorów wzrostu. Tworzenie się cebul na fragmentach liści *Hyacinthus hybrids* pod wpływem IAA i NAA stwierdził H u s s e y [18]. S a n i e w s k i [47] obserwował rozwój korzeni na fragmentach wyszczepionych liści *Hyacinthus orientalis* pod wpływem BAP i NAA. Ukorzenione sadzonki liściowe wytwarzały cebule po przeniesieniu na pożywkę o większym stężeniu BAP i takim samym stężeniu NAA. Cebule, pędy i korzenie powstawały na fragmentach liści *Muscari comosum* na pożywkach zawierających NAA [49]. S e a b r o o k i C u m m i n g [50, 52] obserwowali powstawanie pędów przybyszowych i korzeni na fragmentach liści *Narcissus* pod wpływem kwasu naftylo-1-octowego i 6-benzyloaminopuryny. Korzenie na powstałych cebulkach i pędach narcyza, rosły bez udziału egzogennych substancji wzrostowych. Kalus powstawał na fragmentach liści *Narcissus*, bez udziału egzogennych substancji wzrostowych, kiedy fragmenty liścia umieszczano na pożywce w pozycji odwróconej [50]. Powstawanie licznych cebul przybyszowych na fragmentach liści *Lilium rubellum* pod wpływem NAA i BAP obserwował N i m i i [34].

H u s s e y [18] porównywał zdolności regeneracyjne fragmentów liści 5 gatunków z rodziny *Liliaceae* i 3 gatunków z rodziny *Amaryllidaceae*. *Hyacinthus hybrids*, *Muscari botryoides*, *Ornithogalum thyresoides* i *Scilla sibirica* regenerowały rośliny na fragmentach liścia, a także wytwarzały kalusy. Indukcja roślin i kalusa zachodziła pod wpływem IAA, NAA i 2,4-D. Fragmenty liści gatunków należących do *Amaryllidaceae* nie regenerowały roślin, a także nie tworzył się kalus.

Na podstawach liści *hipeastrum* nowe rośliny powstawały sporadycznie (1-2 w ciągu 8 tygodni) bez egzogennych regulatorów wzrostu. Zastosowanie mieszaniny BAP z 2,4-D lub BAP z NAA wpłynęło na tworzenie się pędów przybyszowych [51].

EKSPLANTATY Z PĘDU

Równie duże zdolności regeneracyjne, jak łuski i liście, wykazują młode pędy wegetatywne, kwiatowe i kwiatostanowe gatunków należących do rodziny *Liliaceae*, *Amaryllidaceae* i *Iridaceae*.

H u s s e y [18] obserwował intensywne tworzenie się roślin na izolowanych fragmentach pędów kwiatostanowych u gatunków należących do *Liliaceae*. Na wycinkach pędów kwiatostanowych *Hyacinthus hybrids*, *Muscari botryoides*, *Ornithogalum thyresoides* i *Scilla sibirica* powstawały rośliny bez udziału egzogennych substancji wzrostowych, bądź pod wpływem auksyn stosowanych w niewielkich stężeniach. Tworzenie się zarówno roślin, jak i kalusa na fragmentach pędów *Ipheion uniflorum* było stymulowane przez dodanie NAA i IAA do pożywki, natomiast u *Hippeastrum hybridum* rośliny tworzyły się sporadycznie na wycinkach pędów pod wpływem NAA [18]. Fragmenty pędu kwiatostanowego *Lilium rubellum* wytwarzały cebule przybyszowe pod wpływem BAP i NAA [34]. W r i g h t i in. [63] stwierdzili zależność między regeneracją pędów na eksplantatach pędu kwiatowego tulipana a stadium rozwoju cebuli, rozmiarem i położeniem eksplantatu na pędzie oraz składem pożywki. Większe zdolności regeneracyjne wykazywały pędy kwiatowe tuż po inicjacji, a szczególnie eksplantaty z proksymalnej części zawierające tkankę z węzła. Optymalny dla indukcji pędów przybyszowych był stosunek auksyny do cytokiny 1:1 (NAA:BAP). Regenerację kalusa z fragmentów pędu kwiatostanowego *Gladiolus grandiflorus* na pożywce zawierającej NAA i kinetynę uzyskał B a j a j i in. [9]. W powstałym kalusie obserwowano sporadyczne tworzenie się pędów, w większym stopniu różnicowały się korzenie. Fragmenty młodych zdekapitowanych pędów wegetatywnych i kwiatostanowych alstremerii stosowane były jako eksplantaty inicjalne [68, 14]. Pąki przybyszowe różnicowały się na wycinkach pędów pod wpływem NAA i kinetyny lub 2,4-D i kinetyny [68]. Indukcja kalusa zachodziła pod wpływem łącznego podania kinetyny i 2,4-D [68] lub pod wpływem NAA, IBA lub 2,4-D [14]. Nie uzyskano regeneracji z kalusa. Korzenie tworzyły się sporadycznie w peryferycznej części eksplantatu pod wpływem NAA i kinetyny [68] lub IBA bądź NAA [14]. L e N a r d i in. [26] uzyskali organogenezę z zewnętrznych tkanek pędów kwiatowych tulipana na pożywkach zawierających mieszaninę NAA i BAP lub NAA i 2iP. Najlepiej regenerowały fragmenty zawierające węzły.

EKSPANTATY Z KWIATÓW

Pąki kwiatowe, kwiaty bądź fragmenty kwiatowe także stosowane są jako eksplantaty wyjściowe w rozmnażaniu *in vitro* roślin cebulowych. H u s s e y [18] obserwował powstawanie roślin, na fragmentach załączni u 4 gatunków należących do *Liliaceae*, bez udziału egzogennych substancji wzrostowych. Dodanie do pożywki auksyn stymulowało proces powstawania roślin. Spośród badanych gatunków należących do *Amaryllidaceae*: *Hippeastrum hybridum*, *Narcissus hybrids* i *Ipheion uniflorum*, rośliny tworzyły się tylko na fragmentach załączni *Ipheion*. U wszystkich badanych gatunków obserwowano tworzenie się kalusa na fragmentach załączni pod wpływem IAA, NAA i 2,4-D. Załącznie kwiatów hiacynta nie regenerowały cebul, bez indukcji regulatorami wzrostu.

Cebule tworzyły się sporadycznie pod wpływem IAA lub NAA [18]. Różnicowanie cebul na ściągkach załązki hiacynta pod wpływem mieszaniny NAA i BAP obserwował Saniewski [47]. Kim i in. [23] otrzymali regenerację cebul przybyszowych na powierzchni cięcia pąków kwiatowych hiacynta pod wpływem NAA i BAP podanych łącznie do pożywki. Indukcję i wzrost kalusa na pąkach kwiatowych *Hemerocallis* sp. przy udziale NAA w pożywce stwierdził Meyer [30]. Kwas naftylo-1-octowy i kinetyna, podane łącznie stymulowały powstawanie roślin z otrzymanego kalusa.

Wzrost kalusa na fragmentach załązki alstremerii zachodził na pożywkach zawierających mieszaninę NAA i kinetyny [68] oraz pod wpływem IAA, NAA, 2,4-D bądź IBA [14]. Po przeszczepieniu kalusa na świeże pożywki nie obserwowano jego dalszego wzrostu oraz różnicowania organów; kalus brązowieł i zamierał po pewnym czasie.

W rozmnażaniu frezji *in vitro*, za najbardziej korzystne, jako eksplantaty wyjściowe uznano pąki kwiatowe [42, 43, 25]. Indukcja kalusa na pąkach kwiatowych zachodziła pod wpływem łącznego podania do pożywki PBA (tetrahydropiranylobenzyloadenina) i IAA [42, 43] bądź 6-benzylo-aminopuryny i kwasu indolilo-3-octowego [25]. Indukcja pędów w kalusie zachodziła na pożywkach zawierających mieszaninę PBA i IAA [42] bądź zawierających mieszaninę BAP i IAA lub pod wpływem łącznego podania BAP i kinetyny [25].

Dużymi zdolnościami regeneracyjnymi charakteryzują się także szypułki kwiatowe i płatki okwiatu niektórych gatunków roślin jednoliściennych. Seabrook i Cumming [51] obserwowali powstawanie pędów przybyszowych na fragmentach szypułek kwiatowych hipeastrum, na pożywkach zawierających mieszaninę BAP i 2,4-D bądź na pożywce zawierającej BAP i NAA. Korzenie różnicowały się bezpośrednio na fragmentach szypułek pod wpływem BAP i NAA podanych łącznie. Pędy przybyszowe i korzenie różnicowały się bezpośrednio na fragmentach szypułek kwiatowych *Amaryllis* na pożywce zawierającej kinetynę i 2,4-D oraz mleczko kokosowe [10]. Ziv i in. [68] uzyskali regenerację zawiązków korzeni na eksplantatach pochodzących z miejsc rozgałęzienia się szypułek kwiatostanowych alstremerii pod wpływem łącznego podania NAA i kinetyny. Nie obserwowano powstawania pąków przybyszowych, a po pewnym czasie eksplantaty wraz z korzeniami zamierały. Wzrost kalusa na fragmentach szypułek kwiatowych alstremerii pod wpływem NAA i kinetyny obserwowała Gabryszewska [14]. W powstałym kalusie nie zachodziła organogeneza.

Niimi [34] uzyskał cebule przybyszowe na eksplantatach wyizolowanych z okwiatu *Lilium rubellum* pod wpływem mieszaniny BAP i NAA. Kalus z wypukłościami merystematycznymi powstawał na fragmentach płatków *Hemerocallis* sp. na pożywce zawierającej zarówno kinetynę, jak i 2,4-D; regeneracja roślin z powstałego kalusa zachodziła na pożywkach zawierających tylko kinetynę. Obecność 2,4-D w pożywce hamowała powstawanie całych roślin [16].

POLARNOŚĆ REGENERACJI

Polarny charakter regeneracji stwierdzony był u wielu gatunków należących do rodzin *Liliaceae* i *Amaryllidaceae*, o czym już wcześniej wspomniano.

Szczegółowe badania nad procesami polarności regeneracji na eksplantatach łusek *Lilium speciosum* przeprowadzili Aartrik, i Blom-Barnhoorn [1, 2, 3] oraz Aartrijk, i in. [4, 5]. Powstawanie pędów przybyszowych odbywa się w części bazalnej łuski (morfologicznie dolnej) niezależnie od ułożenia eksplantatu, co wiąże się z polarnym bazypetalnym, charakterem transportu auksyn [1, 2]. Inhibitor polarnego transportu auksyn, kwas 2,3,5-trójjodobenzoesowy (TIBA) dodany do pożywki stymulował tworzenie się pędów przybyszowych lilii przy czym hamował polarność procesów regeneracji; wszystkie dodatkowo zróżnicowane pod wpływem TIBA pędy przybyszowe powstawały nie tylko po stronie bazalnej łuski, ale na całej jej powierzchni [2, 3]. Świadczy to o roli auksyny i jej rozmieszczeniu w procesach regeneracji z eksplantatów łusek lilii. Również usunięcie epidermy po stronie odosiowej z eksplantatów łusek lilii powodowało stymulację tworzenia się pędów przybyszowych i hamowało normalną bazypetalną polarność procesów regeneracji [2, 3].

Z kolei Aartrijk i in. [4] wykazali, że liczba roślin regenerujących z eksplantatu łuski cebuli lilii była ściśle skorelowana z szybkością produkcji etylenu w czasie tworzenia się pędów przybyszowych i odtwarzaniem uszkodzonych membran komórkowych. Dodanie egzogenne etylenu lub prekursora etylenu, kwasu 1-aminocyklopropano-1-karboksylowego (ACC) do kultury lilii stymuluje procesy regeneracji i hamuje polarność tych procesów. Natomiast inhibitor biosyntezy etylenu na etapie tworzenia się ACC, aminotoksy-winylo-glicyna (AVG) hamował tworzenie się pędów przybyszowych na całej powierzchni łuski, z wyjątkiem strony bazalnej, a taki wpływ AVG był znoszony przez dodanie ACC lub TIBA [5].

Otrzymane wyniki świadczą o kluczowej roli biosyntezy etylenu, w procesach tworzenia się pędów przybyszowych z eksplantatów *Lilium speciosum* [4, 5].

ZNOSZENIE DOMINACJI WIERZCHOŁKOWEJ

W warunkach naturalnych szeroko rozpowszechniona jest u roślin inhibicja korelacyjna, czyli zahamowanie wzrostu pąków bocznych przez pąk szczytowy. Zdolność hamowania wzrostu pąków bocznych przejawiają pąki szczytowe nie tylko pędów nadziemnych, ale również rozłogów, bulw, cebul i kłączy.

Usunięcie merystemu wierzchołkowego bądź zastosowanie cytokinin, w przypadku wielu roślin powoduje uwolnienie pąków kątowych spod dominacji pąka wierzchołkowego. Uaktywnione pąki kątowe rozwijają się tworząc boczne rozgałęzienia pędu.

Wpływ 6-benzyloaminopuryny na uaktywnienie pąków kątowych u kilku gatunków roślin jednoliściennych, wykazujących silną dominację wierzchołkową, badał Hussey [19]. 6-Benzyloaminopuryna stymulowała proces powstawania pędów kątowych u wszystkich badanych gatunków z rodziny *Iridaceae*, *Liliaceae* i *Amaryllidaceae*. Największą wrażliwość na działanie BAP wykazały rośliny należące do rodziny *Iridaceae*: *Gladiolus*, *Sparaxis*, *Iris* i *Schizostylis*, których pąki kątowe uaktywniały się już przy małym stężeniu tej cytokiny. Gatunki z rodzin *Liliaceae* i *Amaryllidaceae*, takie jak: *Hyacinthus*, *Lilium*, *Fritillaria*, *Narcissus* i *Hippeastrum* wymagały znacznie wyższych stężeń BAP do przełamania dominacji wierzchołkowej i wzrostu pędów kątowych. Małe stężenia BAP powodowały zniesienie dominacji wierzchołkowej i uaktywnienie pąków kątowych na pędzie głównym. Przy dużych stężeniach 6-benzyloaminopuryny obserwowano powstawanie rozgałęzień drugiego rzędu, które były wynikiem zniesienia dominacji wierzchołkowej także na pędach bocznych.

Prowadzone były badania nad znoszeniem dominacji wierzchołkowej kłącza alstremerii [14]. Stwierdzono zależność między rodzajem eksplantatu kłączeniowego a uaktywnieniem pąków kątowych i powstawaniem bocznych rozgałęzień kłącza. Odcięcie pąka wierzchołkowego kłącza i wierzchołków pędów nadziemnych w największym stopniu wpływało na uwolnienie pąków kątowych spod dominacji wierzchołkowej, czego wyrazem była liczba bocznych rozgałęzień kłącza. Słabsze znoszenie dominacji wierzchołkowej obserwowano w przypadku wyszczepienia następujących eksplantatów: fragmentów kłącza bez wierzchołków i z zachowanymi pędami nadziemnymi oraz fragmentów kłącza z wierzchołkiem, ale bez wierzchołków pędów nadziemnych. Wszystkie wymienione rodzaje eksplantatów rosły na pożywce kontrolnej bez regulatorów wzrostu. Zastosowanie 6-benzyloaminopuryny w pożywce znosiło dominację wierzchołkową niezależnie od rodzaju badanego eksplantatu kłączeniowego. Oprócz BAP stosowano także 6- γ - γ -dimetyloalliloaminopurynę (2iP), która znacznie słabiej uaktywniała pąki kątowe. Silniejsze działanie BAP przejawiało się powstawaniem rozgałęzień drugiego rzędu na bocznych kłączach uwolnionych spod dominacji pąka wierzchołkowego.

WPŁYW WŁAŚCIWOŚCI POŻYWKI ORAZ CZYNNIKÓW ŚRODOWISKA NA ORGANOGENEZĘ

Powodzenie w uzyskaniu regeneracji uzależnione jest nie tylko od regulatorów wzrostu, ale także od fizyko-chemicznych właściwości pożywki: soli mineralnych, źródła węgla, odczynu oraz stopnia zestalenia pożywki. Izolowane tkanki, tak jak i całe rośliny, do właściwego rozwoju i wzrostu wymagają odpowiednich warunków temperaturowych i świetlnych. Na wzrost i rozwój fragmentów tkanek wpływa zarówno natężenie oświetlenia, jego jakość, a także czas działania czyli fotoperiod.

STĘŻENIE SOLI MINERALNYCH

Sole mineralne są niezbędnym czynnikiem pokarmowym roślin wyższych. Różne gatunki roślin wyższych mają odmienne, pod względem ilościowym, wymagania w stosunku do poszczególnych pierwiastków. Wzrost i rozwój izolowanych fragmentów tkanek (także uzależniony jest od jakościowego i ilościowego składu mineralnego pożywki).

Wpływ różnych stężeń soli mineralnych (1/8, 1/4, 1/2, 1, 2) stężenia wg składu pożywki M u r a s h i g e ' a i S k o o g a [33] na różnicowanie i wzrost cebul przybyszowych oraz korzeni lilii badali T a k a y a m a i M i s a w a [58]. Liczba powstających cebul przybyszowych na łuskach zwiększała się proporcjonalnie do rosnących stężeń soli mineralnych. Najwięcej cebul (średnio 4) o największej świeżej masie stwierdzono na łuskach rosnących na pożywkach z dwukrotnym stężeniem soli mineralnych wg składu pożywki M u r a s h i g e ' a i S k o o g a [33]. Nie obserwowano wyraźnego wpływu stężeń soli mineralnych na tworzenie się korzeni. Najwięcej korzeni powstawało u cebul wyszczepionych na pożywki zawierające najmniejsze i największe stężenia, natomiast wzrost korzeni był hamowany przez rosnące stężenia soli mineralnych.

T a k a y a m a i M i s a w a [60] obserwowali wpływ soli mineralnych na działanie kinetyny. Trzykrotne stężenie soli mineralnych wg składu pożywki M u r a s h i g e ' a i S k o o g a [33] całkowicie hamowało stymulujące działanie kinetyny w namnażaniu łusek lilii, a także wyraźnie hamowało różnicowanie korzeni.

Interakcje między stężeniem soli mineralnych a stężeniem sacharozy w pożywce w procesie organogenezy stwierdzono u lili [58]. Na pożywkach zawierających stężenie soli mineralnych wg M u r a s h i g e ' a i S k o o g a [33] obserwowano największy wzrost cebul przy stężeniach sacharozy 90 i 120 g/l. W przypadku podania do pożywki soli mineralnych w podwójnym stężeniu maksymalny wzrost cebul uzyskano na pożywkach zawierających sacharozę w stężeniu 60 i 90 g/l. Wzrastające stężenia sacharozy słabo stymulowały proces rizogenezy, a największe stężenie, 120 g/l, hamowało powstawanie korzeni.

STĘŻENIE SACHAROZY

Warunkiem niezbędnym występowania procesów regeneracyjnych w kulturach tkankowych jest obecność węglowodanów. Izolowane komórki, tkanki lub organy roślin umieszczone w kulturach *in vitro* nie mają zdolności syntetyzowania związków organicznych albo w bardzo niewielkim stopniu mogą zaspokajać swoje potrzeby pokarmowe. Dlatego w skład pożywki muszą wchodzić węglowodany, najczęściej stosowana jest sacharoza.

Wpływ sacharozy na procesy morfogenezy oraz działanie regulatorów wzrostu podanych łącznie z różnymi stężeniami sacharozy badali F u j i n o

i in. [12], Takayama i Misawa [58, 59, 60] oraz Gabryszewska [14]. Takayama i Misawa [62] obserwowali stymulujące działanie sacharozy w stężeniu 30 g/l w procesie powstawania i wzrostu cebul z eksplantatów wierzchołkowych pędów *Lilium speciosum* i *Lilium auratum* na pożywce zawierającej NAA w stężeniu 0,1 mg/l. Sacharoza w stężeniu 90 g/l hamowała wzrost cebul, ale stymulowała powstawanie kalusa. Powstawanie licznych cebul i łusek obserwowano na pożywkach zawierających sacharozę w stężeniu zarówno 30 g/l, jak i 90 g/l.

Działanie cytokinin, BAP i kinetyny, w procesie namnażania łusek było zróżnicowane w zależności od stężenia sacharozy w pożywce. Sacharoza, podana do pożywki w stężeniu 90 g/l, hamowała działanie cytokinin, podczas gdy namnażanie łusek było stymulowane przez cytokininę podaną w pożywce zawierającej sacharozę w stężeniu 30 g/l.

Stężenia sacharozy, stosowane podczas namnażania cebul *Lilium speciosum* i *Lilium auratum*, istotnie wpływały na przerwanie spoczynku cebul po traktowaniu ich niską temperaturą 5°C [61]. Spoczynek u cebul, wytworzonych na pożywkach zawierających sacharozę w stężeniu 30 g/l, był przerywany po 50 dniach traktowania temperaturą 5°C, natomiast u cebul namnażanych na pożywkach zawierających 90 g/l, dopiero po 120-140 dniach traktowania temperaturą 5°C.

Badania prowadzone nad wpływem różnych stężeń sacharozy w procesie wzrostu i rozwoju alstremerii *in vitro* pozwoliły stwierdzić, że najbardziej korzystne dla wzrostu kłącza i pędów nadziemnych alstremerii były stężenia sacharozy od 20 do 50 g/l pożywki [14]. Indukcja korzeni oraz ich wzrost zachodziły na pożywkach zawierających sacharozę w stężeniach od 40 do 70 g/l. Wysokie stężenia sacharozy hamowały wzrost wydłużeniowy pędów nadziemnych i korzeni.

Sacharoza współdziałała z BAP w indukcji i wzroście wydłużeniowym pędów nadziemnych alstremerii. Najwięcej pędów nadziemnych powstawało przy stężeniu 20 i 30 g/l sacharozy, a ich wzrost wydłużeniowy był w najmniejszym stopniu hamowany przez BAP. Silnie hamujące działanie BAP na wzrost elongacyjny pędów nadziemnych stwierdzono przy największych stężeniach sacharozy w pożywce (90 g/l).

Współdziałanie BAP i sacharozy obserwowali Fujino i in. [12] podczas regeneracji pędów przybyszowych *Iris hollandica*. Najwięcej pędów przybyszowych, o największej świeżej masie powstało na pożywkach zawierających sacharozę w stężeniu 20 g/l i BAP w stężeniu 1 mg/l. Wzrost eksplantatów był silnie hamowany przy największym stężeniu sacharozy — 80 g/l pożywki.

STOPIEŃ ZESTALENIA POŻYWKI ORAZ JEJ ODCZYN

Właściwości fizyczne pożywki również wpływają w znacznym stopniu na procesy morfogenezy i wzrostu izolowanych tkanek.

Zawartość agaru w pożywce decyduje o stopniu zestalenia pożywki, co z kolei wpływa na jej potencjał wodny. Wpływ zawartości agaru w pożywce na wzrost eksplantatów *Iris hollandica* badali Fujino i in. [12]. Najlepszy wzrost eksplantatów stwierdzili na pożywkach zawierających agar w stężeniu 2 g/l. Większe stężenia agaru hamowały wzrost eksplantatów.

Oprócz pożywek zestalonych agarem, często stosowane są pożywki płynne. Takayama i Misawa [62] stwierdzili korzystne działanie pożywki płynnej wstrząsanej na namnażanie łusek i powstawanie cebul lili. Przed umieszczeniem na pożywce płynnej, łuski wyszczepiono na pożywkę agarową zawierającą wysokie stężenia kinetyny lub BAP w celu namnożenia. Następnie przenoszono je do pożywki płynnej wstrząsanej bez cytokinin, gdzie rosły bardzo szybko, a także namnażały się tworząc tzw. wielołoski. Pojedyncze łuski były materiałem wyjściowym do formowania cebul. Najlepsze formowanie cebul obserwowano na pożywce płynnej wstrząsanej, natomiast na pożywce agarowej wzrost cebul był hamowany.

Odczyn pożywki jest bardzo ważnym czynnikiem, ponieważ wpływa na dostępność i pobieranie soli mineralnych, a także innych związków odżywczych i regulatorów wzrostu.

Wpływ pH pożywki na wzrost pąków *Iris hollandica* badali Fujino i in. [12]. Najlepszy wzrost eksplantatów zachodził na pożywkach o pH 5,0-6,0. Niższe i wyższe pH pożywki wpływało niekorzystnie na wzrost izolowanych eksplantatów. Takayama i Misawa [58] stwierdzili, że pH pożywki w przedziale od 5 do 7 było optymalne dla procesu różnicowania cebul lili, natomiast pH pożywki 6 było optymalne dla różnicowania i wzrostu korzeni.

TEMPERATURA

W procesach regeneracji roślin cebulowych, bulwiastych, czy kłączowych *in vitro* istotną rolę odgrywa zakres stosowanych temperatur, a także czas traktowania daną temperaturą roślin matecznych.

Amaki i in. [6] badali wpływ przechowywania cebul hiacynta w temperaturze 25°C przez 5 i 17 miesięcy. Autorzy ci stwierdzili korzystne działanie długiego okresu przechowywania cebul na zdolności regeneracyjne łusek *in vitro*. Na łuskach cebul przechowywanych przez 17 miesięcy tworzyło się znacznie więcej cebul przybyszowych i były one większe.

Temperatura, w jakiej rosną eksplantaty, wpływa istotnie na proces różnicowania *in vitro* u wielu gatunków roślin jednoliściennych.

Pierik i Post [39], badając wpływ różnych temperatur w procesie powstawania i wzrostu cebul przybyszowych na łuskach hiacynta *in vitro*, wykazali, że optymalną temperaturą dla inicjacji cebul przybyszowych na eksplantatach łusek jest temperatura 13°C, a dla wzrostu cebul — 21-25°C.

Aartrijk i Blom-Barnhoorn [2, 3] obserwowali stymulujący wpływ temperatury 25°C na zwiększenie liczby pędów przybyszowych tworzą-

cych się na łuskach *Lilium speciosum* oraz na częściowe zniesienie procesów polarności regeneracji w porównaniu z niższymi temperaturami (15°C i 20°C). Wpływ temperatury na regenerację zależał od obecności auksyn w pożywce oraz od stopnia zranienia tkanki. Seabrook i Cumming [52], badając wpływ temperatury 15°C, 20°C, 25°C i 30°C na morfogenezę i wzrost tkanek liści narcyza *in vitro*, stwierdzili, że najlepsze różnicowanie pędów przybyszowych i cebul zachodziło w stałej temperaturze 25°C. Wright i in. [63] oraz Alderson i in. [7] obserwowali korzystny wpływ traktowania eksplantatów temperaturą 4°C przez 8-12 tygodni na powstawanie pędów przybyszowych na łuskach cebul tulipana [63] oraz na fragmentach pędów kwiatowych tulipana [7]. Także pędy przybyszowe traktowano chłodem, po uprzednim ich namnażaniu w temperaturze 20°C [63] bądź w temperaturze 25°C [7]. Warunki te sprzyjały przekształcaniu się podstaw pędów przybyszowych w cebule.

Temperatura jest podstawowym czynnikiem przerywającym spoczynek cebul i wpływającym na ich rozwój. Istotną rolę odgrywa nie tylko temperatura, którą są traktowane cebule w celu przerywania spoczynku, ale również temperatura, w której cebule różnicowały się i rosły w kulturach. Stimart i Ascher [57] badali wpływ różnych temperatur na przerywanie spoczynku cebul *Lilium longiflorum* powstałych *in vitro* w warunkach 25°C lub 30°C. Spoczynek otrzymanych *in vitro* cebul był przerywany przez traktowanie ich temperaturą 4°C przez okres od jednego do kilku tygodni, bądź poprzez zanurzenie w wodzie o temperaturze 45°C od 30 minut do 8 godzin. Dla całkowitego przerywania spoczynku cebule powstałe w temperaturze 25°C wymagały dłuższego traktowania temperaturą 45°C. Traktowanie temperaturą 4°C w mniejszym stopniu wpłynęło na przerywanie spoczynku cebul powstałych w temperaturze 30°C.

Wpływ temperatury podczas przechowywania cebul lili, otrzymanych *in vitro*, na przerywanie spoczynku badali Takayama i in. [61]. Stosowali oni następujące temperatury: 5°C, 15°C, 20°C, 25°C i 30°C przez 100 dni przed wysadzeniem cebul do podłoża. Tylko temperatura 5°C wpłynęła na przerywanie spoczynku po okresie co najmniej 50 dni.

ŚWIATŁO

W literaturze dotyczącej mikrorozmnażania roślin cebulowych, bulwiastych i kłączowych niewiele jest prac dotyczących wpływu światła na procesy regeneracji.

Światło w kulturach *in vitro* działa na izolowane tkanki głównie jako czynnik morfogenetyczny, a w znacznie mniejszym stopniu jako czynnik biorący udział w fotosyntezie. W wielu badaniach stwierdzono, że inicjacja morfogenezy oraz organogenezy wymaga natężenia światła od 1000 do 3000 luksów. Bardzo często różnicowanie korzeni przebiega w warunkach podwyż-

szego natężenia światła (2000-4000 luksów). W większości wypadków wymagania co do długości dnia w kulturach tkankowych różnią się od wymagań koniecznych dla rozwoju roślin w warunkach naturalnych bądź w uprawie. Przeważnie wzrost i rozwój izolowanych tkanek w mniejszym stopniu zależy od fotoperiodu.

Alderson i in. [7] obserwowali proces intensywnego przekształcania się pędów przybyszowych tulipana w cebule w warunkach 16- i 22-godzinne go dnia. Pierik i Post [39] nie stwierdzili różnic w regeneracji cebul przybyszowych na łuskach *Hyacinthus* w zależności od tego czy izolowane fragmenty umieszczono w świetle ciągłym, czy też w ciemności. Yana gawa i Sakani shi [64] wykazali, że światło nie jest konieczne do różnicowania się cebul na fragmentach łusek cebul *Hippeastrum*. Cebule bardzo dobrze różnicowały się w ciemności. Regeneracja cebul na fragmentach pędów kwiatowych hiacynta odm. Delf Blue była lepsza na świetle niż w ciemności, natomiast odmiana Anna Marie reagowała odwrotnie na warunki regeneracji i więcej cebul powstawało w ciemności [23]. Działanie ciągłej ciemności wpływało stymulująco na różnicowanie cebul i ich wzrost na łuskach *Lilium longiflorum*. W warunkach 16-godzinne go dnia tworzyło się mniej cebul, ale wzrost liści i korzeni przebiegał dynamiczniej, czego nie obserwowano w warunkach ciemności [57].

PODSUMOWANIE

Wiele różnych czynników oraz ich wzajemne współdziałanie wpływa na wyzwolenie totipotencji komórek, a co za tym idzie na procesy morfogenezy i organogenezy. Poznanie działania tych czynników na procesy, które są przez nie regulowane, umożliwia kierowanie regeneracją i opracowywanie metod rozmnażania *in vitro*.

Szczegółowe badania nad regeneracją pędów przybyszowych z łusek *Lilium speciosum* pozwalają sądzić, że działanie różnych czynników indukujących podział komórek i powstawanie pędów przybyszowych może zachodzić poprzez jeden proces biochemiczny [4, 5]. Liczba regenerujących pędów przybyszowych z łusek, wywołana zranieniem tkanki, działaniem temperatury, auksyn lub AVG była ściśle skorelowana z produkcją przez eksplantat etanu lub etylenu w początkowej fazie wzrostu eksplantatu. Świadczy to o roli biosyntezy etylenu, jako kluczowego procesu w tworzeniu się pędów przybyszowych z eksplantatów łusek *Lilium speciosum* [4, 5].

W dotychczas przeprowadzonych badaniach nad rozmnażaniem *in vitro* roślin cebulowych u większości gatunków tak, jak u lili stwierdzono wyraźnie polarny charakter regeneracji oraz duże znaczenie auksyn w tym procesie. Dalsze badania biochemiczno-fizjologicznych podstaw regeneracji roślin cebulowych powinny mieć na celu określenie roli etylenu w organogenezie. Etylen, jako hormon roślinny, jest również intensywnie badany w kontekście metaboli-

zmu poliamin [55]. Egzogenne poliaminy hamują produkcję etylenu indukowanego przez auksyny np. w starzejących się liściach *Tradescantia*. Istnieje również wiele danych, że regulatory wzrostu wywierają wpływ na biosyntezę poliamin, np. podanie auksyny (2,4-D) aktywuje biosyntezę endogennych poliamin i indukuje wzrost. Natomiast egzogenne podane poliaminy mogą zastępować auksynę. Wykazano, że cytokiny aktywują biosyntezę poliamin, a stymulacja wzrostu wydłużeniowego pędu grochu karłowego przez giberelinę jest związana z jednoczesną biosyntezą poliamin.

Oprócz tego, poliaminy regulują wiele procesów, między innymi opóźnianie starzenia się roślin, adaptację roślin do stresów oraz regulują procesy wzrostu i różnicowania

Wydaje się więc, że włączenie poliamin i etylenu do dalszych badań nad hormonalną regulacją różnicowania u roślin jednoliściennych metodą kultur tkankowych może być pomocne w rozwiązaniu i wyjaśnieniu wielu podstawowych problemów teoretycznych i praktycznych.

LITERATURA

1. Aartrijk J. Van, Blom-Barnhoorn G.J. — *Growth regulator requirements for adventitious bud regeneration from Lilium bulb-scale tissue in vitro, in relation to duration of bulb storage and cultivar*. Sci. Hortic. 14: 261-268, 1981.
2. Aartrijk J. Van, Blom-Barnhoorn G.J. — *Adventitious bud formation from bulb scale explants of Lilium speciosum Thunb. in vitro. Effect of wounding, TIBA and temperature*. Z. Pflanzenphysiol. 110: 355-363, 1983.
3. Aartrijk J. Van, Blom-Barnhoorn G.J. — *Adventitious bud formation from bulb scale explants of Lilium speciosum Thunb. in vitro. Interacting effects of NAA, TIBA, wounding and temperature*. J. Plant Physiol. 116: 409-416, 1984.
4. Aartrijk J. Van, Blom-Barnhoorn G.J., Bruinsma J. — *Adventitious bud formation from bulb scale explants of Lilium speciosum Thunb. in vitro. Production of ethane and ethylene*. J. Plant Physiol. 117: 411-422, 1985a.
5. Aartrijk J. Van, Blom-Barnhoorn G.J., Bruinsma J. — *Adventitious bud formation from bulb-scale explants of Lilium speciosum Thunb. in vitro. Effects of aminoethoxyvinyl-glycine, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, and ethylene*. J. Plant Physiol. 177: 401-410, 1985b.
6. Amaki W., Shinohara Y., Hayata Y., Sano H., Suzuki Y. — *Effects of bulb desiccation and storage on the in vitro propagation of hyacinth*. Sci. Hortic. 23: 353-360, 1984.
7. Alderson P.G., Taeb A.G., Rice R.D. — *Micropropagation of tulip: bulbing of shoots in culture*. Abstracts of 4th International Symposium on Flower Bulbs, June 24-28, Noordwijkerhout, The Netherlands, s. 23, 1985.
8. Bach A. — *The capability of in vitro regeneration of various cultivars of Freesia hybrida*. Acta Hortic. 212: 715-719, 1985.
9. Bajaj Y.P.S., Sidhu M.M.S., Gill A.P.S. — *Some factors affecting the in vitro propagation of Gladiolus*. Sci. Hortic. 18: 269-275, 1982.
10. Bapat V.A., Narayanaswamy S. — *Growth and organogenesis in explanted tissues of Amaryllis in culture*. Bull. Torrey Bot. Club. 103: 53-56, 1976.
11. Dantu P.K., Bhojwani S.S. — *In vitro propagation and corm formation in Gladiolus*. Gartenbauwissenschaft 52, 90-93, 1987.

12. Fujino M., Fujimara T., Hamada K. — *Multiplication of Dutch iris (Iris hollandica) by organ culture. I. Effect of growth regulators, culture media, pH, peptone and agar on the growth and differentiation of excised lateral buds.* J. Japan. Soc. Hort. Sci. 41: 66-71, 1972.
13. Fujino M., Fujimara T., Hamada K. — *Multiplication of Dutch iris (Iris hollandica) by organ culture. II. Effect of growth regulators on the organ formation of excised lateral buds.* Bulletin of the Hyogo Prefectural Agricultural Experiment Station, 20: 119-124, 1973.
14. Gabryszevska E. — *Rozmnażanie alstremerii in vitro.* Praca doktorska. Instytut Sadownictwa i Kwiaciarnictwa, Skierniewice. s. 1-124, 1986.
15. Hackett W.P. — *Aseptic multiplication of lily bulblets from bulb-scales.* Proc. Int. Plant Propag. Soc. Ann. Meet. s. 105-108, 1969.
16. Heuser Ch.W., Apps D.A. — *In vitro plantlet formation from flower petal explants of Hemerocallis cv. Chipper Cherry.* Can. J. Bot. 54: 616-618, 1976.
17. Homes J., Legros M., Jaziri M. — *In vitro propagation of Crocus sativus L.* Acta Hort. 212: 675-677, 1985.
18. Hussey G. — *Totipotency in tissue explants and callus of some members of the Liliaceae, Iridaceae, and Amaryllidaceae.* J. Exp. Bot. 91: 253-262, 1975.
19. Hussey G. — *In vitro release of axillary shoots from apical dominance in monocotyledonous plants.* Ann. Bot. 40: 1323-1325, 1976a.
20. Hussey G. — *Propagation of Dutch iris by tissue culture.* Sci. Hortic. 4: 163-165, 1976b.
21. Hussey G. — *In vitro propagation of Gladiolus by precocious axillary shoot formation.* Sci. Hortic. 6: 287-296, 1977.
22. Hussey G., Hilton J., Lumsden P. — *In vitro propagation of Alstroemeria.* John Innes Institute Seventieth Annual Report, 56, 1976.
23. Kim Y.J., Hasegawa P.M., Bressan R.A., — *In vitro propagation of hyacinth.* HortScience 16: 645-647, 1981.
24. Kromer K.D. — *Regeneracja wybranych gatunków roślin jednoliściennych z organów podziemnych w kulturach in vitro.* Praca doktorska. Uniwersytet Wrocławski, 1980.
25. Kruczkowska H. — *Mikrorozmnażanie frezji.* Pr. Inst. Sad. i Kw. Ser. B: 61-73, 1981.
26. Le Nard M., Ducommun Ch., Weber G., Dorion N., Bigot C. — *Observations sur la multiplication in vitro de la tulipe (Tulipa gesneriana L.) a partir de hampes florales prelevees chez des bulbes en cours de conservation.* Agronomie 7: 321-329, 1987.
27. Lilien-Kipnis H., Kochba M. — *Mass propagation of new Gladiolus hybrids.* Acta Hort. 212: 631-639, 1985.
28. Lin W.C., Monette P.L. — *In vitro propagation of Alstroemeria 'Alsaan'.* Plant Cell, Tissue and Organ Culture 9: 29-35, 1987.
29. Li Zhaowen, Tang Daoyi — *The study on tissue culture of chinese secredlily.* Acta Hort. Sin. 4: 65-68, 1982.
30. Meyer M.M. — *Propagation of daylilies by tissue culture.* HortScience 11: 485-487, 1976.
31. Młodzianowski F. — *Podziały oraz różnicowanie się komórek i tkanek w hodowli in vitro.* W: *Hodowla komórek i tkanek roślinnych.* (red. M. Zenktele), PWN, Warszawa, s. 11-110, 1984.
32. Mii M., Mori T., Iwase N. — *Organ formation from the excised bulb scales of Hippeastrum hybridum in vitro.* J. Hort. Sci. 49: 241-244, 1974.
33. Murashige T., Skoog E. — *A revised medium for rapid growth and biossays with tobacco tissue cultures.* Physiol. Plant. 15: 473-497, 1962.
34. Niimi Y. — *Bulblet-productivity of explants from scales, leaves, stems and tepals of Lilium rubellum Baker.* Sci. Hortic. 22: 391-394, 1984.
35. Nishiuchi Y. — *Studies on vegetative propagation of tulip. II. Formation and development of adventitious buds in the excised bulb scale cultured in vitro.* J. Jap. Soc. Hort. Sci. 48: 99-105, 1979.

36. Nishiuchi Y., Myoda H. — *Studies on vegetative propagation of tulip. I. Organ formation from excised bulb scales in vitro.* J. Jap. Soc. Hort. Sci. 41: 59-64, 1976.
37. Nishiuchi Y. — *Studies on vegetative propagation of tulips. IV. Regeneration of bulblets in bulb scale segments cultured in vitro.* J. Jap. Soc. Hort. Sci. 49: 235-240, 1980.
38. Nishiuchi Y. — *Multiplication of tulip bulb by tissue culture in vitro.* Abstracts of 4th International Symposium on Flower Bulbs. June 24-28, Noordwijkerhout, The Netherlands, s. 23, 1985.
39. Pierik R.L.M., Post A.J.M. — *Rapid vegetative propagation of Hyacinthus orientalis L. in vitro.* Sci. Hortic. 3: 293-297, 1973.
40. Pierik R.L.M., Ruibing M.A. — *Regeneration of bulblets on bulb scale segments of hyacinth in vitro.* Neth. J. Agric. Sci. 21: 129-138, 1973.
41. Pierik R.L.M., Steegmans H.H.M. — *Effect of auxin, cytokinins, gibberellins, abscisic acid and ethephon on regeneration and growth of bulblets on excised bulb scale segments of hyacinth.* Physiol. Plant. 34: 14-17, 1975a.
42. Pierik R.L.M., Steegmans H.H.M. — *Freesia plantlets from flower-buds cultivated in vitro.* Neth. J. Agric. Sci. 23: 334-337, 1975b.
43. Pierik R.L.M., Steegmans H.H.M. — *Vegetative propagation of Freesia through the isolation of shoots in vitro.* Neth. J. Agric. Sci. 24: 274-277, 1976.
44. Pierik R.L.M., Ippel B.J. — *Plantlet formation from excised bulb scale segments of Nerine.* uActa Hortic. 78: 197-202, 1977.
45. Pierik R.L.M., Van Voorst A., Booy G., Van Acker C.A.M., Lelivelt C.L.C., De Wit J.C., Sprenkels P.A. — *Vegetative propagation of Alstroemeria hybrids in vitro.* International Symposium on Propagation of Ornamental Plants, August 23-29, Geisenheim, Fed. Rep. Germany. (Book of Abstracts), s. 7, 1987.
46. Roob S.M. — *The culture of excised tissue from bulb scales of Lilium speciosum Thun.* J. Exp. Bot. 8: 348-352, 1957.
47. Saniewski M. — *Niektóre zagadnienia hormonalnej regulacji rozmnażania i wzrostu hiacyntów (Hyacinthus orientalis L.).* Prace Inst. Seria D — Monografie i rozprawy, Skierniewice, s. 1-99, 1975.
48. Saniewski M. — *Metody rozmnażania hiacyntów (Hyacinthus orientalis L.).* Hodowla Roślin 1/2: 31-33, 1978.
49. Saniewski M., Pytlewski C. — *Regeneration of plantlets on leaves and inflorescence stalk of Muscari through tissue culture.* Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. Sci. Biol. 27: 519-522, 1979.
50. Seabrook J.E.A., Cumming B.G., Dionne L.A. — *The in vitro induction of adventitious shoot and root apices on Narcissus (daffodil and narcissus) cultivar tissue.* Can. J. Bot. 54: 814-819, 1976.
51. Seabrook J.E.A., Cumming B.G. — *The in vitro propagation of amaryllis (Hippeasrum spp. hybrids.).* In vitro 13: 831-836, 1977.
52. Seabrook J.E.A., Cumming B.G. — *In vitro morphogenesis and growth of Narcissus in response to temperature.* Sci. Hortic. 16: 185-190, 1982.
53. Skoog F., Miller G.O. — *Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissue cultures in vitro.* Sym. Soc. Exp. Biol. 9: 118-131, 1957.
54. Skucińska B., Miszke W., Kruczkowska H., Pawłowska H. — *Próba zwiększenia współczynnika rozmnażania tulipanów przez indukcję organogenezy in vitro.* Sprawozdanie z badań dla Komitetu Nauk Ogrodniczych PAN, maszynopis, AR-Kraków, 1983.
55. Slocum R.D., Kaur-Sawhney R., Galston A.W. — *The physiology and biochemistry of polyamines in plants.* Arch. Biochem. Biophys. 235: 283-303, 1984.
56. Stimart D.P., Ascher P.D. — *Tissue culture of bulb scale sections for asexual propagation of Lilium longiflorum Thunb.* J. Amer. Soc. Hort. Sci. 103: 182-184, 1978.
57. Stimart D.P., Ascher P.D., Wilkins H.F. — *Overcoming dormancy in Lilium*

57. Stimart D.P., Ascher P.D., Wilkins H.F. — *Overcoming dormancy in Lilium longiflorum bulblets produced in tissue culture*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 107 (6): 1004-1007, 1982.
58. Takayama S., Misawa M. — *Differentiation of Lilium bulb scales grown in vitro. Effect of various cultural conditions*. Physiol. Plant. 46: 184-190, 1979.
59. Takayama S., Misawa M. — *Differentiation of Lilium bulb scales grown in vitro. Effects of activated charcoal, physiological age of bulbs and sucrose concentration on differentiation and scale leaf formation in vitro*. Physiol. Plant. 48: 121-125, 1980.
60. Takayama S., Misawa M. — *Regulation of organ formation by cytokinin and auxin in Lilium bulb scales grown in vitro*. Plant Cell Physiol. 23: 67-74, 1982.
61. Takayama S., Misawa M., Takashige Y., Tsumori H. — *Cultivation of in vitro-propagated Lilium bulbs in soil*. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 107: 830-834, 1982.
62. Takayama S., Misawa M. — *A scheme for mass propagation of Lilium in vitro*. Sci. Hortic. 18: 353-362, 1982/83.
63. Wright N.A., Alderson P.G., Rice R.D. — *Towards the clonal propagation of tulip by tissue culture*. Proc. 5th Intern. Cong. Tissue and Cell Culture, Plant Tissue Culture, s. 697-698, 1982.
64. Yanagawa T., Sakanishi Y. — *Regeneration of bulblets on Hippeastrum bulb segments excised from various parts of a parent bulb*. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 46: 250-260, 1977.
65. Yanagawa T., Sakanishi Y. — *Studies on the regeneration of excised bulb tissue of various tunicated-bulbous ornamentals. I. Regenerative capacity of the segments from different parts of bulb scales*. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 48: 495-502, 1980a.
66. Yanagawa T., Sakanishi Y. — *Regenerative studies on the excised bulb tissue of various tunicated-bulbous ornamentals. II. Morphological observations on bulblet formation from bulb-scale segments*. J. Jap. Soc. Hort. Sci. 49: 119-126, 1980b.
67. Ziv M., Halevy A.H., Shilo R. — *Organs and plantlets regeneration of Gladiolus through tissue culture*. Ann. Bot. 34: 671-678, 1969.
68. Ziv M., Kanterowitz R., Halevy A.H. — *Vegetative propagation of Alstroemeria in vitro*. Sci. Hortic. 1: 271-277, 1973.

ALICJA ZEMANEK

Ogród Botaniczny
Uniwersytet Jagielloński
Kraków

CHARAKTERYSTYKA ROZWOJU BOTANIKI W UNIWERSYTECIE JAGIELLOŃSKIM W LATACH 1780-1917¹

Rozwój botaniki, jednej z najstarszych dziedzin naukowego poznania, ma w Uniwersytecie Jagiellońskim ponad pięćsetletnią tradycję; już bowiem w XV w. powstawały tu rękopisy o roślinach, a na początku XVI stulecia wydana została przez Szymona z Łowicza pierwsza drukowana w Polsce książka o własnościach ziół, łaciński poemat „De herbarum virtutibus [...]” (1532).

Podobnie jak w innych wszechnicach europejskich, dziedzina ta rozwijała się przez długie lata w obrębie studiów medycznych; od 1609 r. na oddzielnej katedrze botaniki lekarskiej, na której wykładali profesorowie medycyny. Upadek Uniwersytetu w XVII i XVIII w. sprawił, że katedra ta nie odegrała roli w rozwoju badań naukowych. Dopiero reforma uczelni w okresie Oświecenia, przeprowadzona przez Hugona Kołłątaja, połączona z założeniem katedry chemii i historii naturalnej (1780) i Ogrodu Botanicznego (1783) zapoczątkowała nauczanie oparte na metodach empirycznych; badania naukowe wznowiono na początku XIX w.

Szczególnie interesującym okresem w historii uniwersyteckiej botaniki są lata 1780-1917, zamknięte między datą reformy Kołłątajowskiej i zbliżającym się zakończeniem długotrwałej zależności od zaborczych władz austriackich. Wtedy to, wbrew trudnościom i dzięki heroicznym wysiłkom poszczególnych jednostek, stworzone zostały podstawy rozwoju współczesnej nauki. Powstały wówczas katedry odgrywające rolę placówek macierzystych dla obecnych zakładów Uniwersytetu Jagiellońskiego i Akademii Rolniczej; zapoczątkowano zbiory pełniące do dzisiejszego dnia funkcje naukowe i dydaktyczne; wreszcie rozwinęły się pierwsze szkoły badawcze, których znaczenie polegało nie tylko na wprowadzeniu nowych dyscyplin i opracowaniu wielu wartościowych prac, ale również na wykształceniu kilku pokoleń uczonych. W toku kilkuletnich studiów źródłowych, autorka niniejszego szkicu starała się ująć możliwie szeroki zakres zagadnień, niezbędnych do przeprowadzenia wszechstronnej

¹ Artykuł niniejszy jest zestawieniem najważniejszych zagadnień omówionych w monografii „Historia botaniki w Uniwersytecie Jagiellońskim (1780-1917)” (A. Zemanek 1989, Rozprawy Habilitacyjne UJ, 164, Kraków, ss. 168), zawierającej wykaz źródeł rękopiśmiennych oraz piśmiennictwa.

charakterystyki rozwoju badań nad roślinami w najstarszej polskiej uczelni w latach 1780-1917. Są to przede wszystkim problemy opisowe, takie jak: organizacja katedr, periodyzacja dziejów botaniki, stopnie naukowe, kontakty z nauką światową, ogólna charakterystyka szkół naukowych oraz rozwój poszczególnych gałęzi badawczych nauki o roślinach. Przeprowadzono ponadto analizę parametrów ilościowych, ilustrujących często najlepiej przemiany niektórych zjawisk w czasie.

I. WARUNKI ROZWOJU NAUKI W UNIWERSYTECIE JAGIELLOŃSKIM W LATACH 1780-1917

Nielatwe były warunki kształtowania się podstaw współczesnej nauki w krakowskiej uczelni. Utrata niepodległości kraju i późniejsze wypadki polityczne stworzyły początkowo zagrożenie bytu prastarej wszechnicy, która w następnych latach musiała okupić swoje przetrwanie germanizacją, częstymi i uciążliwymi przemianami organizacyjnymi, wieloletnimi trudnościami materialnymi. W wyniku trzeciego rozbioru Polski, Kraków włączony został do Austrii, co spowodowało germanizację Uniwersytetu w latach 1805-1809. W okresie Księstwa Warszawskiego (1809-1815) i Wolnego Miasta Krakowa (1815-1846) do uczelni powróciły władze polskie, jednak trudności ekonomiczne i częste zmiany organizacyjne nie sprzyjały pracy naukowej.

Po rewolucji w 1846 r. Kraków stał się częścią Galicji, jednej z prowincji państwa austriackiego, które odtąd aż do odzyskania niepodległości Polski w 1918 r. kierowało sprawami uczelni. Po przekształceniu Austrii w 1867 r. w dualistyczną monarchię konstytucyjną Austro-Węgry, Galicja uzyskała daleko idącą autonomię, dzięki czemu w drugiej połowie XIX w. Kraków zaczął odgrywać rolę stolicy nauki polskiej. Uniwersytet stał się wówczas promieniującym na cały kraj ogniskiem rozwoju botaniki, o szerokich kontaktach i wybitnych osiągnięciach badawczych. W 1872 r. powstała z dawnego Towarzystwa Naukowego Krakowskiego Akademia Umiejętności, która odegrała dużą rolę w organizacji badań naukowych. Działająca w jej obrębie Komisja Fizjograficzna (utworzona siłami uniwersyteckimi w 1865 r.) stała się centralną instytucją kierującą badaniami przyrodniczymi na ziemiach polskich.

II. ORGANIZACJA KATEDR

1. W 1780 r., w wyniku reformy Akademii Krakowskiej, przeprowadzonej przez Hugona Kołłątaja, utworzono katedrę chemii i historii naturalnej, obejmującą całość ówczesnej wiedzy o przyrodzie: botanikę, zoologię i mineralogię, a także chemię. Po latach długotrwałych przemian organizacyjnych (tab. 1) powstała w 1847 r. samodzielna katedra botaniki, przekształcona w 1913 r. w Instytut Botaniczny, funkcjonujący do czasów obecnych (pod

nazwą Instytut Botaniki UJ). W 1783 r. założony został Ogród Botaniczny, obecnie najstarszy w kraju, pełniący przez długie lata rolę ważnego warsztatu pracy dydaktycznej i ośrodka popularyzacji wiedzy przyrodniczej. Dla rozwoju działalności badawczej katedry duże znaczenie miało zapoczątkowanie zbiorów naukowych, wchodzących obecnie w skład Zielnika Instytutu Botaniki UJ, Zielnika Instytutu Botaniki PAN, kolekcji paleobotanicznych obydwu Instytutów oraz Muzeum Ogrodu Botanicznego UJ. Głównym punktem programu badawczego katedry były prace florystyczne i systematyczne nad florą polską, uzupełniane problemami fitogeografii, paleobotaniki, historii botaniki oraz dziejów uprawy roślin.

Tabela 1

Katedry botaniczne w latach 1780—1917

Lata	Nazwa katedry	Wydział
1780—1805	Chemii i historii naturalnej	Kolegium Fizyczne
1805—1809	Chemii i botaniki Historii naturalnej szczególnej	Lekarski
	Historii naturalnej uniwersalnej i technologii	Filozoficzny
1809—1811	Historii naturalnej	Filozoficzny
1811—1833	Botaniki i zoologii	Filozoficzny
1833—1847	Historii naturalnej	Lekarski
1847—1912	Botaniki	Lekarski
		Filozoficzny (od 1850 r.)
1913—1917	Instytut Botaniczny	Filozoficzny
1875—1917	Anatomii i fizjologii roślin	Filozoficzny
1891—1917	Chemii rolniczej	Filozoficzny

2. W 1875 r. powstała katedra anatomii i fizjologii roślin, włączona w 1923 r. do Wydziału Rolniczego UJ jako Zakład Botaniczny im. E. Janczewskiego, przekształcony w 1947 r. w Katedrę Botaniki WSR (obecnie AR). Założycielem katedry był Edward Janczewski (1846-1918), twórca szkoły naukowej obejmującej głównie zagadnienia morfologii, anatomii oraz florystyki i systematyki grzybów i roślin naczyniowych.

3. W 1891 r. utworzona została w obrębie Studium Rolniczego UJ katedra chemii rolniczej, funkcjonująca do dzisiejszego dnia na Akademii Rolniczej pod nazwą Katedry Chemii Rolnej. Twórcą katedry był Emil Godlewski senior (1847-1930), założyciel pierwszej polskiej szkoły fizjologii roślin. Kierował on pracami nad problemami fizjologii teoretycznej oraz fizjologicznych podstaw uprawy roślin.

III. DZIAŁALNOŚĆ NAUKOWA

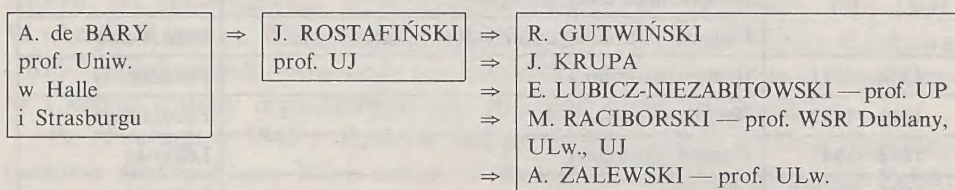
1. PERIODYZACJA DZIEJÓW BOTANIKI

W historii botaniki lat 1780-1917 wyróżnić można trzy okresy rozwoju

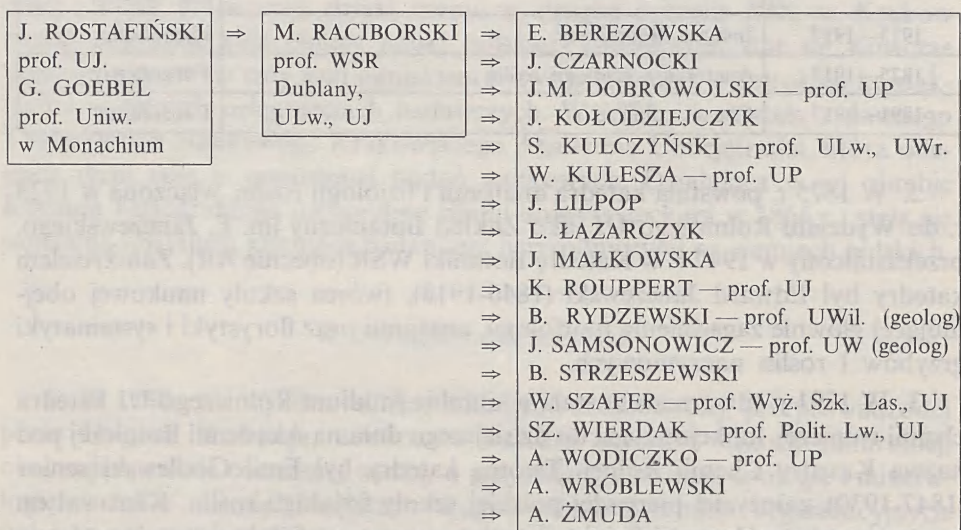
A. 1780-1847 — ZWIĄZEK Z MEDYCYNĄ, FARMACJĄ, CHEMIĄ ORAZ DYSCYPLINAMI HISTORII NATURALNEJ (MINERALOGIĄ I ZOOLOGIĄ)

Rezultatem niespokojnych warunków politycznych były czterokrotne zmiany zakresu katedry chemii i historii naturalnej (tab. 1). Przeciążony obowiązkami profesor niewiele miał czasu na pracę naukową; stąd też działalność dydaktyczna wyraźnie dominowała nad badawczą. Do największych osiągnięć tych lat należało stworzenie materialnych podstaw późniejszego rozwoju katedry poprzez zorganizowanie jej zakładów pomocniczych, tj. Ogrodu Botanicznego i gabinetu historii naturalnej oraz zapoczątkowanie w ich obrębie zbiorów naukowych. Duże znaczenie miało również sformułowanie przez Hugona Kołłątaja w memoriale „O wprowadzeniu dobrych nauk do Akademii Krakowskiej [...]” (1776) pierwszego programu badawczego, którego

Szkoła naukowa Józefa Rostafińskiego (ok. 1878—1893)



Szkoła naukowa Mariana Raciborskiego (1912—1917)



Rys. 1. Szkoła naukowa J. Rostafińskiego (ok. 1878-1893) i M. Raciborskiego (1912-1917)

Szkola naukowa Edwarda Janczewskiego (ok. 1880—1917)

A. de BARY prof. Uniw. w Halle i Strasburgu	⇒	E. JANCZEWSKI prof. UJ	⇒	P.J. BRZEZIŃSKI — prof. UJ
			⇒	S. GOLIŃSKI
			⇒	A. KASTORY
			⇒	W. KUDELKA
			⇒	K. MILCZYŃSKI — prof. AR Dublany
			⇒	B. NAMYSŁOWSKI — prof. UP
			⇒	A. ROGALSKI
			⇒	K. ROUPPERT — prof. UJ
			⇒	I. SZYSZYŁOWISZ — prof. ULw.
			⇒	F. TONDERA
			⇒	J. TRZEBIŃSKI — prof. UWil.
			⇒	A. WODICZKO — prof. UP
			⇒	A. WRÓBLEWSKI

Szkola naukowa Emila Godlewskiego sen. (1891—1917)

J. SACHS prof. Uniw. w Würzburgu	⇒	E. GODLEWSKI prof. WSR Dublany, UJ, PINGW	⇒	G. BALICKA-IWANOWSKA
			⇒	W. BEREZA
			⇒	A. DZIERZBICKI
			⇒	K. HUPPENTHAL
			⇒	S. JENTYS — prof. WSR Dublany, UJ
			⇒	T. KLIMOWICZ
			⇒	I. KOSIŃSKI
			⇒	H. KRZEMIENIEWSKA — prof. UW. PAN
			⇒	S. KRZEMIENIEWSKI — prof. AR Dublany, ULw., Uj
			⇒	S. LEWONIEWSKA
			⇒	K. MOŚCICKI
			⇒	F. POLZENIUSZ — prof. Uniw. w Tomsku (chemik)
			⇒	A. PRAŻMOWSKI — prof. UJ
			⇒	J. PROMIŃSKI
			⇒	K. ROGOYSKI — prof. UJ
			⇒	F. ROGOZIŃSKI — prof. UJ (fizjolog zwierząt)
			⇒	W. STANISZKIS — prof. SGGW
			⇒	W. VORBRODT — prof. UJ
			⇒	S. WAŚNIEWSKI
			⇒	M. ZAJĄC (KORCZEWSKI) — prof. SGGW

Rys. 2. Szkoła naukowa E. Janczewskiego (ok. 1880-1917) i E. Godlewskiego sen. (1891-1917)

myślą przewodnią była idea wszechstronnych studiów nad florą polską, rozwinętych na szeroką skalę w okresie późniejszym. W luźnym związku z katedrą powstały pierwsze prace empiryczne nad florą polską oraz najwcześniejsze doktoraty medycyny z zakresu botaniki, zainspirowane przez profesora farmacji Floriana Sawiczewskiego.

B. 1847-1872 — OKRES PRZEJŚCIOWY

Wyodrębnienie w 1847 r. samodzielnej katedry botaniki stało się podstawą nowoczesnego rozwoju nauki o roślinach. Okres ten związany jest wprawdzie charakterem niektórych prac z epoką wcześniejszą, ale wybiega już w przyszłość poprzez podjęcie planowych badań nad florą polską, nakreślonych z szerokim rozmachem przez Ignacego Rafała Czerwiakowskiego, w czasie tworzenia w 1865 r. Komisji Fizjograficznej przy Towarzystwie Naukowym Krakowskim. Rozpoczęto wówczas na szeroką skalę badania fizjograficzne nad florą roślin naczyniowych, powstały też pierwsze prace empiryczne dotyczące roślin zarodnikowych południowych regionów ziem polskich, głównie Galicji. Dzięki działalności wybitnego ogrodnika i podróżnika Józefa Warszewicza (1812-1866) Ogród Botaniczny osiągnął najwyższy w badanym okresie poziom kolekcji roślin (Piekiełko 1983).

C. 1873-1917 — SPECJALIZACJA W OBRĘBIE POSZCZEGÓLNYCH KATEDR

Utworzenie nowych katedr botanicznych: anatomii i fizjologii (1875) oraz chemii rolniczej (1891), a w okresie późniejszym przekształcenie katedry botaniki w Instytut Botaniczny (1913) przyczyniło się do wzrostu specjalizacji, odzwierciedlającej tendencje rozwojowe nauki światowej. Powstanie szkół naukowych kierowanych przez wybitnych uczonych, wykształconych w ośrodkach zachodnioeuropejskich, Józefa Rostańskiego, Mariana Raciborskiego, Edwarda Janczewskiego i Emila Godlewskiego seniora (rys. 1, 2) pozwoliło na zwiększenie efektywności badań (tab. 2) oraz wykształcenie znacznej liczby badaczy świata roślinnego. Powstało wówczas wiele publikacji naukowych, wśród których znalazły się prace wprowadzające nowe dyscypliny botaniczne w Polsce oraz opisujące nowe fakty naukowe.

2. STOPNIE NAUKOWE

A. DOKTORATY

W 1831 r. zapoczątkowano nadawanie doktoratów ze specjalizacją botaniczną. Pierwsze dysertacje, stojące na pograniczu botaniki i farmacji stały się podstawą doktoratów medycyny. W drugiej połowie XIX w., wraz z oddzieleniem katedry botaniki i przeniesieniem jej do Wydziału Filozoficznego, nauka o roślinach znalazła się wśród dziedzin wchodzących w zakres doktoratów filozofii. W badanym okresie przyznano tytuły doktora z zakresu szeroko pojętej botaniki (łącznie z botaniką lekarską i rolniczą) 28 osobom, przeprowadzono też 3 nostryfikacje dyplomów uzyskanych w uczelniach niemieckich (Jena, Halle, Tybinga).

B. HABILITACJE

Uniwersytet Jagielloński uzyskał prawo udzielania *veniam legendi* z polskim językiem wykładowym w 1848 r., dużo później jednak, bo w 1862 r.

Tabela 2

Zestawienie parametrów liczbowych charakteryzujących działalność katedr botanicznych

Nazwa katedry	Badany okres działalności	Liczba prac naukowych (oryginalnych)	Łączna liczba prac	W (WN)	Liczba pracowników naukowych			Liczba autorów prac		
					publikujących	nie publikujących	razem	etatowych	innych	razem
Historii naturalnej	1783-1846	9 (9)	40	0,6(0,1)	4	9	13	4	5	9
Botaniki	1847-1912	263 (201)	534	8,1(4,0)	12	11	23	19	13	32
Instytut Botaniczny	1913-1917	87 (51) [6 (4)] ¹	108 [22]	21,6(17,4)	5	0	5	8	15	23
Anatomii i fizjologii roślin	1874-1917	199 (109)	274	6,2(4,5)	11	9	20	11	4	15
Chemii rolniczej	1891-1917	121 (71)	156	5,7(4,5)	15	10	25	15	6	21
Zakłady rolnicze (prace botaniczne)	1895-1917	42 (23)	168	—	14	—	—	14	2	16
RAZEM		727 (468)	1302	9,7(5,4)	[47] ³	[33] ³	[80] ³	[64] ³	[39] ³	[103] ³

¹ W nawiasach kwadratowych podano liczbę publikacji G. Pola i J. Rostafińskiego, pracujących poza Instytutem.² Uwzględniono publikacje E. Janczewskiego powstałe przed założeniem katedry w r. 1874.³ Podane liczby nie są sumą pracowników i autorów prac zatrudnionych w poszczególnych katedrach, co wynika z faktu, że często ci sami przyrodnicy pracowali kolejno w różnych katedrach.

zatwierdzono pierwsze habilitacje. Pierwszym uczonym habilitowanym z zakresu botaniki był Antoni Rehman, który w 1868 r. uzyskał *veniam legendi* z zakresu anatomii roślin. W badanym okresie zatwierdzono w krakowskiej wszechnicy 8 habilitacji z zakresu szeroko pojętej botaniki (łącznie z botaniką rolniczą) oraz przeniesiono jedną z Uniwersytetu w Strasburgu. Habilitacje przygotowywały przyszłych profesorów do ich zawodu nauczycielskiego, przyczyniły się też do wzbogacenia zakresu wykładanych przedmiotów o nowe dyscypliny: anatomię, fizjologię, systematykę roślin zarodnikowych i fitopatologię.

3. BOTANICY

Wśród osiemdziesięciu przyrodników zatrudnionych w badanym okresie w zakładach botanicznych Uniwersytetu Jagiellońskiego znalazło się wielu wybitnych uczonych, autorów prac cytowanych w literaturze światowej, twórców własnych szkół naukowych, pionierów nowych dyscyplin, znakomitych nauczycieli i organizatorów nauki. Na pierwsze miejsce wysuwają się badacze zaliczani dziś do klasyków naszej botaniki, którzy zyskali również uznanie w nauce światowej (tab. 3): Emil Godlewski senior (1847-1930) — twórca polskiej fizjologii roślin, Edward Janczewski (1846-1918) — systematyk

Tabela 3

Botanicy o największej produktywności naukowej

Nazwisko	Lata działalności	Liczba publikacji		W	WN	WNO
		naukowych (oryginalnych)	łącznie			
J. Rostafiński	1876-1917	75 (55)	206	4,9	1,8	1,3
E. Janczewski	1874-1917	124 (60)	166	3,7	2,8	1,4
M. Raciborski	1885-1892 1912-1917	99 (75)	120	10	8,2	6,2
P. J. Brzeziński	1892-1917	15 (5)	111	4,4	0,6	0,2
E. Godlewski	1871-1874 1891-1917	48 (32)	61	2,1	1,6	1,1
I. R. Czerwiakowski	1833-1838 1843-1878	13 (13)	52	1,3	0,3	0,3
B. Namysłowski	1905-1917	39 (26)	52	4,3	3,2	2,2
K. Rouppert	1907-1910 1912-1917	27 (19)	38	4,7	3,4	2,4
A. Żmuda	1910-1916	33 (21)	37	6,2	5,5	3,5
A. Rehman	1863-1880	26 (23)	34	2,0	1,5	1,3

różnych grup świata roślinnego, Marian Raciborski (1863-1917) — wszechstronny uczony, pionier polskiej paleobotaniki, Józef Rostański (1850-1928) — przyrodnik i humanista, twórca polskiej historii botaniki oraz Seweryn Krzemieniewski (1871-1945) i Adam Prażmowski (1853-1920) — zaśluzeni w tworzeniu podstaw mikrobiologii gleby.

Jako zbieracze roślin w krajach tropikalnych zasłynęli: Marian Raciborski (Jawa), Antoni Rehman (1840-1917) (Europa południowo-wschodnia, Azja zachodnia, Afryka południowa), Józef Warszewicz (1812-1866) (Ameryka Południowa i Środkowa).

W skali krajowej zasłużyli się badaniami nad florą polską: Feliks Berdau (1826-1895), Roman Gutwiński (1860-1932), January Kołodziejczyk (1889-1949), Józef Krupa (1850-1889), Edward Lubicz-Niezabitowski (1875-1946), Edmund Malinowski (1885-1979), Bolesław Namysłowski (1882-1929), Marian Raciborski, Antoni Rehman, Aleksander Ślodziński (1849-1881), Szymon Wierdak (1883-1949) i Antoni Żmuda (1889-1916); nad tworzeniem podstaw paleobotaniki: Jerzy Lilpop (1888-1945), Marian Raciborski, Franciszek Tondera (1859-1926), Antoni Żmuda; fizjologii roślin m.in.: Emil Godlewski, Michał Korczewski (1889-1954), Helena Krzemieniewska (1878-1966), Seweryn Krzemieniewski, Adam Prażmowski, Władysław Vorbrodt (1883-1940).

4. ROZWÓJ POSZCZEGÓLNYCH DYSCYPLIN BOTANIKI

Najwcześniejszymi dziedzinami badań naukowych nad roślinami były w krakowskim Uniwersytecie florystyka i systematyka roślin naczyniowych (zapoczątkowane w 1809 r.), należące do tradycyjnych gałęzi polskiej botaniki. W miarę rozwoju katedry i wzrostu kontaktów z ośrodkami zagranicznymi, opracowania florystyczno-systematyczne wzbogacało o poszczególne grupy roślin niższych: grzyby (1839), mszaki (1865), glony (1866) i porosty (1879). Wprowadzono też nowe dyscypliny: historię botaniki (1841), geografie roślin (1851-1855), anatomię (1870), fizjologię (1873), genetykę (1887), paleobotanikę (1888) i inne. Publikacje z zakresu genetyki, fizjologii i paleobotaniki były pierwszymi w Polsce oryginalnymi pracami z tych dziedzin. Tabela 4 zawiera zestawienie liczbowe prac z poszczególnych dziedzin, opublikowanych w badanym okresie. Największy ilościowo był dorobek z florystyki i systematyki w połączeniu z fitogeografią. Obejmował w większości prace materiałowe zawierające notowania florystyczne, opisy nowych taksonów, a także charakterystykę geobotaniczną południowych i wschodnich regionów ziem polskich. Materiały florystyczne zebrane w XIX i na początku XX w. w postaci zielników i publikacji, są do dzisiejszego dnia weryfikowane i mogą służyć w przyszłości do dalszych rewizji systematycznych i syntez fitogeograficznych. Z pozostałych dyscyplin na pierwsze miejsce wysuwają się: fizjologia, anatomia i morfologia

Tabela 4

Liczba prac z poszczególnych dyscyplin botaniki¹

Dyscyplina badawcza	Liczba publikacji		
	Prace oryginalne	Streszcz. przedr.	Razem
Morfologia i anatomia	39	44	83
Fizjologia	75	65	140
Genetyka	12	11	23
Florystyka i systematyka			
glony	31	29	60
grzyby i śluzorośla	49	24	73
porosty	2	0	2
mszaki	13	0	13
rośliny naczyniowe	84	21	105
Geografia roślin	45	10	55
Paleobotanika	27	17	44
Historia botaniki i uprawy roślin	34	18	52
Podręczniki i skrypty	19	9	28
Inne	38	11	49
Popularne	—	—	398
Sprawozdania, recenzje itd.	—	—	89
Spisy roślin i nasion	—	—	88
RAZEM	802	322	1302

¹ Na podstawie „Bibliografii botaniki w Uniwersytecie Jagiellońskim (1532-1917)” (Zemanek 1988).

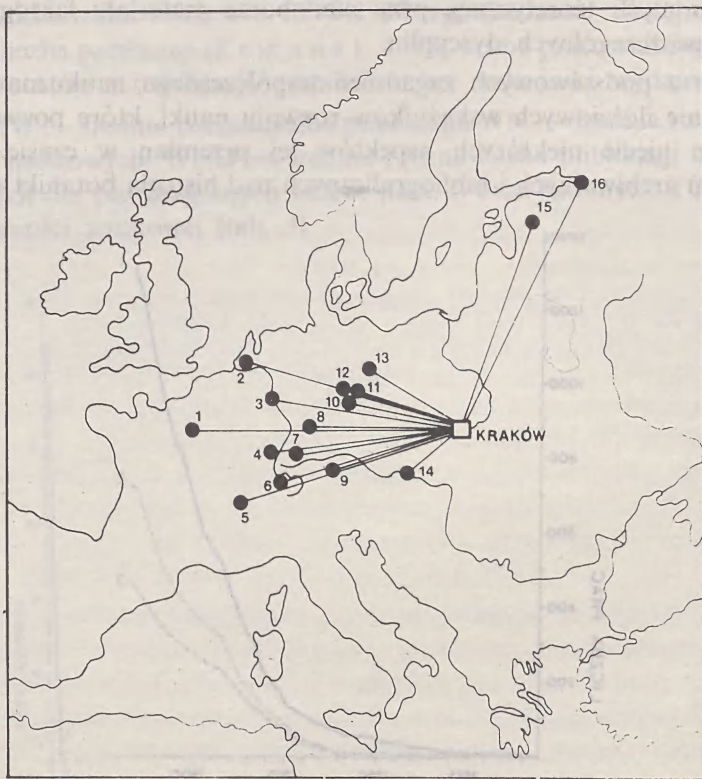
roślin. Prace z tych dziedzin zawierały opisy wielu drobnych faktów naukowych o charakterze kumulacyjnym oraz kilka faktów o szerszym znaczeniu (głównie E. Godlewskiego z zakresu fizjologii roślin), które weszły do historii botaniki. Kilka pionierskich prac dotyczących m.in. genetyki (Janczewski 1893), systematyki (Rostafiński 1877) i geografii roślin (Rehman 1880, odb. wyd. 1879) nie znalazło recepcji w nauce światowej, z powodu opublikowania ich wyłącznie w języku polskim.

5. KONTAKTY Z NAUKĄ ŚWIATOWĄ

Związki botaniki krakowskiej z nauką światową były wielostronne i ulegały ewolucji na przestrzeni lat. Od czasów reformy Kołłątajowskiej aż do lat siedemdziesiątych XIX w. przeważała adaptacja zarówno obcych koncepcji organizacyjnych, jak i kierunków badawczych powstałych w przodujących uniwersytetach zachodnioeuropejskich. Stworzenie w Krakowie w drugiej

połowie XIX w. nowoczesnych laboratoriów badawczych i rozpoczęcie na szeroką skalę prac empirycznych, pozwoliło na włączenie botaniki krakowskiej w nurt rozwoju nauki światowej.

Formy kontaktów zagranicznych były rozliczne: studia podstawowe i specjalizacyjne pracowników Uniwersytetu, wyjazdy służbowe i prywatne, zatrudnianie Polaków w instytucjach badawczych poza krajem, korespondencja naukowa, publikowanie prac w obcych czasopismach, wreszcie członkostwo europejskich towarzystw naukowych. Na przełomie XVIII i XIX w. przeważały związki z Uniwersytetem Wiedeńskim. W drugiej połowie XIX w. dużą rolę odegrały kontakty z wszechnicami niemieckimi: w Berlinie, Bonn, Halle, Jenie, Lipsku, Monachium, Strasburgu, Tybindze i Würzburgu. Nowoczesne pracownice działające w tych uczelniach stały się miejscem powstania nowych kierunków i metod badawczych, przenoszonych później na grunt polski. Na mapie (rys. 3) zaznaczono miasta europejskie, w których pracownicy katedr botanicznych studiowali lub pracowali przez dłuższy czas.



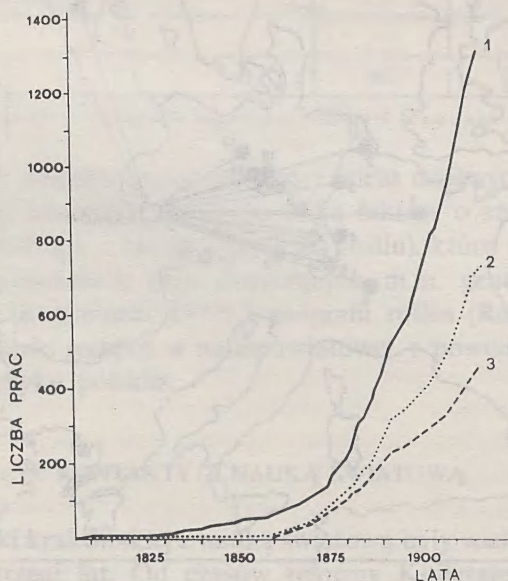
Rys. 3. Główne ośrodki zagraniczne, w których pracownicy katedr botanicznych UJ odbywali studia podstawowe lub specjalizacyjne: 1 — Paryż, 2 — Delft, 3 — Bonn, 4 — Strasburg, 5 — Genewa, 6 — Zurych, 7 — Tybinga, 8 — Würzburg, 9 — Monachium, 10 — Jena, 11 — Lipsk, 12 — Halle, 13 — Berlin, 14 — Wiedeń, 15 — Dorpat (Tartu), 16 — Petersburg

Znaczenie w nauce światowej krakowskiego ośrodka badań nad roślinami zmieniało się w czasie. O ile na początku XIX w. miał on znaczenie podrzędne, to w drugiej połowie stulecia stał się jednym ze sprawnie funkcjonujących lokalnych centrów botanicznych na terenie środkowej Europy. W skali krajowej Uniwersytet Jagielloński był w drugiej połowie XIX w. ośrodkiem pierwszoplanowym, przyciągającym studentów i młodych pracowników naukowych z wszystkich trzech zaborów.

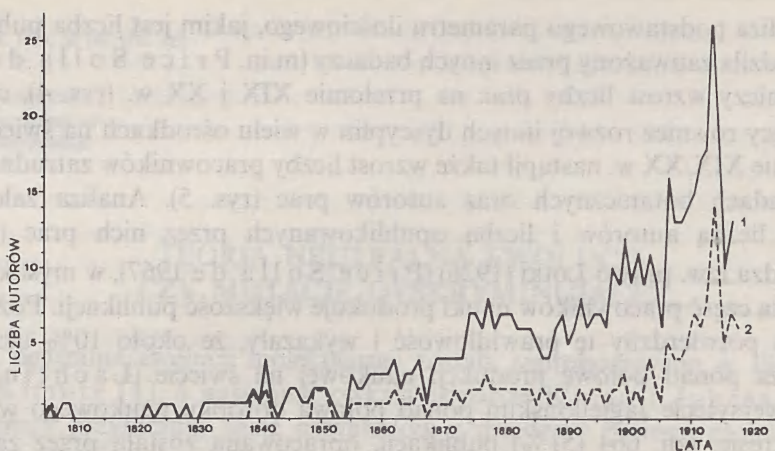
6. ANALIZA DANYCH ILOŚCIOWYCH

Jak wynika z powyższych rozważań, dzieje botaniki w Uniwersytecie Jagiellońskim mogą dostarczyć wielu interesujących danych służących ogólniejszej refleksji nad nauką. Rozwijająca się dynamicznie na świecie interdyscyplinarna dziedzina badań — naukoznawstwo (science of science), stawiająca sobie za cel poszukiwanie prawidłowości rozwoju nauki jako dziedziny poznania (m.in. Dobrow 1969, Nalimow, Mulczenko 1971), cechuje się obecnie bogactwem myśli teoretycznej, przy niedoborze materiału faktograficznego z historii poszczególnych dyscyplin.

Jednym z podstawowych zagadnień współczesnego naukoznawstwa jest poszukiwanie ilościowych wskaźników rozwoju nauki, które pozwoliłyby na syntetyczne ujęcie niektórych aspektów jej przemian w czasie. W toku poszukiwań archiwalnych i bibliograficznych nad historią botaniki w Uniwer-

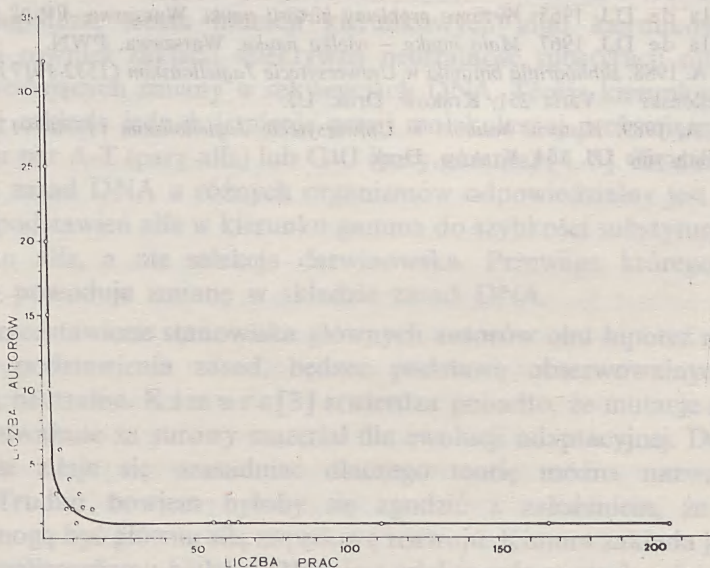


Rys. 4. Liczba prac (wykres kumulacyjny) opublikowanych w latach 1806-1917: 1 — liczba wszystkich prac (L), 2 — liczba prac naukowych (N), 3 — liczba prac naukowych oryginalnych (NO)



Rys. 5. Liczba autorów prac w poszczególnych latach: 1 — liczba wszystkich autorów, 2 — liczba autorów nie związanych etatowo z katedrami botanicznymi

sytecie Jagiellońskim w latach 1780-1917 zgromadzono następujące dane ilościowe: liczba publikacji (Z e m a n e k 1988), liczba pracowników i autorów prac, doktoratów i habilitacji, zestawiono też wskaźniki wydajności pracy naukowej (W — średnia roczna liczba publikacji, WN — średnia roczna liczba publikacji naukowych, WNO — średnia roczna liczba publikacji naukowych oryginalnych dla poszczególnych katedr (tab. 2) oraz uczonych o największej produktywności naukowej (tab. 3).



Rys. 6. Zależność między liczbą autorów i liczbą opublikowanych przez nich prac

Analiza podstawowego parametru ilościowego, jakim jest liczba publikacji, potwierdziła zauważony przez innych badaczy (m.in. Price Solla de 1965) wykładniczy wzrost liczby prac na przełomie XIX i XX w. (rys. 4), charakteryzujący również rozwój innych dyscyplin w wielu ośrodkach na świecie. Na przełomie XIX/XX w. nastąpił także wzrost liczby pracowników zatrudnionych w zakładach botanicznych oraz autorów prac (rys. 5). Analiza zależności między liczbą autorów i liczbą opublikowanych przez nich prac (rys. 6) potwierdza tzw. prawo Lotki (1926) (Price Solla de 1967), w myśl którego niewielka część pracowników nauki produkuje większość publikacji. Późniejsze badania potwierdziły tę prawidłowość i wykazały, że około 10% uczonych wytwarza ponad połowę produkcji naukowej na świecie (Łachtin 1972). W Uniwersytecie Jagiellońskim ponad połowa dorobku naukowego w badanym okresie, tzn. 664 (51%) publikacji, opracowana została przez zaledwie pięciu (4,8%) badaczy (P.J. Brzeziński, E. Godlewski, E. Janczewski, M. Raciborski, J. Rostafiński) (tab. 3).

LITERATURA

- Dobrow G.M. 1969. *Wstęp do naukoznawstwa*. Warszawa, PWN.
- Łachtin G.A. 1972. *Taktyka nauki*. Warszawa, PWN.
- Nalimow W., Mulczenko Z. 1971. *Naukometria*. Warszawa, Wydaw. Nauk.-Techn.
- Piekiełko A. 1983. *Historia Ogrodu Botanicznego Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie*. Uniwersytet Jagielloński — Varia 164, Kraków, Druk. UJ.
- Price Solla de D.J. 1965. *Węzłowe problemy historii nauki*. Warszawa, PWN.
- Price Solla de D.J. 1967. *Mała nauka — wielka nauka*. Warszawa, PWN.
- Zemanek A. 1988. *Bibliografia botaniki w Uniwersytecie Jagiellońskim (1532-1917)*. Uniwersytet Jagielloński — Varia 251, Kraków, Druk. UJ.
- Zemanek A. 1989. *Historia botaniki w Uniwersytecie Jagiellońskim (1780-1917)*. Rozprawy Habilitacyjne UJ. 164, Kraków, Druk. UJ.

STANISŁAW CEBRAT
Uniwersytet Wrocławski
Instytut Mikrobiologii
Wrocław

TEORIA NEUTRALNA EWOLUCJI CZY MUTACJE Dyskryminujące?

Teoria neutralna ewolucji molekularnej została zaproponowana w 1968 roku przez Kimurę [1], a następnie zyskała poparcie Kinga i Jukesa [2]. Jej zwolennicy przytaczają wiele przykładów z dziedziny biologii molekularnej, które ich zdaniem popierają jej założenia. Doszło nawet do powstania dwóch obozów wśród ewolucjonistów: obozu neutralistów i selekjonistów. Głównym rzecznikiem neutralistów pozostaje nadal autor teorii — Kimura. Według niego, „teoria neutralna (bardziej precyzyjnie, hipoteza mutacji neutralnych i dryftu genetycznego) mówi, że znaczna większość zmian ewolucyjnych na poziomie molekularnym jest spowodowanych nie przez selekcję darwinowską działającą na korzystne mutanty, ale przez przypadkowe utrwalenie selektywnie neutralnych albo niemal neutralnych mutantów” [3]. Teoria opiera się więc na dwóch podstawowych założeniach: 1) funkcjonalnie neutralne zmiany w genomie powodowane substytucjami nukleotydów nie podlegają darwinowskiej selekcji, 2) zmiany są utrwalane w populacjach dzięki działaniu dryftu genetycznego [3].

Inna hipoteza, teoria mutacji kierunkowych albo kierunkowej presji mutacyjnej również zakłada selektywną neutralność substytucji nukleotydowych, powodujących zmiany w sekwencjach DNA. Teoria kierunkowej presji mutacyjnej zakłada jednak istnienie presji molekularnej preferującej mutacje w kierunku par A-T (pary alfa) lub G-C (pary gamma) [4, 5]. Za duże różnice w składzie zasad DNA u różnych organizmów odpowiedzialny jest stosunek szybkości podstawień alfa w kierunku gamma do szybkości substytucji gamma w kierunku alfa, a nie selekcja darwinowska. Przewaga któregoś z tych kierunków powoduje zmianę w składzie zasad DNA.

Dwa przedstawione stanowiska głównych autorów obu hipotez mówią, że mutacyjne podstawienia zasad, będące podstawą obserwowalnych zmian w DNA są neutralne. Kimura [3] stwierdza ponadto, że mutacje neutralne mogą być uważane za surowy materiał dla ewolucji adaptacyjnej. Dopiero to stwierdzenie zdaje się uzasadniać dlaczego teorię można nazwać teorią ewolucji. Trudno bowiem byłoby się zgodzić z założeniem, że mutacje neutralne mogą być główną siłą napędową rozwoju. Kimura zakłada jeszcze, że większość polimorfizmu białek i DNA jest selektywnie neutralna, i że jest ona utrzymywana w gatunkach jedynie na skutek pojawiania się mutacji spon-

tanicznych, równoważonych ich przypadkową eliminacją. Na podstawie tych dwóch ostatnich założeń Kimury słuszne byłoby wysunięcie tezy, że wszystkie gatunki (może z wyjątkiem geparda) ukrywają swoje potencjalne możliwości ewolucyjne czekając na „swoją czas”. W pracy tej postaram się wykazać, że teza ta jest błędna.

Połączenie obserwacji, zebranych przez zwolenników tych dwóch teorii może wytłumaczyć wiele nie wyjaśnionych dotychczas problemów w ewolucjonizmie. Warunkiem jest jednak odrzucenie założenia, że mutacje ciche, będące podstawową klasą substytucji, na które powołują się obie teorie, są mutacjami neutralnymi. Mutacje ciche są to głównie mutacje w trzeciej pozycji kodonów, które z definicji nie zmieniają sensu kodonu. Zaskakująca jest w tym względzie właściwość kodu genetycznego. W trzech pozycjach kodonów możliwych jest 64 tranzykcji, to jest mutacji zamieniających purynę na inną purynę lub pirymidynę na inną pirymidynę. Każda z nich przesuwa skład zasad DNA w kierunku wyższego GC lub wyższego AT, a więc każda z tych substytucji może realizować presję mutacyjną w kierunku zmiany składu zasad DNA, jak to zakłada teoria presji kierunkowej, ale z tych 64 mutacji tylko dwie zmieniają sens kodonów!

Dowodem na to, że mutacje ciche nie są neutralnymi jest fakt nieprzypadkowego rozkładu używalności kodonów synonimowych. Gdyby mutacje ciche, prowadzące do zmiany jednego kodonu synonimowego na inny były faktycznie neutralne, należałoby się spodziewać, że rozkład używalności kodonów synonimowych będzie przypadkowy. Tak jednak nie jest. Obserwuje się wyraźnie nielosowy rozkład używalności kodonów, charakterystyczny dla danego taksonu. Zupełnie niejasne jest tłumaczenie tego zjawiska przez Kimurę [3], który wręcz uważa je za poparcie dla swojej hipotezy. Posługuje się on wyjaśnieniem zjawiska podanym przez Ikemurę [6]. Okazało się, że związane jest ono z niejednakową reprezentacją poszczególnych klas izoakceptorowego tRNA w puli tRNA komórkowego. Stwierdzono przy tym silną korelację między liczbą kopii białka kodowanego przez dany gen w komórce a zgodnością częstości występowania kodonów w tym genie ze średnią używalnością kodonów w danym organizmie [6, 7]. Ikemura tłumaczy to w ten sposób, że dla białek, które powinny być obecne w komórce w wielkiej liczbie kopii jest bardzo ważne, aby kodujący je gen używał kodonów, dla których tRNA odczytujący byłby w maksymalnym relatywnym stężeniu. W związku z tym, presja na taki skład kodonów dla genów innych, które kodują białka obecne w komórce w niewielkiej liczbie kopii jest znacznie słabsza, w rezultacie ich struktura kodonowa nie liczy się w tym stopniu z wykorzystywaniem kodonów częściej reprezentowanych w puli tRNA. Wydaje się jednak, że takie stwierdzenie jest uproszczeniem. Należy raczej stwierdzić, że presja selekcyjna działa na wszystkie geny, dążąc do ustalenia ich szybkości translacji na poziomie optymalnym dla innych poziomów kontrolujących liczbę kopii produktu danego genu. Właśnie ta presja, na ustano-

wienie właściwej kontroli genu powoduje nieprzypadkowy rozkład używalności kodonów. Zresztą, niezależnie jakiej natury byłby czynnik powodujący nielosowy rozkład używalności kodonów, należało założyć istnienie czynnika eliminującego pewne mutacje ciche, nie można więc było zakładać ich neutralności, jak uczynili to Kimura i Sueoka [3, 5].

Dlaczego więc bezsprzecznie znacznie więcej mutacji jest akceptowanych w pozycjach cichych niż w pozycjach zmieniających sens? Ponieważ w ramach kontroli szybkości translacji gen ma znacznie więcej stopni swobody niż tkwi ich w możliwościach zmian struktury pierwszorzędowej białka. Ta sama szybkość translacji może być realizowana przez wiele możliwych do zrealizowania układów kodonów o takim samym znaczeniu. Nawet Kimura [3] twierdzi, że mutacja cicha powoduje jedynie nieznaczne odchylenie szybkości translacji transkryptu danego genu. Można ponadto dodać, że istnieje wiele potencjalnych, wewnątrzgenowych mutacji supresorowych, które mogą przywracać pierwotną szybkość translacji. Takie zbalansowane mutacje stwierdzono w obrębie genów operonu tryptofanowego *Escherichia coli* i *Salmonella typhimurium* [8, 9]. Geny te należy zaliczyć właśnie do klasy genów dających średnią liczbę produktów w komórce. Jak już powiedziano, mutacje ciche należą głównie do klasy tranzycji, a tranzycje są częstszą klasą substytucji w porównaniu z transwersjami i to nie tylko dlatego, że są łatwiej akceptowane, ale również dlatego, że mechanizm replikacji i być może również mechanizmy naprawcze łatwiej tolerują błędy typu tranzycji. Należy jednak równocześnie pamiętać, że to głównie tranzycje realizują kierunkową presję mutacyjną na zmianę składu zasad DNA. A więc najłatwiejszy sposób realizacji kierunkowej presji mutacyjnej to zamiana kodonów na ich synonimowe odpowiedniki. Nie są to jednak zamiany neutralne. Powodują one zmianę szybkości translacji transkryptów.

Logiczne się wydaje, że najwięcej stopni swobody w realizacji właściwej szybkości translacji mają geny o średniej wydajności translacji. Geny o skrajnych wydajnościach translacji powinny mieć mniej stopni swobody, a więc powinny znacznie gorzej tolerować obciążenie mutacjami cichymi — w rezultacie, w takich genach powinno się obserwować znacznie wolniejsze tempo ich gromadzenia. Właśnie takie zjawisko zostało zaobserwowane [6, 7, 8, 9]. Kimura nie znalazł sposobu na interpretację tych danych zgodnie ze swoją teorią, jedynie starał się udowodnić, że dane te są niezgodne z oczekiwaniami selekjonistów, ponieważ, jego zdaniem, przy większej presji na dużą szybkość translacji, selekcyjniści powinni oczekiwać większej częstości substytucji — nie wyjaśnił jednak dlaczego.

Zmiany w szybkości translacji muszą w istotny sposób zmieniać stężenie produktów genów o zmienionym składzie kodonów. Jak wykazano, dotyczy to przede wszystkim genów o ekstremalnym składzie kodonów (genów „szybkich” i „wolnych”, mających mniej stopni swobody). W tej kategorii genów znajdują się głównie geny regulatorowe. Stężenie ich produktów w komórkach jest na

ogół bardzo niskie. Również geny o bardzo dużej liczbie kopii ich produktów w komórce można zaliczyć do tej kategorii. Niewątpliwie do tej grupy należy na przykład zaliczyć gen *rpsU* *Enterobacteriaceae*, którego produkt pełni kluczową rolę w inicjacji translacji, a który należy do genów o wyjątkowo dużej ekspresji i wyjątkowo małej zdolności akceptowania mutacji cichych [9]. Nawet jeżeli produkty genów „szybkich” pełnią funkcje enzymatyczne, nie związane w sposób wyraźny z kontrolą metabolizmu lub różnicowania, to można założyć, że szybka odpowiedź, synteza dużej liczby cząsteczek danego białka jest istotna dla prawidłowej reakcji organizmu na zmieniające się warunki środowiska wewnętrznego lub zewnętrznego, co za tym idzie pełni funkcję kontrolną. Zmiana szybkości translacji genów o ekstremalnym składzie kodonów nie może być kompensowana w bezpośredni sposób innymi systemami kontrolnymi tych genów. Musi więc być kompensowana innymi zmianami sieci kontrolnej organizmu. Z teorii informacji wynika, że taka presja na sieć kontrolną układu w homeostazie może być kompensowana bez rozchwieiania układu jedynie przez przesunięcie równowagi dynamicznej układu na inny poziom. W języku ewolucjonisty można to powiedzieć następująco: kierunkowa presja mutacyjna powoduje stałą presję na całą sieć regulatorową organizmu. Wysoko zorganizowany organizm ma jednak olbrzymią tolerancję homeostatyczną powodującą, że ma on zdolność zachowania swej integralności nawet na innym poziomie kontroli — ma on możliwość istnienia nawet w formie odbiegającej znacznie od formy wyjściowej — w formie innego organizmu. Obserwowalnym efektem takich zmian jest wrażenie zsynchronizowanej ewolucji. Przesunięcie homeostazy organizmu na inny poziom stwarza bowiem wrażenie równoczesnej zmiany kontroli w wielu węzłach kontrolnych, co jest prawdą, ale nie musi być konsekwencją zmian mutacyjnych w tych węzłach ale jedynie rezultatem wewnątrzsystemowego, adaptacyjnego dopasowania systemów regulacyjnych organizmu. Czy właśnie taki efekt mutacji cichych należy określać zmianami neutralnymi?

Mechanizmy powodujące kierunkową presję mutacyjną mogą być różne [12], ale wydaje się słuszne założenie, że są to głównie ograniczenia natury fizykochemicznej systemu replikacyjnego, zmiany podaży dezoksyrybonukleotydów w komórce lub zmiany w relatywnych stężeniach izoakceptorowych tRNA w ogólnej puli komórkowej. F i l i p s k i [13] stwierdził, że chromosomy u kręgowców wykazują regionalne różnice w składzie zasad i proponuje on, że może to być związane z różnymi skłonnościami polimeraz do wbudowywania błędnych zasad. Dane te potwierdzają również wyniki badań nad polimerazą skłonną do błędnej syntezy (error — prone), która ma wybitne skłonności do popełniania błędów typu tranzykcji [14]. Stosunek tranzykcji do transwersji w błędnych podstawieniach tej polimerazy wynosi 20:1. Wydaje się więc, że organizmy dysponują odpowiednimi, wyspecjalizowanymi mechanizmami, które pozwalają im wybiórczo odpowiadać na presję mutacyjną właśnie zmianami typu tranzykcji. Z natury czynników wywołujących presję mutacyjną

wynika, że może ona ulegać większym lub mniejszym fluktuacjom w czasie, zależnym zarówno od zewnętrznych, jak i wewnętrznych warunków. Hipoteza ta może więc tłumaczyć lokalne nieciągłości ewolucyjne — silna, krótkotrwała lub stała, jednokierunkowa presja mutacyjna powoduje silne tendencje radiacyjne. Na krótkich odcinkach czasowych, w małych taksonach można się spodziewać znacznych różnic w presjach mutacyjnych, powodujących znaczne nieregularności zegara molekularnego. Takie nieregularności wykazał B r i t t e n [15], porównując niepowtórzone sekwencje niektórych taksonów.

Im bardziej zorganizowany układ — bardziej skomplikowana sieć regulacyjna, tym większa podatność na ewolucję „zależną od systemów regulatorowych”. I odwrotnie, przy słabo rozbudowanej sieci kontrolnej organizmu ma on mniejszą tolerancję na zmiany w niej i pociągają one za sobą bardziej destrukcyjne skutki. Tym można wytłumaczyć, dlaczego substytucje w pozycjach cichych są znacznie wolniej akceptowane w organizmach o słabo rozbudowanej sieci regulatorowej, jeżeli szybkość tę przeliczać na liczbę generacji, (na przykład porównanie szybkości substytucji u bakterii i eukariotów [16]).

Czytelnik, dla którego zmienność organizmów na poziomie molekularnym nie jest zjawiskiem bliżej znanym, mógłby odnieść wrażenie, że cała zmienność organizmów ograniczona jest do zmian opisanych powyżej i że organizm w związku z tym wykształcił jedynie takie systemy, które pozwalają mu na odpowiednią reakcję na presję mutacyjną związaną ze składem zasad DNA. Pogląd taki byłby bardzo uproszczony. Organizmy mają inne, niezwykle sprawne mechanizmy generujące specyficzną zmienność tylko w niektórych regionach genomów i tylko w niektórych fazach różnicowania genomów. Takim przykładem może być supermutabilność regionu zmiennego przeciwciała po indukcji dojrzałego limfocytu antygenem. W tym przypadku mamy do czynienia ze zjawiskiem całkowicie odmiennym niż omawiane w tej pracy. Zmiany w regionie zmiennym — chociaż równie często punktowe i typu substytucji — są znacznie częściej typu transwersji i powodują zamianę aminokwasu kodowanego przez zmieniony kodon. Taki jest bowiem cel tych zmian — zmienić sekwencję aminokwasów w kluczowych punktach, odpowiedzialnych za wiązanie antygeny, aby zwiększyć powinowactwo przeciwciała do konkretnego już antygeny, co w sposób istotny wiąże się z efektywnością obrony organizmu przed inwazją [17].

Powyższe rozważania z jednej strony poddają w wątpliwość słuszność założenia K i m u r y, że większość polimorfizmu organizmów jest wynikiem zmian neutralnych, z drugiej jednak strony zdają się popierać tezę M a t s u n o [18], że integralną częścią organizmu musi być system generujący zmiany. System ten, jak każdy inny system w organizmie, musi ulegać ewolucji. Nielogiczne byłoby więc przyjęcie założenia, że jest on ciągle jeszcze prymitywny i działa całkowicie przypadkowo.

Wracając jednak do teorii neutralnej K i m u r y. Stworzyła ona aparat matematyczny, który opisuje obserwowalną zmienność organizmów, opierając się na założeniu, że olbrzymia jej część nie podlega selekcji. Dobra teoria powinna być falsyfikowalna. Powinna więc wskazać, jak powinien wyglądać polimorfizm w obrębie gatunków i jakich różnic należałoby oczekiwać, gdyby jej założenia okazały się fałszywe. Tymczasem K i m u r a stara się wykazać, że zjawiska, które nie są wytłumaczalne w teorii neutralnej, również nie są wytłumaczalne w teorii selekcji naturalnej, co nie zawsze jest prawdą [3]. Pierwotnie, poparciem dla teorii neutralnej był pogląd, że szybkość gromadzenia mutacji „neutralnych” jest stała. Obecnie wiadomo, że pod tym względem różnice międzygatunkowe, między regionami chromosomów i między poszczególnymi genami mogą być znaczne [19] — nie mogą więc być neutralne czynniki powodujące powstawanie tych różnic. Ponadto brak stwierdzenia bezpośredniej presji selekcyjnej (zewnętrznej) nie świadczy o braku presji w ogóle. Istnieje bowiem presja selekcyjna na poziomie molekularnym, która właśnie decyduje o powstawaniu i zachowaniu nieprzypadkowych zmian mutacyjnych w DNA, których (nawet jeśli nie wpływają w sposób istotny na rozrodczość organizmu) nie możemy nazwać neutralnymi, ponieważ wpływają na jego fenotyp, zmieniając po prostu poziom jego równowagi dynamicznej.

Ponieważ ewolucyjnie ustalona szybkość translacji, zależna od składu kodonów genu, nazywa się dyskryminacją, wydaje się słuszniejsze określenie mutacji cichych mutacjami dyskryminującymi, a nie neutralnymi.

LITERATURA

1. Kimura M. 1968, *Evolutionary rate at the molecular level*. Nature 217, 624-626.
2. King J. L., Jukes T. H. 1969, *Non-Darwinian evolution*. Science 164, 788-798.
3. Kimura M. 1986, *DNA and the neutral theory*. W: *The evolution of DNA sequences*. The Royal Society. London, 1986.
4. Sueoka N. 1986, *The genetic basis of variation and heterogeneity of deoxyribonucleic acid (DNA) base composition*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 48, 582-592.
5. Sueoka N. 1988, *Directional mutation pressure and neutral molecular evolution*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 85, 2653-2657.
6. Ikemura T. 1981, *Correlation between the abundance of Escherichia coli transfer RNAs and the occurrence of the respective codons in its protein genes*. J. Mol. Biol. 146, 1-21.
7. Ikemura T. 1985, *Codon usage and tRNA content in unicellular and multicellular organisms*. Molec. Biol. Evol. 2, 13-34.
8. Miyata T. 1982, *Evolutionary changes and functional constraints in DNA sequences*. W: *Molecular evolution, protein polymorphism and the neutral theory*. (red. M. Kimura), s. 233-266, Berlin, Springer-Verlag.
9. Ericson B. D., Burton Z. F., Watanabe K. K., Burgess R. R. 1985, *Nucleotide sequence of the rpsU-dnaG-rpoD operon from Salmonella typhimurium and a comparison of this sequence with the homologous operon of Escherichia coli*. Gene 40, 67-78.
10. Yanofsky C., Van Cleemput M. 1982, *Nucleotide sequence of trpE of Salmonella typhimurium and its homology with the corresponding sequence of Escherichia coli*. J. Mol. Biol. 155, 235-246.

11. Horowitz H., Van Arsdell J., Platt T. 1983, *Nucleotide sequence of the trpD and trpC genes of Salmonella typhimurium*. J. Mol. Biol. 169, 775-779.
12. Osawa S., Jukes T. H. 1988, *Evolution of the genetic code as affected by anticodon content*. Trends in Genetics 4, 191-198.
13. Filipiński J., 1987, FEBS Lett. 217, 184-186, cyt. za [12].
14. Kunkel T. A., 1988, *Exonucleolytic proofreading*. Cell 53, 837-840.
15. Britten R. J., 1986, *Rates of DNA sequence evolution differ between taxonomic groups*. Science 231, 1393-1398.
16. Wilson A. C., Ochman H., Prager E. M. 1987, *Molecular time scale for evolution*. Trends in Genetics 3, 241-247.
17. Maizels N., 1989, *Might gene conversion be the mechanism of somatic hypermutation of mammalian immunoglobulin genes?* Trends in Genetics 5, 4-8.
18. Matsuno K., 1984, *Open systems and the origin of protoreproductive units. Beyond neo-Darwinism*, Wyd. Mae-Wan Ho i P. T. Saunders.
19. Cebrat S., *Zegar molekularny – mechanizmy odpowiedzialne za jego nieregularność* (manuskrypt przygotowany do druku).

KAROL SABATH

Zakład Paleobiologii PAN
WarszawaKONTROWERSJE WOKÓŁ POWSTANIA
LOTU AKTYWNEGO U KRĘGOWCÓW

Tekst poniższy stanowi próbę poznania polskiego czytelnika z toczącymi się współcześnie sporami na temat przyczyn i mechanizmów, które doprowadziły do opanowania aktywnego lotu przez trzy niezależne grupy kręgowców: pterozaurow, ptaki i nietoperze. W szczególności rozważania te dotyczą pochodzenia lotu ptaków oraz stopnia opanowania umiejętności lotu trzepoczącego przez formy wymarłe (praptaka oraz pterozaurow).

Odtworzenie sposobu lokomocji zwierząt znanych wyłącznie ze skamieniałych szczątków stanowi trudny problem dla paleontologów i wymaga interdyscyplinarnych badań, wykorzystujących dorobek paleontologii, anatomii funkcjonalnej (Konstruktionsmorphologie), mechaniki, hydro- i aerodynamiki, etologii, paleoekologii i innych dziedzin nauki. Jednocześnie jednak zagadnienie to fascynuje wielu badaczy i pobudza wyobraźnię licznych przyrodników, co odzwierciedla rosnąca liczba publikacji na temat lokomocji wymarłych zwierząt.

Stosunkowo najłatwiej odtworzyć sposoby poruszania się organizmów lądowych i wodnych, poruszających się po dnie — dysponując skamieniałymi szczątkami organizmów oraz śladami pozostawionymi w podłożu (ichnofosyliami) można określić długość kroku, rodzaj pełzania, chodu, biegu lub skoków a także oszacować szybkość poruszania się.

Trudniej natomiast zrekonstruować sposób poruszania się zwierząt wodnych i latających należących do grup całkowicie wymarłych. Mimo braku zapisu ruchu (skamieniałych śladów) i utrudnionego wnioskowania przez analogię ze współczesnymi formami, pojawia się coraz więcej prac z tego zakresu. Warto wspomnieć tu liczne publikacje grupy badaczy z Tybingi, poświęcone analizie sposobów ruchu mezozoicznych gadów morskich (por. [1], [2]).

ZNACZENIE ADAPTACYJNE LOTU

Przystosowanie do lotu spadochronowego lub ślizgowego, przynajmniej w pewnych stadiach ontogenezy napotykamy u licznych roślin wiatropylnych i wiatrosiewnych oraz w wielu grupach zwierząt, gdzie powstały niezależnie od siebie, np. ryby latające (*Exocoetidae*), żaby latające (*Rhacophoridae*), węże

latające (*Chrysopelea*), jaszczurki latające (*Draco*, *Ptychozoon*), latawce (*Cynocephalus*), latające torbacze (*Petaurus* i *Schoinobates*) i gryzonie (*Anomaluridae*, *Petauristinae*). Pojawienie się tego typu przystosowań wiąże się zwykle z dość ażurowym typem lasu; lasy tropikalne o gęstszej strukturze, obfitującej w pnącza w wyższych warstwach roślinnych sprzyjają raczej powstawaniu form o czepnych ogonach niż szybujących [3].

Opanowanie lotu ślizgowego wymaga stosunkowo niewielkiej modyfikacji budowy, polegającej na zwiększeniu powierzchni ciała (np. przez fałdy skórne), a daje wyraźne korzyści w postaci skutecznej ucieczki przed drapieżnikiem (i szybkiego poruszania się w górnej warstwie lasu bez konieczności schodzenia na ziemię i wspinania się po pniu kolejnego drzewa). Tego rodzaju przystosowania pojawiały się więc nie tylko często, ale i wcześnie w dziejach kręgowców lądowych. Już z permu i triasu znane są formy gadów przystosowane do lotu ślizgowego dzięki powierzchni lotnej opartej na żebrach (*Icarosaurus*, *Daedalosaurus*, *Kuehneosaurus*, *Weigeltisaurus*) [4] lub na rozpostartych kończynach (*Sharovipteryx* = *Podopteryx*), a być może także używające w tym celu specjalnych, wydłużonych łusek (*Longisquama*) [5] [6]. A przecież leśne środowisko, w którym żyją zwierzęta ślizgające się z drzewa na drzewo, nie sprzyja fosylizacji ich szczątków. Stąd można przypuszczać, że liczba linii filogenetycznych, których przedstawicielom udało się niezależnie od siebie opanować lot ślizgowy mogła być znacznie większa.

Lot aktywny wymaga jednak znacznie poważniejszej przebudowy anatomicznej oraz zmian fizjologicznych związanych z zapewnieniem odpowiedniej mocy mięśni, a więc i odpowiednio wysokiego poziomu metabolizmu. Dlatego też opanowanie tego sposobu ruchu udało się w dziejach życia na ziemi tylko czterokrotnie — kolejno: owadom, pterozaurom (gadam latającym), ptakom i nietoperzom. A jednak organizmy zdolne do lotu, przynajmniej w jakimś stadium swego życia, tworzą większość współczesnych gatunków. Oczywiście mowa tu przede wszystkim o owadach, ale także wśród kręgowców lądowych ptaki są najliczniejszą gromadą, a spośród ssaków nietoperze zajmują drugie po gryzoniach miejsce pod względem liczebności gatunków. Jakże zatem korzyści daje ten trudny sposób lokomocji, sprawiające, że wszystkie trzy żyjące do dziś grupy zwierząt latających aktywnie osiągnęły tak duży sukces ewolucyjny, mierzony liczbą gatunków?

Do korzyści przystosowawczych płynących z aktywnego lotu można zaliczyć:

- możliwość ucieczki przed nielatającymi drapieżnikami;
- dostęp do bogatych zasobów pokarmu, niedostępnych dla innych zwierząt (kwiaty i owoce na cienkich pędach, latające owady) lub łatwiejszych do wypatrzenia z powietrza (ryby, gryzonie);
- łatwość skutecznego i szybkiego poszukiwania pożywienia i schronienia;
- ułatwienie sezonowych migracji na tereny o lepszych warunkach klimatycznych, lęgowych i zasobniejsze w pokarm;

— zwiększenie zasięgu geograficznego dzięki zdolności pokonywania dużych odległości i barier geograficznych (łańcuchów górskich, pustyń, przeszkód wodnych) [7].

Należy przy tym przypomnieć, że koszt transportu drogą powietrzną jest niski. Wprawdzie zużycie energii w jednostce czasu jest wysokie, ale ze względu na większą szybkość i możliwość skrócenia drogi zwierzę lecące zużywa ok. dwukrotnie mniej energii na pokonanie danej odległości w porównaniu ze zwierzęciem biegnącym [8, 9]. Jeszcze mniej energii zużywa zwierzę szybujące dzięki korzystnym prądom powietrznym.

JAK DOSZŁO DO POWSTANIA KRĘGOWCÓW AKTYWNIIE LATAJĄCYCH?

Zagadnienie pojawienia się zdolności do lotu u kręgowców stanowi punkt sporny. Ponieważ nietoperze znane są w stanie kopalnym wyłącznie z form już bardzo zbliżonych do współczesnych *Microchiroptera*, uwaga naukowców skupia się na pterozaurach i ptakach (specjalną pozycję zajmuje w tych rozważaniach archeopteryks, będący jedyną znaną formą przejściową o zaczątkowych zdolnościach lotu).

Do najbardziej kontrowersyjnych — obok zagadnień filogenetycznych [10] — należy dylemat: czy lot rozwinął się u form nadrzewnych czy naziemnych, biegających. Obie teorie — znane jako arborealna i kursorialna — mają długą tradycję i licznych zwolenników.

Za twórcę hipotezy arborealnej uważany jest słynny paleontolog amerykański Othniel Charles Marsh (opisał on m. in. uzębione ptaki kredowe i wielkiego gada latającego — pteranodona). Wyraził on w 1880 r., a więc 19 lat po odkryciu pierwszego szkieletu archeopteryksa, przypuszczenie, iż w rozwoju gadzich przodków ptaków istniało stadium nadrzewne, a lot aktywny wykształcił się z lotu ślizgowego. Wydłużające się łuski na piórach i ogonie służyłyby takiej formie przejściowej do wydłużania skoków z gałęzi na gałąź i z drzewa na drzewo. Takie wyobrażenie o hipotetycznym przodku ptaków, nazwanym *Proavis*, zdobyło sobie rangę hipotezy kanonicznej na prawie sto lat.

Jednak jeszcze w 1879 r. bliski współpracownik Marsha, Samuel Wendell Williston zaproponował inny wariant pochodzenia lotu. Według niego przodek ptaków był naziemnym zwierzęciem biegającym, wzbijającym się do długich skoków ze stoków wzgórz i skarp. Niezależnie od niego w 1907 r. baron Franz von Nopcsa wysunął tezę, że przodek ptaków używał ruchów opierzonych przednich kończyn do przyspieszania biegu. Aerodynamiczna niemożność takiego rozwiązania stała się głównym powodem odrzucenia hipotezy kursorialnej na wiele dziesięcioleci.

Odżyła ona w 1975 roku za sprawą Johna Ostroma, amerykańskiego paleontologa, który 3 lata wcześniej odkrył w Muzeum Teylera w Haarlemie piąty okaz archeopteryksa, błędnie opisany przez jego odkrywcę, Hermanna

von Meyera, jako *Pterodactylus crassipes* (ponieważ okaz ten został opisany w 1857 r., a więc na trzy lata przed odkryciem pierwszego szkieletu opisanego pod nazwą *Archaeopteryx lithographica*, nazwa gatunkowa *crassipes* powinna mieć priorytet; nazwa rodzajowa *Pterodactylus* została wprowadzona jeszcze przez Cuviera w końcu XVIII wieku dla gada latającego). Ostrom zaproponował mianowicie „hipotezę biegającego drapieżnika” (cursorial predator theory), według której archeopteryks był biegającym drapieżnym dinozaurem używającym swych opierzonych przednich kończyn do strącania latających owadów (zob. [11]). Rekonstrukcja Ostroma przedstawiała jednak praptaka z nienaturalnie wyprostowanymi nadgarstkami, ponadto skrzydło opatrzone nieprzepuszczalnymi dla powietrza piórami byłoby całkowicie nieskuteczne w roli „siatki na motyle”, powodując wiry powietrza odpychające owada, zaś same pióra byłyby narażone na uszkodzenia mechaniczne. Dlatego też, o ile powszechnie zaakceptowano powrót do powiązania filogenetycznego praptaka z dinozaurami drapieżnymi (*Theropoda*, *Coelurosauria*) zamiast z tekodontami, o tyle jednak sam Ostrom wycofał się z głoszenia wymyślnego przez siebie mechanizmu powstania trzepoczących ruchów skrzydeł z uderzenia nimi w owady.

Niedawno do sporu włączyli się trzech profesorowie z uniwersytetu w Flagstaff (Arizona): biolog Russel P. Balda, chemik Gerald Caple i fizyk William R. Wallis. Rozpatrzyli oni fizyczne uwarunkowania przejściowych stadiów lotu i wartości przystosowawcze poszczególnych zmian morfologicznych oraz etologicznych i opowiedzieli się za zmodyfikowanym wariantem hipotezy kursorialnej [12]. Przeprowadzili też krytyczną analizę scenariusza arborealnego [13], wykazując jego luki.

Sądzę, że warto pokrótce przedstawić ich tok rozumowania, przynajmniej w pierwszej z cytowanych prac.

HIPOTEZA ARBOREALNA W UJĘCIU CAPLE'A, BALDY I WILLISA

Autorzy zaczęli od oszacowania bilansu energetycznego drobnego biegającego drapieżnika, aby ustalić jego optymalną strategię polowania na owady, stanowiące od karbonu bogate źródło białka dla kręgowców. Empiryczny wzór podany przez T a y l o r a w 1977 r. określa energię rozwijaną przez zwierzę o masie m [kg], biegnące z prędkością v [m/s], w przeliczeniu na jednostkę masy:

$$W = (11,5m^{-0,24}) v + 5,6m^{-0,28} \left[\frac{W}{\text{kg}} \right].$$

Biegając zwierzę zużywa w czasie t [s] energię równą mWt . Praca zużywana na podtrzymanie ciała o masie m przez czas t wynosi $mg t \left[\frac{N}{s} \right]$, gdzie g oznacza

przyspieszenie ziemskie. Zatem, przyjmując dla uproszczenia, że cała energia biegu służy utrzymaniu ciała nad ziemią, w przeliczeniu na $1 \frac{N}{s}$ zwierzę wydatkuje W/g dżuli. Zmiana pędu podczas skoku na wysokość h pozwala obliczyć potrzebny impuls siły:

$$mv = m \sqrt{2gh} \left[\frac{N}{s} \right],$$

a więc podczas skoku zwierzę zużywa energię E w ilości:

$$E = \frac{W}{g} m \sqrt{2gh} [J].$$

Całkowita energia zużyta przez drapieżnika o masie m w czasie pogoni trwającej t sekund i zakończonej skokiem na wysokość h wyniesie więc:

$$E = mWt + \frac{W}{g} m \sqrt{2gh} [J].$$

Caple, Balda i Willis przyjęli następujące parametry, charakteryzujące modelowego gada: $v = 3 \frac{m}{s}$, $m = 0,1$ kg, wysokość 15 cm. Zatem w ciągu

sekundy może on dobiec do owada znajdującego się w dowolnym punkcie walca o promieniu podstawy 3 m i wysokości 15 cm, zużywając 7,1 J (1,6 cal).

Chcąc podwoić swój obszar polowania przez dwukrotne zwiększenie powierzchni podstawy walca musiałby biegać 2 razy szybciej, co oznaczałoby wydatek łącznie 2,3 cal. Natomiast podwojenie objętości walca przez jego dwukrotne podwyższenie — skok na wysokość 30 cm kończący bieg — wymagałoby jedynie wydatkowania dodatkowo mniej niż 2 J (prawie 0,4 cal). Zatem sekwencja „bieg+skok” jest energetycznie oszczędniejsza niż sam bieg (odpowiednio: 2 i 2,3 cal). Należy tu jednak zauważyć, że zgodnie z podanymi przez cytowanych autorów wzorami opłacalność energetyczna skoku dotyczy tylko polowania w czasie dłuższym niż ok. 0,7 sekundy, a więc na dystansie ponad 2-2,5 m (rys. 1). Wśród współczesnych naziemnych owadożerców trudno jest znaleźć amatorów długiej, a niepewnej pogoni za owadem, który z łatwością może unieść się poza zasięg drapieżnika. Powszechna jest raczej strategia nagłego ataku z zasadzki przy użyciu lepkiego języka lub błyskawicznego skoku.

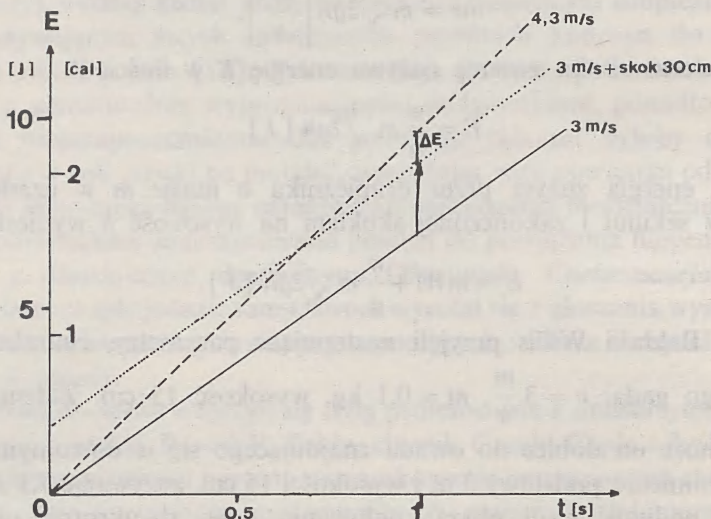
Wartość kaloryczna owadów — ok. 5000 cal/g — sprawia, że udane polowanie z nawiązką zwraca poniesiony wydatek energii. Sukces łowiecki drapieżnika wymaga jednak nie tylko szybkości, ale i celności. Owady są zdolne do szybkich uników, natomiast drapieżnik po odbiciu się od ziemi ma niewielkie możliwości manewrowania — środek jego masy porusza się po krzywej balistycznej, wyznaczonej przez prędkość i kąt wybicia się.

Moment obrotowy wokół każdej z osi obrotu (pochyleń, przechyleń, odchyień) jest stały, o ile nie jest przyłożona żadna siła zewnętrzna i stanowi

$$W = (11,5m^{-0,24})v + 5,6m^{-0,28}$$

$$F = \frac{fv^2}{2rg}$$

$$E = mWt + \frac{W}{g}m\sqrt{2gh}$$



Rys. 1. Zależność wydatku energii od sposobu poruszania się biegającego drapieżnika, według modelu Caple'a, Baldy i Willisa, wykazująca różnicę na korzyść strategii mieszanej (bieg+skok) dopiero przy pogoni za owadem na dystansie dłuższym niż 2-3 m.

iloczyn prędkości kątowej względem danej osi $\omega \left[\frac{\text{rad}}{\text{s}} \right]$ i momentu bezwładności $I \left[\frac{\text{kg}}{\text{m}^2} \right]$, będącego miarą rozmieszczenia masy względem danej osi obrotu.

Zwierzę może tym skuteczniej zmieniać moment bezwładności — zmieniając konfigurację ciała — im większa w stosunku do masy ciała jest masa i długość kończyn (i ogona). Ponieważ:

$$\omega I = \text{const}, \quad \text{zatem} \quad \omega_o I_o = \omega_t I_t, \quad \text{stąd:}$$

$$\omega_t = \omega_o \frac{I_o}{I_t}.$$

Tego rodzaju mechanizm kontroli położenia w locie jest niezbyt doskonały, ale pozwala np. na dość skuteczne przeciwdziałanie bocznym przechyłom — poprzez rozpościeranie przednich kończyn (takie ruchy — wykonywane także przez człowieka np. podczas spaceru po wąskiej kładce — są zresztą podobne do machania skrzydłami i angażują te same mięśnie).

Prześledzimy teraz wpływ niewielkiej siły nośnej powstającej np. dzięki wydłużeniu się łusek na kończynach przednich i ogonie, na parametry skoku naszego modelowego zwierzęcia. Oznaczmy przez q stosunek siły nośnej do ciężaru (ponieważ obie wielkości są siłami więc ich iloraz będzie wielkością niemianowaną). Zasięg skoku, oznaczmy go jako D , dany jest wzorem:

$$D = \frac{2v_{\text{poz}} \cdot v_{\text{pion}}}{q(1-q)},$$

gdzie v_{poz} i v_{pion} oznaczają poziomą i pionową składową prędkości początkowej skoku. Między zasięgiem uzyskiwanym z uwzględnieniem siły nośnej (D_n) i bez niej (D_o) istnieje zależność:

$$D_n = \frac{D_o}{1-q},$$

czyli zasięg zwiększa się proporcjonalnie do $\frac{1}{1-q}$. Oznacza to że przy $q = 0,01$

zasięg wzrośnie tylko o 1%, a przy $q = 0,5$ tylko dwukrotnie, i to pomijając dodatkowy opór, związany z dodatkowymi powierzchniami. Pojawiająca się więc siła nośna miała znacznie mniejszy wpływ na długość skoku niż np. wiatr, czy ukształtowanie terenu. Przemawia to przeciw hipotezom uznającym zwiększenie długości skoku za główny obszar działania nacisku selekcyjnego w pierwszych etapach ewolucji płaszczyzn nośnych.

Zwierzę dysponujące nawet niewielką siłą nośną może wykorzystać ją np. do skrętu, ponieważ jest ona skierowana prostopadle do płaszczyzny nośnej i wystarczy przechył w bok, by pojawiła się składowa pozioma tej siły. Oczywiście oznacza to skrócenie zasięgu. Kąt, o jaki zwierzę może skrócić w powietrzu wyraża się wzorem:

$$\Phi = \frac{q \sin \theta}{1 - q \cos \theta} \frac{\sin(2\delta)}{2},$$

gdzie Φ to kąt skrętu, θ — kąt przechyłu, zaś δ — kąt startu. Dla $\delta = 45^\circ$ — maksymalizującego zasięg — drugi czynnik równania przyjmuje wartość 0,5. Z obliczeń wynika, że do efektywnych skrętów konieczna jest znaczna siła nośna. Na przykład aby zatoczyć w powietrzu półkole z bocznym przechylem $\theta = 10^\circ$ zwierzę musi dysponować siłą nośną prawie równą jego ciężarowi ($q = 0,96$). Tak więc i ten rodzaj sterowania nie mógł być istotny dla doboru.

C a p l e i in. zaproponowali inną korzyść adaptacyjną płynącą z posiadania nawet niewielkich płaszczyzn nośnych, łatwiej „zauważalną” przez dobór naturalny — poprawę sterowności i zwrotności podczas skoku dzięki wykorzystaniu siły nośnej i dodatkowego oporu powietrza do zmiany momentu obrotowego, zgodnie z wzorem:

$$(\omega I) = F l t,$$

gdzie F oznacza siłę (nośną lub oporu — w N), l — długość ramienia (dźwigni) jej działania [m], a t — czas jej działania [s]. Uprościmy nasze modelowe zwierzę do walca o średnicy 3 cm i długości 15 cm. Ponieważ jego masa wynosi 100 g, zatem jego ciężar będzie w przybliżeniu równy 1 N. Jeśli w odległości 4,5 cm od osi podłużnej (na końcu kończyny przedniej) przyłożona zostanie siła nośna równa zaledwie 1% ciężaru, zwierzę wykona pełny obrót wokół tej osi w ciągu około pół sekundy. Obrót będzie tym szybszy, im dłuższe będzie ramię siły (wydłużona kończyna i powierzchnia nośna skupiona w jej dystalnej części), im siła ta będzie większa i im mniejszy będzie moment bezwładności wokół tej osi (tj. im bardziej masa będzie skupiona wokół osi obrotu — im lżejsze będą kończyny). W obrocie wokół osi pochyleń siła powinna być przykładana na jednym z końców długiej osi ciała. Zgodnie z wzorem także i tu pożądane jest powstanie powierzchni nośnej na końcu długiego, ale lekkiego ogona. Tak właśnie rozmieszczone są najdłuższe pióra archeopteryksa, (por. np. [14]) i podobnie wygląda sylwetka wczesnych pterozaurów (*Rhamphorhynchoidea*) — błona lotna rozpięta jest na wydłużonym palcu kończyny przedniej, a dodatkowy skórny „żagielek” znajduje się na końcu cienkiego i sztywnego ogona (por. [15], [16]). Godne uwagi jest też to, że u kręgowców nadrzewnych posługujących się lotem ślizgowym występuje raczej odwrotna tendencja — sylwetka w locie jest zwarta, a powierzchnie nośne skupione są wokół tułowia.

Pozostaje jednak do rozwiązania problem powstania lotu aktywnego. C a p l e i in. uważają, że ich model ma tu dużą przewagę nad hipotezami arborealnymi. U wszystkich bowiem znanych kopalnych i współczesnych form latających lotem ślizgowym powierzchnia lotna w czasie lotu jest napinana przez szkielet w taki sposób, że ruchy trzepoczące spowodowałyby pogorszenie się właściwości lotnych (mówiąc obrazowo: latawiec czy też lotnia z oscylującą konstrukcją latałyby gorzej niż rozpięte na sztywnym szkielecie). Dlatego w „krajobrazie adaptacyjnym” między szczytem „spadochroniarzy” i „ślizgowców”, a szczytem aktywnych lotników istnieje głęboka dolina [13], której przebycie wymagałoby pogodzenia się z przejściową utratą korzyści z dużego zasięgu skoków z drzewa na drzewo.

W modelu kursorialnym kilkuprocentowe zwiększenie powierzchni nośnych na dystalnych odcinkach kończyn umożliwia znaczne zwiększenie zasięgu skoku i wyraźną poprawę zwrotności.

C a p l e i in. zwracają też uwagę na to, że dwunożne zwierzę (a u ptaków z archeopteryksem włącznie bipedalna lokomocja jest niewątpliwie pierwotna) miałoby poważne problemy z lądowaniem na gałęzi, kiedy to zwierzę, aby zachować równowagę chwiejną (środek masy znajduje się nad punktem podparcia), musi wyrzucić na podłoże dużą siłę F dla zrównoważenia momentu obrotowego, powstającego podczas zetknięcia się nóg rozpędzonego zwierzęcia z gałązką:

$$F = f \frac{2r}{v^2},$$

gdzie: r – promień gałązki, v – prędkość w chwili lądowania, zaś f – współczynnik chybia: stosunek najmniejszej odległości między trajektorią środka masy, a środkiem gałązki do długości nóg zwierzęcia. Siła F jest styczna do powierzchni gałązki i wyrażona jako wielokrotność ciężaru zwierzęcia. Im cieńsza i bardziej śliska gałązka i im większy błąd w trajektorii tym siła ta jest większa. Bardzo silnie zależy ona od prędkości. Ptaki muszą skutecznie wyhamowywać skrzydłami i ogonem tuż przed lądowaniem, jednak byłoby to bardzo trudne dla zwierzęcia o niewielkiej sile nośnej. Z drugiej strony trudno sobie wyobrazić, by kończyny przednie przyjmowały na siebie impet zderzenia przy lądowaniu czworonożnym — groziłoby to uszkodzeniem delikatnych struktur zapewniających zwiększenie powierzchni nośnej i utrudniałoby ich specjalizację w kierunku prawdziwych skrzydeł.

Caple i in. ilustrując to zagadnienie wykresem dowodzą, że siła, jaką musiałby wyrzucić dwunożny przodek ptaków lądując na gałęzi bez efektywnego hamowania aerodynamicznego z prędkością 3 m/s, przekraczałaby wielokrotnie jego ciężar już przy kilkuprocentowych współczynnikach chybia.

PORÓWNANIE TEORII ARBOREALNEJ I KURSORIALNEJ

Analizując rozmaite konsekwencje, dające się wyprowadzić z obu głównych scenariuszy pochodzenia lotu i zestawiając je z danymi paleontologicznymi, zwłaszcza dotyczącymi praptaka można zauważyć dość równomierne rozłożenie poszlak przemawiających za i przeciw obu wersjom.

PIÓRA

Zwolennicy teorii arborealnej (np. Walter J. Bock [17]) podkreślają, że w koronach drzew panują niższe temperatury i silniejsze wiatry niż na powierzchni ziemi, co sprzyja selekcji w kierunku form okrytych warstwą termoizolacyjną, np. piórami, które potem mogły okazać się ważną preadaptacją dla powstania lotu. Zwolennicy teorii kursorialnej wskazują na fakt, że pierwotne pióra (a więc konturowe, a nie puch) zatrzymują ciepło znacznie gorzej niż włosy, mając przy tym znacznie bardziej skomplikowaną budowę. Natomiast pióra i hipotetyczne łuskowate prąpióra skuteczniej chronią przed przegrzaniem, rzucając cień, a jednocześnie umożliwiając wypromieniowywanie ciepła przez skórę [18]. Takie przystosowanie byłoby korzystne dla biegających drapieżników o wysokim poziomie przemiany materii, poruszających się na odkrytym, nasłonecznionym terenie.

Ponadto dystalne rozmieszczenie piór u praptaka zgadza się z przewidywaniami teoretycznymi teorii kursorialnej (patrz wyżej), a zwierzęciu nadrzewnemu nie ułatwiałoby ono poruszania się wśród gałęzi, podczas lotu ślizgowego zmuszałoby do zwiększonego wysiłku mięśni przeciwdziałających siłom działa-

jącym na długie ramiona dźwigni i dążącym do zgięcia ogona i kończyn przednich do góry (dlatego u zwierząt latających lotem ślizgowym powierzchnie lotne tworzą się proksymalnie).

PAZURY I PALCE PRAPTAKA

Zwolennicy teorii arborealnej wskazują na pazury na skrzydłach archeopteryksa jako na dowód ich funkcji czepnej, podobnie przeciwny paluch stopy to argument na rzecz nadrzewnego trybu życia praptaka. Ich oponenci natomiast dowodzą, że palce przedniej kończyny archeopteryksa nie były wolne, lecz tworzyły miejsce przyczepu dla lotek, będąc wrośnięte w skrzydło. Ich pazury natomiast były skierowane prostopadle do płaszczyzny skrzydła w kierunku brzuszny, co — w połączeniu z ograniczeniem ruchomości skrzydła w stawach łokciowym i nadgarstkowym (podobnie jak u współczesnych ptaków) do składania i rozpościerania skrzydła w jednej płaszczyźnie — nie wskazuje na możliwość skutecznego posługiwania się nimi do chwytania gałęzi [19] (co prawda pisklęta skrzydłoszponów jakoś sobie radzą).

Również chwytność stopy archeopteryksa jest kwestionowana; podobny „przeciwny” paluch występuje u niewątpliwie naziemnych dinozaurów drapieżnych, jego przydatność do obejmowania gałęzi jest dość wątpliwa, gdyż osadzony jest on wysoko na śródstopiu. Przy tym współczesne zwierzęta nadrzewne o chwytnych kończynach, także naczelnice i ptaki, mają człony palców ułożone w równoległe rzędy, by mogły one dobrze przylegać do walcowatej powierzchni gałęzi o różnej średnicy. W stopie archeopteryksa taki układ nie występuje.

Ocena kształtu pazurów praptaka (zachowały się odciski ich rogowych pochewek) jest sporna; jedni [20] doszukują się w nich podobieństwa do pazurów ptaków nadrzewnych, inni [21] przeciwnie, uważają, że są one znacznie mniej zakrzywione, raczej bocznie spłaszczone i brak im wyraźnych guzków dla mięśni zginaczy, co upodabnia je do pazurów ptaków naziemnych.

ROZMIARY CIAŁA

Z przyczyn fizycznych łatwiej jest zacząć latać zwierzętom drobnym (korzystniejszy stosunek powierzchni do masy ciała). Praptak był niewątpliwie zwierzęciem niewielkich rozmiarów, zwłaszcza w zestawieniu z przeciętnymi rozmiarami najbliższych krewniaków — dinozaurów. Wiadomo też, że nadrzewny tryb życia sprzyja zmniejszeniu się rozmiarów ciała, zaś biegający — raczej przeciwnie (ze wzrostem wymiarów liniowych wzrasta bezwzględna prędkość biegu). Tym niemniej znane są wśród najbliższych z ptakami spokrewnionych celurozaurów formy drobne, zbliżone rozmiarami do praptaka (np. *Compsognathus*), a niewątpliwie biegające. Zresztą w ogóle nie

znany wśród dinozaurów form nadrzewnych. Jeśli skamieniałość opisana jako *Praeornis* [22]; (wyglądająca jako pióro znacznie prymitywniejsze od pióra praptaka, o blaszkowatych promieniach bez haczyków i listewek) ma istotnie gadzie lub ptasie pochodzenie, to pochodzi ona od zwierzęcia znacznie większego od praptaka.

ETOLOGIA

Pysk archeopteryksa wskazuje na jego rybożerność [23]. Żył on nad laguną, pokrywającą w jurze znaczne obszary Niemiec. Arborealiści twierdzą, że rybożerność praptaka, nie wyklucza jego nadrzewnego trybu życia — w koronach drzew mógł szukać schronienia i gnieździć się [24]. Niestety z badań paleobotanicznych wynika, że najwyższymi roślinami w okolicy były dorastające najwyżej do wysokości 2 m krzewiaste nagonasienne sukkulenty *Brachyphyllum* [25]. Wyklucza to przynajmniej możliwość wspinania się praptaka po pniach drzew oraz podważa scenariusz arborealny pochodzenia lotu — zwierzęta poruszające się z drzewa na drzewo lotem ślizgowym najpierw skaczą stromo w dół dla nabrania szybkości, a dopiero kilka metrów niżej rozpościerają powierzchnie lotne.

ENDOTERMIA

Ważną preadaptacją dla powstania lotu trzepoczącego u kręgowców musiała być endotermia. Jednakże podwyższeniu tempa metabolizmu sprzyjać mogły zarówno chłodne warunki w wysokiej warstwie lasu, jak i aktywny tryb życia drapieżnika naziemnego, zdolnego do przejścia z długotrwałego bezruchu przyczajenia do intensywnego wysiłku pościgu i obezwładnienia zdobyczy.

UDOSKONALENIE ORIENTACJI PRZESTRZENNEJ

Podobnie jak w przypadku endotermii trudno wskazać na większe prawdopodobieństwo którejs z hipotez. Wprawdzie nadrzewny tryb życia faworyzuje trójwymiarowe postrzeganie świata, lepszą koordynację ruchów i równowagę, a tym samym rozwój wzroku i mózgu (np. naczelnie), ale wśród dinozaurów właśnie u naziemnych biegających drapieżników spotykamy formy o najlepiej rozwiniętym mózgu i ustawieniu oczu wskazującym na zdolność stereoskopowego widzenia (np. *Stenonychosauria*).

EKONOMIA LOKOMOCJI

Dla zwierzęcia biegającego lot oznacza dużą oszczędność zużycia energii na pokonanie tej samej odległości, natomiast dla zwierzęcia nadrzewnego, które opanowało już lot ślizgowy, przejście do lotu aktywnego nie jest tak korzystne — początkowo różnice w użyteczności obu rodzajów lotu są nieznaczne, natomiast dodatkowy wydatek energii — zauważalny.

Powstanie lotu wśród zwierząt nadrzewnych jest bardziej prawdopodobne niż wśród naziemnych z jednego podstawowego powodu — w pierwszym przypadku zwierzę wykorzystuje siłę ciężkości do rozpędzenia się, w drugim zaś musi ją pokonać, a praca przeciwko siłom grawitacji wymaga dodatkowego zużycia energii, a także dodatkowej masy mięśni. Biegający przodek ptaków musiałby jednocześnie zwiększać masę mięśni kończyn tylnych (by zapewnić osiąganie odpowiednich prędkości biegu, koniecznych dla powstania siły nośnej) i przednich (by umożliwić skuteczne poruszanie skrzydłami wbrew oporowi powietrza).

Tego rodzaju argumenty trudniejsze są do podważenia w przypadku nietoperzy i pterozaurów (choć te drugie można także wyprowadzać od dwunożnych biegających przodków [26]). Natomiast w przypadku ptaków, archeopteryks — jeśli uznamy go za formę zbliżoną do rzeczywistych przodków ptaków — przemawia za tezą naziemnego pochodzenia lotu, wykazując wyraźną dwunożność i żyjąc w środowisku pozbawionym odpowiednio wysokich drzew. Przy tym łatwiejsze wydaje się przekształcenie w skrzydła kończyn przednich uwolnionych od innych funkcji, co odpowiada raczej sytuacji dwunożnego biegacza niż zwierzęcia nadrzewnego.

Ponadto Caple, Balda i Willis dość przekonująco wywodzą ruchy trzepoczące skrzydeł z ruchów związanych z utrzymaniem równowagi i manewrowaniem podczas skoku (podobny zakres ruchomości, układ mięśni, ścięgien i stawów oraz niewielkie modyfikacje kontroli nerwowej), natomiast w przypadku przyjęcia hipotezy arborealnej trudniej wyobrazić sobie przejście od lotu ślizgowego, w którym układ ruchu musi przenosić raczej obciążenia statyczne, do lotu aktywnego.

Wobec tak niejednoznacznej wymowy danych nie przesądzających o większym prawdopodobieństwie hipotezy arborealnej ani kursorialnej, nic dziwnego, że pojawił się trzeci, odmienny scenariusz pochodzenia lotu ptaków [27], który zapewne nie wyprze obu „klasycznych” grup hipotez, ale ze względu na swoją oryginalność wart jest przytoczenia, choćby w dużym skrócie, dla wskazania, jak kuriozalne mogą być interpretacje paleoekologiczne. W myśl tego scenariusza archeopteryks był formą nielatającą. Proponuje on inne wyjaśnienie funkcji opierzonych skrzydeł i ogona: praptak polując w płytkiej wodzie ocieniałby nimi dno przed i pod sobą, eliminując w ten sposób odbłaski słońca i zarazem utrudniając potencjalnej zdobyczy dostrzeżenie szybkich ruchów głowy drapieżnika na ciemnym tle „parasola” skrzydeł. Przy okazji R.A. Thulborn i T.A. Hamley wyjaśniają asymetrię chorągiewek piór nie względami aerodynamicznymi, lecz czysto konstrukcyjnymi (zapewnienie najskuteczniejszej szczelności „parasola” przy różnych stopniach jego rozpostarcia). Dalsze etapy prowadziłyby poprzez zwierzę polujące w głębszych wodach (pióra jako izolacja przed przemoknięciem; ułatwienie unoszenia się na wodzie dzięki powietrzu uwieczonemu w upierzeniu) do form nurkujących przy

użyciu skrzydeł oraz do form latających. Początkowo lot miałby postać krótkich skoków między grzbietami fal, z wykorzystaniem występujących tam prądów powietrznych. Woda zapewniałaby w tej fazie rozwoju umiejętności lotu bezpieczne „miękkie lądowanie”. Na poparcie swej hipotezy jej autorzy przywołują też fakt, że prymitywne ptaki kredowe (*Ichthyornis*, *Hesperornis*) były przystosowane do życia w morzach przybrzeżnych, co miałoby być cechą pierwotną.

Reasumując, wypada stwierdzić, że obecny stan poglądów na drogi powstania fruwających kręgowców nie pozwala na jednoznaczne wyjaśnienie początków lotu, co wiąże się oczywiście z lukami w zapisie paleontologicznym tych etapów filogenezy archozaurów i ssaków. Mimo to obfitość ujęć teoretycznych tego frapującego zagadnienia pozwoliła na bardziej precyzyjne sformułowanie problemów i zbudowanie modeli matematycznych faz przejściowych. Przyjęto też powszechnie, że wiarygodna hipoteza musi pokazywać nie tylko szereg stadiów coraz bardziej podobnych do ptaka czy pterozaura, ale przede wszystkim wykazać bezpośrednią korzyść adaptacyjną, uzasadniającą kierunek nacisku selekcyjnego na wszystkich etapach przejściowych. Podporządkowanie wyobraźni ograniczeniom stawianym przez aerodynamikę prowadzi do zakwestionowania pozornie oczywistych przekonań arborealistów i każe poważniej rozważyć tezy kursorialistów. Jednak i te pierwsze doczekały się obrony przy użyciu rzeczowych argumentów, stąd nie nastąpiło ujednolicenie poglądów. Ich różnorodność starałem się oddać w tym artykule, ale oczywiście ograniczona objętość tekstu zmusza autora do odesłania bardziej dociekliwych czytelników do publikacji oryginalnych z ostatnich lat [28], [29], [30], [31] i do cytowanych w nich wcześniejszych pozycji.

LITERATURA

1. Reif W.E. (red.) — *Paläontologische Kursbücher*. Band 1: *Funktionsmorphologie*. Paläontol. Gesellschaft Selbstverlag, München, 1981.
2. Seilacher A., Reif W.E. i Westphal F. (red.) — *Studies in paleoecology*. Report 1979-1981 Sonderforschungsbereich 53 Tübingen. — *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 164: 1-305, 1982.
3. Emmons L.H., Gentry A.H. — *Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensile-tailed vertebrates*. *Amer. Nat.* 121: 513-524, 1983.
4. Carroll R.L. — *Permo-Triassic „lizards” from the Karoo System II. A gliding reptile from the Upper Permian of Madagascar*. — *Palaeont. Afr.*, 21: 143-159, 1978.
5. Szarow A.B. — *Swoieobraznaja reptilia iz nižnego triasa Fergany*. *Paleont. Ż.*, 1: 127-130, 1970.
6. Hauboldt H., Buffetaut E. — *Une nouvelle interprétation de Longisquama insignis, reptile énigmatique du Trias supérieur d'Asie Centrale*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 305: 65-70, 1987.
7. Hildebrandt M. — *Analysis of vertebrate structure*. John Wiley Sons, New York, London, Sydney, Toronto 1974: 595-626.
8. Calder W.A. III — *Size, Function and life history*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., London, 1984.
9. Schmidt-Nielsen K. — *Scaling: Why is animal size so important?* Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney 1984.

10. Gauthier J. — *Saurischian monophyly and the origin of birds*. W: Padian, K. (red.) *The origin of birds and the evolution of flight*. Memoirs of Cal. Acad. Sci., 8: 1-54, 1986.
11. Elżanowski A. — *Najnowsze badania praptaków*. Prz. Zool., 20: 179-184, 1976.
12. Caple G., Balda R.P. i Willis W.R. — *The physics of leaping animals and the evolution of preflight*. — Amer. Natur. 121: 455-476, 1983.
13. Balda R.P., Caple G. i Willis W.R. — *Comparison of the gliding to flapping sequence with the flapping to gliding sequence*. W: Hecht M.K., Ostrom J.H., Viohl G., Wellnhofer P. (red.) — *The beginning of birds*. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984. Freunde des Jura-Museums Eichstätt, 1985: 267-279.
14. Stephan B. — *Urvögel*. Neue Brehm Bücherei 465. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt. 1987.
15. Wellnhofer P. — *Die Ramphorhynchoidea (Pterosauria) der Oberjura-Plattenkalke Süddeutschlands*. T. III: *Paläoökologie und Stammesgeschichte*. Palaeontographica A, 149: 1-30.
16. Wellnhofer P. — *Handbuch der Paläoherpetologie*. T. 19: *Pterosauria*. G. Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 1978.
17. Bock W.J. — *The arboreal origin of avian flight*. W: Padian K. (red.). *The origin of birds and the evolution of flight*. Memoirs of Cal. Acad. Sci. 8: 57-72, 1986.
18. Regal P.J. — *Common sense and reconstructions of the biology of fossils: Archaeopteryx and feathers*. W: Hecht M.K., Ostrom J.H., Viohl G., Wellnhofer P. (red.). *The beginning of birds*. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984. Freunde des Jura-Museums Eichstätt: 67-74, 1985.
19. Stephan B. — *Remarks on reconstruction of Archaeopteryx wing*. W: Hecht M.K., Ostrom J.H., Viohl G., Wellnhofer P. (red.) *The beginning of birds*. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984. Freunde des Jura-Museums Eichstätt: 261-265, 1985.
20. Yalden D.W. — *Forelimb function in Archaeopteryx*. W: Hecht M.K., Ostrom J.H., Viohl G., Wellnhofer P. (red.) *The beginning of birds*. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984. Freunde des Jura-Museums Eichstätt: 91-98, 1985.
21. Ostrom J.H. — *The meaning of Archaeopteryx*. W: Hecht M.K., Ostrom J.H., Viohl G., Wellnhofer P. (red.) *The beginning of birds*. Proceedings of the International Conference Eichstätt 1984. Freunde des Jura-Museums Eichstätt: 161-176, 1985.
22. Rautian A.S. — *Unikalnoje piero pticy iz otłożenij jurskogo oziera w hriebtie Karatau*. Paleont. Ž. 4: 106-114, 1978.
23. Bühler P. — *On the morphology of the skull of Archaeopteryx*. W: Hecht M.K., Ostrom J.H., Viohl G., Wellnhofer P. (red.). *The beginning of birds*. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984. Freunde des Jura-Museums Eichstätt: 135-140, 1985.
24. Bock W.J. — *The arboreal theory for the origin of birds*. W: Hecht M.K., Ostrom J.H., Viohl G., Wellnhofer P. (red.). *The beginning of birds*. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984. Freunde des Jura-Museums Eichstätt 1985.
25. Viohl G. — *Geology of the Solnhofen lithographic limestones and the habitat of Archaeopteryx*. W: Hecht M.K., Ostrom J.H., Viohl G., Wellnhofer P. (red.) *The beginning of birds*. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984. Freunde des Jura-Museums Eichstätt: 31-44, 1985.
26. Padian K. — *A functional analysis of flying and walking in pterosaurs*. Paleobiology 9: 218-239, 1983.
27. Thulborn R.A., Hamley T.A. — *A new palaeoecological role for Archaeopteryx*. W: Hecht M.K., Ostrom J.H., Viohl G., Wellnhofer P. (red.) *The beginning of birds*. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984. Freunde des Jura-Museums. Eichstätt, 1985: 81-90.

28. Hecht M.K., Ostrom J.H., Viohl G., Wellnhofer P. (red.) — *The beginning of birds. Proceedings of the International Archaeopteryx Conference Eichstätt 1984*. Freunde des Jura-Museums Eichstätt, 1985.
29. Padian K. (red.) — *The origins of birds and the evolution of flight*. Memoirs of Cal. Acad. Sci. 8, 1986.
30. Wellnhofer P. — *A new specimen of Archaeopteryx*. Science 240: 1790-1792, 1988.
31. Ryner J. M. V. — *Mechanisc and physiology of flight in fossil vertebrates*. Trans. R. Soc. Edinb.: Earth Sci. 80, 311—320, 1989.

J. Zucchetto, A.-M. Jansson — Resources and society. A systems ecology study of the Island of Gotland, Sweden. 246 s., 4 fotografie szare, 69 tablic i 70 rycin, Ecological Studies 56, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo, 1985.

Niewiele jest badań regionalnych dotyczących określonego wycinka Ziemi, gdzie w równej mierze badano by środowisko przyrodnicze, jak i całokształt działalności ludzkiej przekształcającej to środowisko. Takim programem o holistycznym podejściu charakteryzuje się monografia szwedzkiej wyspy Gotland. Wykorzystując możliwości ekologii i ekonomii systemowej autorzy opracowali model przepływu energii, zarówno pochodzenia naturalnego, jak i przetworzonej przez człowieka, tzn. poza-somatycznej zarówno przez ekosystemy naturalne i sztuczne oparte na fotosyntezie, jak i gospodarkę człowieka — przemysł, transport, turystykę, wojsko itp.

Obiektem badań była wyspa, zatem stosunkowo łatwo było wyznaczyć jej granice, jak i dopływ i odpływ energii dowolnego pochodzenia. Wyspa Gotland utworzona jest z wapieni sylurskich przykrytych warstwą pochodzenia lodowcowego złożoną z moren piasków i glin. Ekosystemy lądowe, jak i sama wyspa są młode, bo liczą około 10 000 lat, a tylko 3000 lat później pojawił się na niej człowiek. Dalej autorzy analizują stopień oddziaływania człowieka na środowisko w epoce kamiennej, brązu i żelaza oraz w średniowieczu. Na większą skalę zmiany środowiska zaszły w XIX wieku. Dwukrotnie zwiększono tereny rolne, głównie dzięki osuszeniu bagien. Ujemne skutki tej działalności wyspa odczuwa obecnie.

Książka zawiera pięć rozdziałów, z których pierwszy przedstawia program badań i ich cel.

Celem badań było: 1) wykazanie użyteczności podejścia ekologii systemowej do badań systemów ekologicznych i ekonomicznych i ich wzajemnej zależności, 2) uzyskanie danych ilościowych dla całego regionalnego systemu i możliwości jego monitorowania, 3) przeprowadzenie szczegółowych energetyczno-ekonomicznych analiz systemu ekonomicznego i analiz energetycznych systemów naturalnych, 4) identyfikacja i badanie ilościowe związków między systemami ludzkimi a naturalnymi, 5) zbadanie matematycznych modeli symulacyjnych dla systemów ekonomicznych i naturalnych w celu przewidywania możliwości wpływu zmian w aktywności, 6) zbadanie modeli optymalizujących różne formy działalności ludzkiej, 7) badania możliwości wprowadzenia do regionu nowych technologii energii odnawialnych, 8) zastosowanie techniki systemowej i satelitarnej dla zrozumienia użytkowania ziemi i związanych z tym perturbacjami, 9) zgromadzenie informacji i zbudowanie modeli, które mogłyby służyć jako wprowadzenie do holistycznego ujęcia planowania wyspy Gotland. Ten ogromny zakres badań wymagał precyzyjnego zaplanowania i konsekwentnych równoczesnych interdyscyplinarnych badań.

W rozdziale drugim pt. „Opis i wyniki badań wyspy Gotland” przedstawiają autorzy szczegółową historię wyspy i działalności na niej człowieka. Następnie opisują istniejące aktualnie na wyspie środowiska. Środowiska naturalne to lasy iglaste i liściaste, wrzosowiska, bagna, jeziora, a półnaturalne to pola uprawne, ich wzajemne powiązania i historia w czasie ostatnich trzystu lat. Dokładnie omawiają parametry demograficzne wyspy od XVII wieku oraz przyczyny emigracji w ostatnich dziesięcioleciach. Autorzy analizują postacie (formy) energii używanej przez człowieka od 1650 roku. Do 1900 roku wykorzystywano głównie siłę wiatru, a mniej siłę grawitacyjną wody (400 wiatraków, 200 młynów wodnych). Obecnie głównym źródłem energii jest olej napędowy i elektryczność, a w ostatnich latach także węgiel. Następnie przedstawiają obieg energii w ekosystemach naturalnych i obieg energii pozasomatycznej. Ilość energii pochodzącej z fotosyntezy wytwarzanej na wyspie przewyższa 6-7 krotnie ilość energii poza-somatycznej, to jest oleju, węgla i elektryczności zużywanej przez ludność wyspy. Głównym problemem wyspy to brak wody oraz skażenie jej związkami azotu pochodzącymi z nawozów sztucznych oraz gnojowicy. Autorzy

budują bardzo ciekawy model obiegu azotu w zależności od typu gleby, formy stosowania nawozów sztucznych i gnojowicy. Nawozy sztuczne i naturalne wprowadzają do środowiska więcej azotu niż ilości azotu pochodzące z naturalnego wiązania i z odpadów.

W następnych podrozdziałach autorzy analizują przepływ energii przez poszczególne sektory gospodarki, jak rolnictwo, rybactwo, leśnictwo, przemysł, turystyka, wojsko, transport komunalny, ogrzewanie domów. Budują podmodel dla poszczególnych sektorów gospodarki, oraz przedstawiają w tabelach odpowiednie parametry w dżulach. Najbardziej energochłonnym przemysłem jest przemysł cementowy, pochłania on 35% całej zużywanej przez przemysł energii. Zebrane materiały o przepływie energii są bardzo wszechstronne i szczegółowe, dotyczą wszystkich form przepływu energii-surowców, produkcji, transportu, pracy ludzkiej itp.

W jednym terenie o typowym dla wyspy użytkowaniu ziemi o powierzchni 60 km² przeprowadzono szczegółowe badania dotyczące użytkowania ziemi, obiegu wody, jej skażenia itp. Celem tych badań było sprawdzenie wiarygodności danych uzyskanych dla całej wyspy za pośrednictwem satelitów.

W rozdziale trzecim „Modelowe ujęcie i wyniki” autorzy omawiają różne formy modeli, a następnie przedstawiają siedem własnych modeli dotyczących wyspy Gotland.

Model 1. „Dopływ-odpływ” model dla obliczenia użycia surowców i ilości wydzielanych substancji toksycznych. W modelu tym autorzy analizują dla różnych działań gospodarki ilość zużywanej energii na jednostkę produkcji, oraz ilość wydzielanych substancji toksycznych (SO₂, NO₃).

Model 2. „Regionalny model optymalizacji — uwzględniający wpływ plantacji energetycznych”. Wobec braku na wyspie wystarczającej ilości dostępnej do użycia energii, w modelu rozwija się możliwość wprowadzenia upraw topól i wierzb w celu produkcji z nich oleju opałowego. Model określa koszty produkcji biomasy i jej wpływ na środowisko (zapotrzebowanie na tereny pod uprawę, wodę, użytkowanie energii) oraz jej opłacalność przy różnych cenach olejów importowanych.

Model 3. „Regionalny model optymalizacji dla 1975 r. z uwzględnieniem braku wody i cen energii”. Model uwzględnia 20 sektorów ekonomicznych, stosunek zużycia energii, surowców i zatrudnienia do produkcji finalnej. Wpływ różnych cen wody na jej zużycie i wysokość cen finalnych produktów oraz model zawiera podobną analizę dla różnych cen olejów napędowych. Model również uwzględnia najwyższe dopuszczalne dawki nawozów sztucznych nie powodujące jeszcze zatruć azotanami wód używanych do picia.

Model 4. „Różnorodność energii a stabilność systemu ekonomicznego”. Obecnie gospodarka wyspy Gotland prawie całkowicie opiera się na importowanych kopalnych źródłach energii i importowanej elektryczności, co, jak wykazał kryzys energetyczny z połowy lat siedemdziesiątych, jest bardzo niebezpieczne dla ekonomiki wyspy. Z tych względów autorzy analizują opłacalność i skutki dla gospodarki różnych cen importowanych energii, oraz opłacalność produkcji i skutki dla środowiska i gospodarki odnawialnych form energii możliwych do uzyskania na wyspie, jak elektryczność pozyskiwana z siły wiatru i ruchu fal oraz z biomasy.

Model 5. „Model optymalizujący system zapasów energii wyspy Gotland”. W modelu autorzy optymalizują wszelkie dostępne formy energii zarówno importowanej, jak i dostępnej na wyspie (poza siłą wiatru i fal także energię słoneczną, torf, odpadki ogrodnicze, heat pumpus) oraz ich wpływ na ekonomikę i skażenie środowiska.

Model 6. „Model symulacyjny dla oceny ilości i jakości wody”. Podstawowym problemem wyspy Gotland poza energią jest zarówno brak wystarczającej ilości wody, jak i skażenie jej azotanami. Zarówno ilość wody, jak i jej skażenie azotanami zależy od wielu czynników, jak zawartość w glebie wody, azotanów, soli amonowych, martwych szczątków organicznych, związanego azotu, ilości azotu w roślinach, w wodzie gruntowej, ilości opadów, rodzaju gleby, ilości i rodzajów stosowanych nawozów sztucznych itp., w sumie ponad pięćdziesiąt parametrów.

Model 7. „Modelowanie ekosystemu wybrzeża i ocena wpływu gospodarki ludzkiej”. W modelu oceniono przepływ energii przez ekosystem wybrzeża, w tym ilość energii płynącej ze

słońca, dalej obieg energii pochodzącej z fotosyntezy ze szczególnym uwzględnieniem wpływu wyłowu śledzi i dorszy. Poza przepływem energii przez omawiany ekosystem przedstawiono też model obiegu azotu pochodzącego z gospodarki ludzkiej na wyspie, w szczególności wpływ nawozów sztucznych używanych w rolnictwie.

W rozdziale 4 zgodnie z tytułem „Podsumowanie i dyskusja wyników” omawiają autorzy takie zagadnienia, jak energia i rozwój, trendy w wydajności użytkowanej energii, zależność ekonomiki wyspy od energii z zewnątrz, rozważania nad hydrologią wyspy, wskaźnik zainwestowania a możliwości regionu (carying capacity), zalecenia dla planistów, przyszłość wyspy. Z ciekawszych danych: obecnie produkcja pierwotna rolnictwa wyspy czterokrotnie przewyższa produkcję pierwotną ekosystemów morskich wybrzeża na skutek wzrostu powierzchni upraw i intensyfikacji rolnictwa. Autorzy zalecają jako sposób na zapobieżenie deficytowi wody powtórne zabagnianie części osuszonych w XIX wieku bagien w celu magazynowania wody i wzbogacenia gleb w substancję organiczną. W wielu rejonach warstwy osuszonych torfów mierzyły 1-2 m. grubości, obecnie ich grubość liczy się na centymetry.

Wydajność użytkowanej energii wzrosła dwukrotnie w najbardziej energochłonnym przemyśle cementowym na skutek zmiany technologii produkcji, a także w przemyśle spożywczym i kopalnianym (kamieniołomy), zmniejszyła się natomiast wydajność w leśnictwie i przemyśle chemicznym.

Wskaźnik zainwestowania to stosunek energii pochodzenia naturalnego (fotosynteza, wiatr, fale morskie itp.) do energii poza-somatycznej z kopalni, elektryczności itp. Wskaźnik ten dla wyspy Gotland wynosi 0,2, dla Szwecji jako całości 1,7, dla USA 2,5, a dla południowej Florydy 13. Zatem stosunkowo nieznaczne dofinansowanie wyspy może dać duże efekty ekonomiczne, gdyby nie brak wody (carryring capacity).

Na zakończenie rozdziału autorzy dają 11 zaleceń dla planistów, jak mogą wykorzystać wyniki ich badań, względnie jakie badania należałoby jeszcze prowadzić.

Rozdział 5. „Rozważania ogólne o badaniach regionalnych”. W ostatnim rozdziale autorzy dzielą się swymi doświadczeniami zdobytymi w trakcie realizowanych badań. Obecnie prowadzi się setki, jeśli nie tysiące badań regionalnych, ale niewiele integruje badania ekosystemów naturalnych z gospodarką człowieka, jak to zrobiono w większym lub mniejszym stopniu w badaniach regionu południowej Florydy, Hong-Kongu, niektórych wysp Archipelagu Fidzi, Hawajów i ujścia rzeki Delaware. Autorzy omawiają zalety tych badań oraz podobieństwa i różnice w stosunku do ich własnych badań na wyspie Gotland.

W następnych podrozdziałach autorzy omawiają organizację badań, wypracowanie wspólnego „języka” dla przedstawicieli różnych dyscyplin biorących udział w badaniach i kłopoty z ich koordynacją. Szczegółowo omawiają technikę i kłopoty w zbieraniu materiałów. Wreszcie omawiają, co to jest ekologia systemowa. Autorzy rozumieją pod tym pojęciem badania całych ekosystemów włączając w to system ekonomiczny człowieka — badania systemowe przez badania dynamiki wielu zmiennych, ich współzależności w określonym czasie.

Projekt „Gotland” był podjęty raczej jako projekt teoretyczny. Celem było rozwinięcie podejścia systemowego do integracji ludzkiej ekonomiki z systemem ekologicznym i użycie energii jako jednostki unifikującej. W pracy wielokrotnie stosuje się przesłanki ekologiczne do badań systemu ekonomicznego, np. wykorzystanie znanego w ekologii problemu różnorodności gatunkowej a stabilności ekosystemów (badania Oduma, Maya, Pielou i innych) do oceny wpływu różnorodności źródeł energii na stabilność systemu ekonomicznego wyspy lub wprowadzenie do badań regionalnych pojęcia „carryring capacity” — odnośnie Gotlandu to brak wody.

Autorzy poza produkcją pierwotną środowiska lądowego wyspy Gotland nie uwzględnili następnych ogniw w obiegu energii, tj. dziko żyjących konsumentów wyższego rzędu.

Autorzy książki zdają sobie sprawę z pewnych słabych punktów i ograniczeń podejścia systemowego i modelowania w przyszłościowych prognozach. Często uwzględnienie wpływów szeregu zmiennych losowych zarówno środowiskowych, jak i zewnętrznych spoza systemu i przewidzenie reakcji systemu na te zmienne jest zadaniem niesłychanie trudnym.

Omaowaną pracę winien przeczytać każdy ekolog prowadzący badania ekosystemów, geograf i ekonomista prowadzący badania regionalne, a także decydenci by zdali sobie sprawę z konsekwencji swych decyzji.

Jan Pinowski

Franz Manfred Wuketits — *Jenseits von Zufall und Notwendigkeit, Biologische und kulturelle Evolution des Menschen*, Basel 1988, Edition Riannon, ss. 218.

Do niedawna dominowała wizja budowy nowego postępowego społeczeństwa. Twierdzono, że rozwój nauki, gospodarki i techniki przyczyni się szybko do urzeczywistnienia tej pożądanej wizji. W latach sześćdziesiątych i siedemdziesiątych wizja ta zaczęła się stopniowo załamywać, a podstawowym problemem nauk społecznych stały się liczne negatywne skutki dotychczasowego rozwoju społeczno-kulturowego, zwłaszcza techniki.

Istniejąca sytuacja stała się ostatnio przedmiotem licznych rozważań naukowych. Stawia się często podstawowe pytanie: „Czy człowiek istnieć będzie nadal na Ziemi, czy też skazany jest na szybką zagładę?”. Chociaż w przeszłości nie brakowało nigdy pesymistów, to jednak obecnie sytuacja jest wyjątkowa i niewątpliwie bardzo dramatyczna.

W obecnej sytuacji naukowcy podejmują próbę diagnozy, a także szkicują warunki konieczne dla przetrwania przyrody i ludzkiej kultury. Problematyka ta jest niewątpliwie bardzo złożona i nie sposób podać prostych recept. Zajęcie się nią wymaga niewątpliwie wnikliwej i szerokiej znajomości przyrody, kultury i społeczeństwa. Jest to trudne zadanie, gdyż w obecnych warunkach nauka podzielona jest na wąskie specjalności. Jeszcze trudniejszy jest problem optymalnego funkcjonowania społeczeństwa w długim okresie czasu. Tę bardzo ważną i niewątpliwie złożoną problematykę podjął ostatnio Franz Manfred Wuketits — autor interesującej książki zatytułowanej „Poza przypadkiem i koniecznością. Biologiczna i kulturowa ewolucja człowieka”. Wuketits należy do najbardziej znanych biologów i filozofów biologii niemieckiego obszaru językowego. Jest on autorem licznych książek i artykułów, które stają się często źródłem ożywionych sporów i dyskusji naukowych.

Ostatnia książka „Poza przypadkiem i koniecznością. Biologiczna i kulturowa ewolucja człowieka”, stanowi pewnego rodzaju podsumowanie dotychczasowego, bardzo bogatego już dorobku naukowego autora; nawiązuje on tu często do swoich poprzednich opracowań i ustaleń badawczych. Główną tezą autora jest przekonanie, że ludzkość potrzebuje obecnie „Nowego Oświecenia”. W tym celu — zdaniem Wuketitsa — konieczna jest dokładna rekonstrukcja naszej biologicznej i społeczno-kulturowej przeszłości. Według Wuketitsa, współczesna sytuacja jest poważna, gdyż: „Ogólnie człowiek nie nauczył się jeszcze prawidłowo stosować swój rozum, ani ograniczać własnej nierozumności” (s. 149). Ten paradoksalny fakt wynika stąd, że „ludziom nie udało się dotąd sterować destrukcyjnymi potencjałami prymitywnego zachowania, które są głęboko zakorzenione w filogenezie” (s. 145). Nawet obecnie wiele form ludzkiego zachowania wyprowadzić można z bardzo starych wzorców zachowania. Istnieje przy tym głęboka przepaść między rozwojem technologii, gdzie rzeczywiście wystąpił „ogromny postęp”, a pozostałymi osiągnięciami człowieka.

Także w przypadku gatunku ludzkiego ewolucja ma podstawowe znaczenie, gdyż „jest on rezultatem ewolucji biologicznej i społeczno-kulturowej. Włączony jest w ogólne procesy organicznego powstania. Wyszedł ze świata zwierzęcego i nosi do dzisiaj w sobie piętno tych istot, z których się rozwinął” (s. 191).

Książka F.M. Wuketitsa porusza szereg istotnych problemów związanych z kulturą i biologiczną ewolucją człowieka. Składa się ona z wprowadzenia („Zamiast przedmowy: w duchu Oświecenia”), siedmiu podstawowych rozdziałów („My — nasz największy problem”; „Od molekuly do myślenia — reguły gry ewolucji”; „Mały człokształt i małpoludy”; „Od przerażenia do zdumienia”; „Od zdumienia do działania”; „Nasza nieprzeczwycięzona przeszłość”;

„Poza wolnością i godnością, albo: Dlaczego być może nie będzie przyszłości dla człowieka”), zakończenia („Podsumowanie: Nadzieją jest „oświecony” człowiek”). Charakter uzupełniający mają słownik stosowanych w książce pojęć, skorowidz rzeczowy i osobowy.

We wprowadzeniu Wuketits nakreśla cele przyjęte w książce. Zdaniem autora, obecnie zagrożone jest w poważnym stopniu samo dalsze istnienie człowieka. Przy czym przyczyn należy szukać w działaniach zawinionych przez człowieka. Sytuacja współczesnego człowieka jest pod wieloma względami wręcz dramatyczna. Stąd też konieczne jest „Drugie Oświecenie”, które wywoła zmiany podobne do Oświecenia w XVIII wieku. Podstawowe znaczenie ma rozwój wiedzy odnośnie naszej przeszłości i upowszechnienie jej w działalności możliwie wielu ludzi. Jednocześnie powinno być ono oparte na dwóch podstawach ludzkiej egzystencji: rozumie i humanitaryzmie. Celem tego „Nowego Oświecenia” byłoby „rozświetlenie warunków istnienia humanitarnego człowieka w świecie, który staje się dla nas wszystkich coraz bardziej niebezpieczny” (s. 17). Wiedza naukowa musi mieć przy tym charakter encyklopedyczny, w tym sensie, jak w XVIII wieku.

Rozdział pierwszy przedstawia egzystencję człowieka jako podstawowy problem przyrodniczy, społeczny i duchowy. Punktem wyjścia jest teza autora, że: „Człowiek jest sam dla siebie największą zagadką. Jest on jedyną istotą żywą naszej planety, która sama dla siebie stała się problemem” (s. 21). Wuketits polemizuje tu z dwoma koncepcjami odnośnie istoty człowieka: humanistycznym emergentyzmem i biologizmem. Założenia humanistycznego emergentyzmu, które przyjmują, że „człowiek jest obrazem Boga, koroną stworzenia, punktem centralnym kosmosu” (s. 27), są przede wszystkim świadectwem ludzkiej zarozumiałości i arogancji w stosunku do przyrody. Przewijają się w nich także brak odpowiedzialności za skutki własnych działań. Wysoce niezadawalające są także różne koncepcje biologizmu traktujące człowieka jako „maszynę odruchową”, reagującą jedynie na bodźce środowiska, mogącą dowolnie kształtować swoje zachowania, lub genetycznie zaprogramowaną „maszynę do przeżycia”.

Współczesna wiedza naukowa przyjmuje, że człowiek nie jest „punktem centralnym” świata, ale jedynie „członem w długim łańcuchu ewolucji” (s. 31). Wuketits wskazuje tu, że Kopernik, Darwin i Freud stworzyli podstawy współczesnego poglądu na miejsce człowieka w przyrodzie. Szczególne znaczenie przypada teorii ewolucji, która obaliła nieadekwatną i pozbawioną podstaw naukowych koncepcję kreacjonizmu.

Wielkie odkrycia nauk przyrodniczych możliwe są do zrozumienia przez miliony ludzi bez względu na wszelkie granice narodowe, ideologiczne i religijne. Poznanie siebie (słynny imperatyw *„Nosce te ipsum!”*) jest niewątpliwie specyficzną cechą człowieka, który pyta: „Kim właściwie jestem?”, „Skąd przychodzę?”, „Dokąd zmierzam?”. Właśnie „Drugie Oświecenie” rozumiane jest m. in. jako bardziej efektywna możliwość wykorzystania istniejącej już wiedzy naukowej. Szczególne znaczenie ma poznanie uzyskane w wyniku krytycznej samorefleksji, właściwej wszystkim ludziom, o ile nie są oni całkowicie manipulowani przez określone doktryny.

Rozdział drugi przedstawia podstawowe założenia teorii ewolucji, które są konieczne, aby zrozumieć genezę człowieka („Od molekuly do myślenia. Reguły gry ewolucji”). Teoria ewolucji stanowi dzisiaj dobrze uzasadniony fakt naukowy. Ewolucja biologiczna odbywała się — jak to podkreśla autor książki — „poza przypadkiem i koniecznością, ponieważ nie polega ona na zwykłych przypadkach, ani też nie opiera się jedynie na konieczności rozwoju” (s. 44). W świetle współczesnej wiedzy biologicznej, powstanie człowieka należy rozumieć jako „naturalny wynik zmian progresywnych, jakimi charakteryzuje się w różnym stopniu cały rząd naczelnych” (s. 52).

Rozdział trzeci przedstawia złożone procesy antropogenezy, a zwłaszcza hominizacji, prowadzące do powstania współczesnego człowieka. Hominizacja stanowi wynik specyficznego „wzmocnienia” trzech trendów ewolucyjnych, które były już widoczne na początku ewolucji hominidów. Są to: tendencja do wyprostowanej postawy, przekształcenie górnych kończyn w precyzyjne organy wytwarzające narzędzia — i w końcu — tendencja do powiększenia pojemności i złożoności mózgu. Wszystkie te czynniki były między sobą wzajemnie powiązane, przy czym przejście do naziemnej lokomocji stanowiło czynnik wyzwalający hominizację.

Biologiczna ewolucja hominidów zawierała równocześnie początkowe warunki ewolucji kulturowej. Warunki te — w swoim dalszym rozwoju — rozwinęły własną dynamikę i oznaczają one zmianę kierunku ewolucji w przypadku gatunku ludzkiego. Wuketits tak wyjaśnia wzajemną zależność ewolucji biologicznej i rozwoju społeczno-kulturowego: „(...) zarówno kultury — jak i jej rozwoju — nie można bez reszty zredukować do zjawisk biologicznych, chociaż ewolucja biologiczna stworzyła niezbędne przesłanki rozwoju wszystkich zjawisk kulturowych. Kto to neguje, ten nie zrozumiał współczesnych nauk przyrodniczych, jak też imperatywu: „Poznaj samego siebie!”. Kultura nie może bowiem powstać w próżni, ale polegała na bardzo złożonych zmianach w strukturze organicznej ewolucji hominidów” (s. 86-87).

Rozdział czwarty omawia duchowe życie człowieka („Od przerażenia do zdumienia”). Właśnie życie duchowe stanowi najbardziej charakterystyczną cechę człowieka. Samorefleksyjna świadomość w sensie zastanawiania się nad własnym życiem i działaniem ujawniła się bardzo późno w ewolucji. W ujęciu Wuketitsa świadomość powstała powoli w toku procesów ewolucyjnych. Wszystkie zjawiska duchowe traktować trzeba jako specyficzne właściwości centralnego systemu nerwowego, względnie mózgu.

Wuketits przyjmuje za Schopenhauerem, że człowiek jest „*Homo metaphysicus*”, a więc istotą potrzebującą metafizyki. Zdaniem autora książki, wraz z powstaniem typowej ludzkiej świadomości, pojawiła się jednocześnie potrzeba metafizyki, a więc poznania świata poza sferą codziennego doświadczenia, potrzeba niejako „przeskoczenia” własnego życia i działania. Do najważniejszych kryteriów *Homo metaphysicus* i charakterystycznych cech świadomości należy wiedza o własnej śmierci, a więc własnym przemijaniu. Już około 60 000 lat temu rozwinął się kult zmarłych i pojawiła się wiara w możliwość indywidualnej nieśmiertelności. Powstanie religii, łącznie z kultem zmarłych i wyobrażeniami o życiu po śmierci, wynikało z egzystencjalnych potrzeb i konieczności wyjaśniania zjawisk przyrodniczych i społecznych. Według Wuketitsa, „Religię należy rozumieć jako psychologiczny mechanizm, który pomaga przezwyciężyć człowiekowi tragedię ludzkiego bytu, obojętnie czy konkretne treści religii są prawdziwe albo nie” (s. 103).

Człowiek jest jednak nie tylko „istotą metafizyczną”, ale równocześnie przekształca świat według swoich potrzeb. Jest on „*Homo faber*”, a więc istotą działającą i przetwarzającą przyrodę. U człowieka występują w szerokim zakresie zjawiska kultury. Jej wszechstronny rozwój umożliwił dopiero jednak wynalazek języka, który był decydującym czynnikiem w przyspieszeniu ewolucji kulturowej. Kulturowe informacje przenoszone są przy tym o wiele szybciej, niż informacje biologiczne (genetyczne). Wszelkie systemy kulturowe wyznaczane są przez komponenty technologiczne, społeczne i ideologiczne. Wszystkie te komponenty są ze sobą ściśle powiązane.

Przed prawie dziesięć tysięcy lat uległa znacznemu przyspieszeniu ewolucja społeczno-kulturowa; mówimy tu o „rewolucji neolitycznej”. Nastąpiło przejście od łowiectwa i zbieractwa do rolnictwa i hodowli zwierząt. Neolityczny przewrót obejmował zarówno zmiany technologiczne, jak też społeczne i ideologiczne. Doprowadziło to do powstania pierwszych ludzkich cywilizacji. Cywilizacja stanowi najwyższy stopień społecznej organizacji, jako najbardziej kompleksowa forma możliwych stosunków wzajemnych między jednostkami a społecznością.

W obrębie cywilizacji dokonuje się szybki rozwój społeczno-kulturowy. Jego podstawę stanowi nowa forma przenoszenia informacji. Każda wyższa kultura posiada jako przesłankę swojego powstania istnienie pisma. Jedynie wtedy działać mogą skutecznie tak charakterystyczne dla wyższych kultur instytucje orzecznictwa sądowego, instancje administracyjne, instytucje kształcenia zawodowego.

Ostatnio pojawiły się jednak różnorodne zjawiska, które Konrad Lorenz opisywał „jako inwolucyjne tendencje nowoczesnej kultury”. Inwolucja oznacza, ogólnie biorąc, tyle co degenerację, usztywnienie. Prowadzi ona w zakresie społeczno-kulturowym do utraty wrażliwości na podstawowe wartości moralne, niezdolność do rozpoznawania „dobrego”. Inwolucja jest skutkiem gwałtownego przyspieszenia rozwoju zjawisk kulturowych, szczególnie rozwoju technicznego. Jej symptomy są już powszechnie widoczne. Co więcej, współcześnie „intelektualna plastyczność

człowieka staje się drastycznie zawężona — zawężona do potrzeb zysku i kapitału — społeczeństwa kierowanego przez technikę komputerową i przemysł zbrojeniowy” (s. 148).

W rozdziale szóstym próbuje się odpowiedzieć na pytanie odnośnie przyczyn obecnej, kryzysowej sytuacji ludzkości. W przekonaniu autora mózg — centralny układ nerwowy — odpowiedzialny jest za wszystkie, specyficzne właściwości człowieka. Odnosi się do samorefleksyjnej świadomości, mowy artykułowanej, abstrakcyjnej zdolności myślenia. Mózg ludzki, jako podstawa anatomiczno-fizjologiczna i centrum sterowania wszystkich naszych sposobów zachowania, wykazuje — odnośnie swojej struktury i funkcji — zróżnicowane pod względem filogenetycznym warstwy.

Wygląda więc tak, jakby człowiek nie był w stanie dopasować swoje stare pod względem filogenetycznym popędy do dzisiejszych osiągnięć technologicznych. Ewolucja człowieka uległa więc jednostronnemu przyspieszeniu na płaszczyźnie kulturowej, albo lepiej powiedziawszy, na płaszczyźnie technologicznej, podczas gdy jego wyposażenie biologiczne nie zmieniło się od czterdziestu tysięcy lat, od czasu, gdy żył on jeszcze jako łowca i zbieracz w małych grupach społecznych. Ludziom nie udawało się — jak do tej pory — kierować destrukcyjnymi potencjałami prymitywnego zachowania, które są niewątpliwie głęboko zakorzenione w filogenezie. Stąd też człowiek jest nie tylko *Homo metaphysicus* i *Homo faber*, ale także „*Homo demens*”, a więc istotą niszczącą, przynoszącą destrukcję. Uwarunkowane jest to zarówno jego wyposażeniem biologicznym, jak też charakterem funkcjonujących instytucji społecznych. Człowiek jako istota kulturowa nie może negować swojej natury biologicznej, ale powinien on — zdaniem Wuketitsa — nauczyć się rozumnie z nią obchodzić. Dużą przeszkodą w zmianach staje się współczesny stopień „uspołecznienia” człowieka — ogromny rozwój różnego rodzaju struktur społecznych, zwłaszcza państwa. Wraz z powstaniem wyższych kultur, pojawiły się kompleksowe systemy społeczne, które przyporządkowują poszczególnej jednostce całkiem specyficzne zadania. Jednocześnie, owe systemy społeczne podporządkowują w coraz większym stopniu poszczególne jednostki. Jego rola w kształtowaniu *Homo demens* jest również niebagatelna.

W rozdziale siódmym wskazuje autor książki na podstawowe niebezpieczeństwa odnośnie przyszłości człowieka. Ocenia on pesymistycznie dotychczasowy rozwój społeczno-kulturowy. Jego kontynuowanie stanowi bezpośrednie niebezpieczeństwo dla przetrwania ludzkości już w następnych stuleciach. Wuketits stwierdza, że „istnieje wiele wskazówek, że nasza przyszłość nie zaistnieje. Stwierdzenie to, nie wynika wcale z pesymizmu, ale wyprowadza się je na podstawie istniejących faktów” (s. 166). Do najważniejszych czynników zagrażających naszej przyszłości zalicza autor książki: szybki wzrost ludności, nadmierną eksploatację zasobów przyrodniczych, wypieranie przyrody z naszej przestrzeni życiowej, umasowienie i manipulację społeczną, wyścig zbrojeń determinujący produkcję materialną i postawy duchowe.

Ciągły wzrost ludności stanowi dzisiaj największe niebezpieczeństwo dla przyszłości i, jak dotąd, ludzkość nie potrafi sobie poradzić z tym zjawiskiem. Dawne imperatywy wzrostu ludności i rozmnażania stały się obecnie swoim własnym przeciwieństwem, grożąc ogólną katastrofą. Ciągły przyrost ludności stawia bowiem pod znakiem zapytania przede wszystkim warunki dalszego godnego życia człowieka; dotyczy to zwłaszcza dużych miast. W krajach Trzeciego Świata wprowadzanie nowych technologii i industrializacja prowadzi także do coraz bardziej przyspieszonego zniszczenia naturalnych krajobrazów i biotopów.

Człowiek ogranicza coraz bardziej własną przestrzeń życiową. Nikt nie jest bowiem w stanie normalnie żyć w pełni zautomatyzowanym świecie zbudowanym ze stali i betonu. Niszczenie przyrody usprawiedliwiają często politycy rzekomą troską o zabezpieczenie miejsc pracy. Podporządkowanie przyrody interesom gospodarczym i politycznym stało się współcześnie ogólnie akceptowaną oczywistością. Wynikiem tego jest niszczenie własnej przestrzeni życiowej, to co współcześnie oferuje technika trudno oceniać jako przestrzeń nadającą się do normalnego ludzkiego życia (s. 181). Współczesne społeczeństwo ma charakter masowy. Jednostki są częścią ogromnych kolektywów, które oddziałują na nie w coraz większym stopniu. Nawet w społeczeństwach zorganizowanych demokratycznie, jednostki znajdują się coraz bardziej pod wpływem

aparatu państwowego. Coraz szerszy zasięg ma „upaństwowienie życia społecznego”; faktyczna władza polityczna znajduje się w rękach biurokratów politycznych i administracyjnych (ang. wyrażenie „political and official bureaucrats”). Nowe środki przekazu informacji umożliwiają daleko idącą indoktrynację jednostek i manipulację różnymi czynnikami życia społecznego.

Cechą charakterystyczną współczesnej cywilizacji jest ogromny wyścig zbrojeń. Jak słusznie stwierdza Wuketits: „Człowiek jest po raz pierwszy w historii twórcą i administratorem potwornej maszyny niszczenia, a naszą dzisiejszą epokę definiuje się głównie poprzez możliwość kolektywnego samobójstwa” (s. 185). Powstałe w ewolucji biologicznej zachowania agresywne nie wystarczają, aby wytworzyć współczesnego *Homo demens*. Obok biologicznych komponentów ludzkiej agresywności i destrukcyjności doszły tu jeszcze mechanizmy społeczne i ideologiczne. Rozważania Wuketitsa kończą się podsumowaniem: „Nadzieją jest „oświecony” człowiek”. Autor twierdzi, że jedyną naszą nadzieją jest oświecony człowiek, tylko wtedy będzie zabezpieczona przyszłość naszego gatunku (s. 196). W ostatnim zdaniu swojej książki zauważa jednak, iż „Być może odważny oświecony człowiek jest tylko utopią, ale jest on naszą jedyną nadzieją” (s. 198). Książka Wuketitsa zasługuje na uwagę polskich czytelników, zwłaszcza biologów, socjologów, kulturoznawców, filozofów. Przenika ją głęboko humanistyczna troska o dalsze przetrwanie ludzkości i godnego człowieka sposobu życia. Jego uwaga koncentruje się na obecnej sytuacji biologicznej i kulturowej człowieka, zwłaszcza w krajach rozwiniętych gospodarczo. Sytuacja ta ma obecnie charakter wręcz katastrofalny. Stąd też głównym postulatem jest rozpoznanie negatywnych zjawisk współczesności i próba odwrócenia tych niebezpiecznych trendów. Pewną wadą rozważań Wuketitsa jest ich niekiedy abstrakcyjny charakter, zwłaszcza w zakresie zainicjowania nowych tendencji rozwojowych w gospodarce i społeczeństwie.

Eugeniusz Kośmicki

Irenäus Eibl-Eibesfeldt — Der Mensch — das riskierte Wesen. Zur Naturgeschichte menschlicher Unvernunft. München-Zürich, 1988, Piper, ss. 277.

Irenäus Eibl-Eibesfeldt należy do najbardziej znanych współczesnych etologów. Niewątpliwie duże są jego zasługi dla rozwoju etologii ogólnej, rozumianej jako biologiczna nauka o zachowaniu. Eibl-Eibesfeldt znany jest przede wszystkim jako twórca etologii człowieka — interdyscyplinarnie ujętą naukę o biologii ludzkiego zachowania. Nauka ta zajmuje się zarówno biologicznymi podstawami zachowania, jak też rolą kultury w ludzkim behawiorze. Początki etologii człowieka sięgają już lat czterdziestych i pięćdziesiątych naszego wieku. Impuls w kierunku powstania etologii dały prace niedawno zmarłych etologów: Konrada Lorenza i Niko Tinbergena. Uczeń ci zajmowali się wprawdzie zachowaniem się zwierząt, dostrzegali jednak wiele podobieństw między zachowaniami zwierzęcymi a działaniami ludzkimi. Konsekwentnie koncepcje etologiczne w stosunku do człowieka zastosował dopiero jednak Eibl-Eibesfeldt. Uczony ten jest od roku 1975 kierownikiem samodzielnej Pracowni Badawczej Etologii Człowieka w Instytucie Maxa Plancka. Obecnie pracownia ma swoją siedzibę w górnobawarskim Andechs-Erling (około 15 km od Starnbergu). Eibl-Eibesfeldt jest autorem szeregu książek poświęconych problemom zachowania człowieka i motywacjom ludzkiego działania.

Najnowszą książką Eibla-Eibesfeldta jest opublikowana w 1988 roku praca „Człowiek ryzykująca istota. O historii naturalnej ludzkiej nierozumności”, wydana przez znane wydawnictwo Pípera. Książka ta składa się wyraźnie z dwóch oddzielnych części, których jednak nie wydzielił sam autor. W pierwszej z nich obejmującej sześć pierwszych rozdziałów („Przeżycie jako wartość kierunkowa”; „Podstawy walki o byt”; „Wzrost i strategia maksymalizacji istot żywych”; „Warunki postrzegania i myślenia”; „Przystosowania filogenetyczne w zachowaniu zwierząt i ludzi”; „Elementarne strategie interakcji”) omawia autor podstawowe problemy i obecny stan badań etologii człowieka. Autor książki „Człowiek — ryzykująca istota” wskazuje na różnorodne przystosowania filogenetyczne powstałe w procesie ewolucji. Dotyczą one głównie postrzegania

i działania receptorów, przetwarzania informacji, sposobów myślenia, a także wzorców zachowania. Eibl-Eibesfeldt stwierdza, że: „Badania ostatnich dziesiątków lat pokazały, że zwłaszcza nasze zachowania społeczne, ale także nasz sposób myślenia i postrzegania, są w decydującej mierze współokreślone przez przystosowania filogenetyczne” (s. 71-72). Do człowieka odnoszą się też podstawowe prawidłowości ewolucji biologicznej. Nawet dzisiaj zdolność do przeżycia w potomstwie, tzw. przekazanie swojego dziedzictwa genetycznego, pozostaje nadal kryterium przystosowania (fitness). Ludzka kultura wiąże się nadal ściśle z substratem biologicznym, tj. organizmem żywym. Osiągnięcia kulturowe są — zdaniem Eibla-Eibesfeldta — środkami, które rozwinęły się w służbie biologicznego przeżycia gatunku.

Już w tej części pracy Eibl-Eibesfeldt stawia dwa podstawowe pytania: Czy gatunek ludzki jest w stanie przetrwać w przyszłości? Co przeszkadza człowiekowi działać „bardziej rozumnie” w otaczającym go świecie? Nie można po prostu twierdzić, że wszystkiemu winne jest jedynie postępowanie innych ludzi. Odpowiedzi na powyższe pytania należy szukać w naszym dziedzictwie biologicznym. To ostatnie jest przystosowane do warunków niewielkich liczbowo społeczności, a także łowiecko-zbierackiego trybu życia. Przystosowania te okazują się często nieodpowiednie do warunków współczesnego społeczeństwa masowego i postępującej technicyzacji życia. Współczesny człowiek żyje w świecie, który sam stworzył, ale który jest dla niego pod wieloma względami nieodpowiedni. Stąd też coraz ważniejsze znaczenie ma poznanie ograniczeń biologicznych naszego gatunku, które można przezwyciężyć jedynie środkami kulturowymi.

Kultura stanowi jednak jakościowo nowe zjawisko w historii ewolucji. Jej znaczenia trudno nie doceniać. Właśnie dzięki niej człowiek ma zdolność do wpływania na dalszy swój rozwój poprzez wytyczanie określonych celów swoich działań. Niekiedy twierdzi się optymistycznie, że nie jest on już więc obiektem, ale podmiotem ewolucji. Wiadomo bowiem, że ewolucja biologiczna uczy się tylko na podstawie występowania katastrof. Natomiast człowiek — jako jedyna istota — jest w stanie ich unikać lub z góry im zapobiegać. Tak jest tylko potencjalnie, gdyż do tej pory te właściwości człowieka nie zostały jeszcze w pełni wykorzystane. Do problemów tych nawiązuje Eibl-Eibesfeldt w ostatnim rozdziale, gdzie rozważa miejsce człowieka w przyrodzie, poszukując odpowiedzi, kim właściwie jest człowiek („Ukoronowanie stworzenia? Wychodźca z przyrody?”). Przykładami takiego niewłaściwego zachowania jest postępujące niszczenie środowiska i ciągłe wojny. Według poglądu Eibla-Eibesfeldta: „Nasze przeżycie jest zagrożone przez nasz stosunek do przyrody i nastawienie wobec innych ludzi (...). Oba te warunki są wzajemnie ze sobą powiązane, ponieważ bez pokoju z przyrodą nie ma pokoju wśród ludzi” (s. 248). Celem rozwoju ludzkiej kultury jest nie tylko przeżycie człowieka, ale zabezpieczenie pełnego rozwoju człowieka i jego kultury. Stąd też „celem jest przeżycie uniwersalistycznego typu człowieka, który posiadać będzie możliwości dalszego rozwoju. Inteligencja, indywidualność, twórcze uzdolnienia i zaangażowanie humanitarno-społeczne powinny być cechami takiego otwartego typu człowieka” (s. 246). W rozważaniach swoich Eibl-Eibesfeldt próbuje przedstawić warunki utrzymania osiągniętego etapu rozwoju kultury i dyskutuje o możliwościach jej dalszego rozwoju.

W drugiej części książki autor omawia bardzo wszechstronnie podstawowe zagrożenia społeczne. Problematyka ta rozważana jest w sześciu rozdziałach („Zagrożenie przez strach”; „Od hipotezy do doktryny”; „Wolność a dążenie do władzy”; „Zbyt wiele dobrego”; „Przemoc i wojna: trwała dyskusja o agresji”; „Fatalna własna dynamika naszych wynalazków”). W rozdziałach tych rozpatruje Eibl-Eibesfeldt najważniejsze, jego zdaniem, zagrożenia współczesnej ludzkości: zagrożenie przez strach; kierowanie się niesprawdzonymi naukowo lub przestarzałymi doktrynami społecznymi; dążenie do władzy i ograniczanie ludzkiej wolności; nadmierna skłonność do „dobra” i „cnoty”; przemoc i wojnę; a w końcu fatalną własną dynamikę ludzkich wynalazków i organizacji. Wszystkie te zagrożenia wymagają głębokiego poznania naszych ograniczeń biologicznych i — jeśli to konieczne — ich przezwyciężenia metodami kulturowymi.

Współcześnie podstawowym problemem staje się strach przed dominacją innych, który jest jednocześnie strachem o własną podstawę egzystencji. Strach ten prowadzi do tego, że dążymy już niejako prewencyjnie do dominacji nad innymi ludźmi (s. 251). Przez większość swojej historii,

ludzką żyła w małych grupach opartych na osobistych stosunkach zaufania. Wraz z rozwojem wielkich społeczności (masowego społeczeństwa) narasta anonimowość stosunków między ludźmi oraz wzajemny strach i agresja. Staje się konieczne złagodzenie anonimowości w dużych miastach oraz stworzenie społecznego klimatu zaufania, aby usunąć niepewność i strach we wzajemnych stosunkach międzyludzkich. Możliwe są tu konkretne zmiany w zakresie budownictwa miejskiego i stworzenie możliwości wzajemnych kontaktów. Nadmierny strach wywołuje skłonność do autorytarnej władzy i zagrożenia liberalno-demokratycznej formy rządów. Ludzie tracą wtedy łatwo własną indywidualność i podporządkowują się demagogicznemu przywódcom, którzy „gwarantują” z góry spokój i porządek.

Wielu polityków i działaczy kieruje się często w swojej działalności niesprawdzonymi lub przestarzałymi już naukowo doktrynami. Do takich koncepcji zalicza Eibl-Eibesfeldt m. in. koncepcję oddziaływania środowiska reprezentowaną przez klasyczny behawioryzm. Ten ostatni opiera się na dwóch podstawowych założeniach: 1) Człowiek nie ma żadnych wrodzonych przystosowań filogenetycznych, przychodząc na świat jako „tabula rasa”. Wszystkie różnice między ludźmi sprowadzić można do zróżnicowanych doświadczeń w czasie swego rozwoju. 2) Wszyscy ludzie są sobie równi, a istniejące różnice są wynikiem wychowania i socjalizacji (oddziaływania środowiska społecznego). Koncepcja behawioryzmu w zaprezentowanej tu postaci została już dawno przewyżczona w nauce. Jest ona nadal bardzo popularna w sferach politycznych oraz w potocznej psychologii i środkach masowego przekazu. Jako fałszywe naukowo i szkodliwe społecznie ocenia także Eibl-Eibesfeldt koncepcje feministyczne i antyracjonalistyczne tendencje skierowane przeciwko osiągnięciom naukowym (np. próby restauracji tzw. naukowego kreacjonizmu).

Kwestia wolności i problem władzy miały od dawna kluczowe znaczenie w każdym społeczeństwie. W dyskusjach o wolności chodzi przede wszystkim o wolność społeczną. Występuje ona wtedy, gdy możemy decydować o naszym życiu na podstawie własnej woli, bez jej ograniczenia przez innych. Jako szczególnie silne ograniczenie naszej wolności, odczuwamy dominację innego narodu w życiu społecznym. Z problemem wolności wiąże się zawsze kwestia władzy i wyboru przywódców. W warunkach społeczeństw anonimowych problem ten staje się szczególnie drastyczny, gdyż wybór kandydata na przywódcę zależy często od potęgi określonej grupy interesów i zastosowanej propagandy. Nadmierne „ślepe posłuszeństwo” prowadzi często do zbrodni. Stąd też nakazem chwili staje się wychowanie do „krytycznego posłuszeństwa”.

Innym niebezpieczeństwem jest nadmierna skłonność do „cnoty” i „dobra”. Prowadzi to często do opłakanych skutków praktycznych. Według Eibla-Eibesfeldta wielu uznanych bohaterów, świętych i ascetów opanowanych było przez „szaleństwo cnoty”. Można tu wymienić nadmierną „miłość własnej ojczyzny”, co prowadzi łatwo do wrogiego stosunku wobec innych narodów, a nawet do skłonności do samobójczego bohaterstwa. Innym przykładem może być niszczenie kultury ludów pierwotnych przez przekazywanie im darmowej żywności lub działalność fundamentalistycznych misji chrześcijańskich, zwalczających w bezwzględny sposób ich kulturę i dotychczasowe wierzenia. Niebezpieczna dla przyszłego pokoju wewnętrznego jest także zgoda na zamieszkanie we własnym kraju na stałe obcych grup etnicznych, różniących się kulturowo i antropologicznie, co prowadzi łatwo do powstania mniejszości etnicznych i konfliktów międzygrupowych.

Bardzo trudnym problemem jest niewątpliwie problem agresji i wojny. W ujęciu etologów, agresja wynika z naturalnych właściwości organizmów i stwierdzić tu można liczne przystosowania filogenetyczne. Natomiast wojna stanowi typowy przejaw „ewolucji kulturowej”. Nie wystarczy samo potępienie wojny, ale konieczne jest też zrozumienie funkcji, jakie dotąd pełniła ona w stosunkach między społeczeństwami. Trzeba konflikty społeczne — rozwiązywane dotąd w krwawy sposób — rozwiązywać innymi, bezkrwawymi metodami. Konieczne jest stworzenie określonych przesłanek umożliwiających utrzymanie pokoju. Należy tu przede wszystkim usunięcie strachu i braku zaufania we wzajemnych stosunkach oraz zabezpieczenie podstawowych warunków ekonomiczno-ekologicznych (zachowanie naturalnego środowiska, kontrolowany przyrost ludności, zapewnienie warunków minimum egzystencji, usunięcie nędzy).

Duże niebezpieczeństwa wiążą się z własną dynamiką określonych odkryć człowieka. Odkrycia te lub instytucje zaczynają żyć „własnym życiem”, prowadząc do zagrożeń bytu ludzkości. Takim wynalazkiem okazał się samochód, który stał się środkiem imponowania innym ludziom. Wiele instytucji stworzonych do określonych celów funkcjonuje nadal, nawet po wypełnieniu swoich pierwotnie założonych celów. Należą tu instytucje zajmujące się melioracją, rozbudową dróg, przystosowaniem pól do upraw maszynowych (tzw. „oczyszczanie łąnów” — „Flurbereinigung”) itp. Największą skłonność do rozbudowy wykazują jednak takie instytucje, jak armia, szkolnictwo i administracja. Ich ograniczenie wywołuje sprzeciw, gdyż godzą w interesy wielu ludzi.

Obecnie ludzkości grożą poważnymi następstwami — według Eibla-Eibesfeldta — nasilające się skutki niewłaściwego rozwoju społecznego. Coraz więcej ludzi traci swoją indywidualność i samodzielność. Instytucje społeczne dążą do zabezpieczenia potrzeb, kierując ogół ludności na „dziecięcy” etap rozwoju. Koncepcja takiego rozwoju ludzkości przedstawiona została już pół wieku temu przez Huxleya. Stanowi ona niebezpieczną perspektywę dla dalszego rozwoju społecznego.

Eibl-Eibesfeldt odrzuca twierdzenie, że człowiek jest „celem stworzenia” i „wychodząc z przyrody”. Przeczą temu filogenetyczne mechanizmy zachowania człowieka i jego zależność od przyrody i jej zasobów. Autor we wnioskach końcowych stwierdza, iż: „Jeśli chcemy przeżyć, wtedy oznacza to rozbudzenie nowego poczucia odpowiedzialności na rzecz całej wspólnoty i nadchodzących po nas pokoleń. Nasz problem nie dotyczy tylko zwykłego przeżycia, ale także utrzymywania możliwości dalszej ewolucji. Zakłada to: uwolnienie od nędzy i ucisku, otwartą postawę duchową, akceptację pluralizmu duchowego i etnicznego, poznanie własnego postępowania i działania zabezpieczające przyszłość. Jedynie tak wyposażeni możemy przekroczyć próg trzeciego tysiąclecia” (s. 259).

Książka Eibla-Eibesfeldta stanowi ciekawą lekturę, także dla polskich czytelników. Przedstawia ona w przystępny sposób podstawowe problemy etologii człowieka, które są nadal w naszym kraju stosunkowo mało znane. Bardzo pouczająca jest też analiza najważniejszych zagrożeń z punktu widzenia etologii człowieka. Niektóre twierdzenia i poglądy Eibla-Eibesfeldta wywoływać mogą niekiedy dyskusję, a nawet gwałtowne sprzeciw. Całość książki „Człowiek — ryzykująca istota” przenika jednak głęboko humanistyczna postawa. Dążeniem autora jest przetrwanie otwartej postawy wobec problemów współczesności i zapewnienie dalszego swobodnego rozwoju kultury. Wydaje się, że celowe byłoby szybkie przetłumaczenie tej wartościowej i głęboko humanistycznej książki na język polski.

Eugeniusz Kośmicki

Gabriele Probst — Wildfrüchte. Köstlichkeiten und Heilmittel aus Wald und Flur. Stuttgart, 1986, Pietsch Verlag, ss. 163.

Owoce stanowią nadal ważny składnik naszego codziennego pożywienia. Dostarczają one wielu ważnych składników pokarmowych niezbędnych do zachowania zdrowia. Obok owoców pochodzących z upraw (sadów, plantacji) znane są owoce leśne, zwane często „owocami dzikimi”. Do niedawna w krajach kapitalistycznych prawie się nimi nie interesowano, gdyż powszechnie dostępne były tanie owoce uprawiane w sadach. Sytuacja ta ulega ostatnio szybkim zmianom, zwłaszcza pod wpływem ruchu ochrony przyrody, który ponownie „odkrywa” wartość „leśnych owoców”. Świadectwem tego jest m. in. bardzo interesująca książka Gabrieli Probst pt. „Owoce leśne. Przysmaki i środki lecznicze z lasów i pól”, opublikowana przez wydawnictwo Pietsch specjalizujące się w problematyce ochrony środowiska. Książka ta ma niewątpliwie dużą wartość dla wszystkich miłośników przyrody i jej aktywnego — chociaż zgodnego z wymogami ekologicznymi — wykorzystania.

Książka Probst składa się z dwóch części. W pierwszej omówiono ogólnie owoce leśne, zwrócono uwagę na podstawowe różnice między owocami leśnymi a owocami uprawianymi,

przedstawiono zagrożone skażeniami siedliska i potencjalne możliwości wchłaniania substancji szkodliwych, zajęto się też właściwościami leczniczymi tych owoców. Następna — druga część książki — zajmuje się szczegółowo poszczególnymi gatunkami owoców leśnych. Omówiono tu rośliny owocowe z rodziny różowatych, wrzosiowatych, berberysowatych, dereniowatych, przewrtnicowatych i cyprysowatych. Oddzielnie przedstawiono rzadkie leśne rośliny owocowe. Dość szeroko omówiono też trujące owoce leśne, które mogą wywoływać różne zatrucia, a nawet śmierć. Całość uzupełnia krótka informacja o literaturze przedmiotu.

Owoce leśne dały początek wszystkim známym odmianom owoców uprawnych. W ciągu tysiącleci występowała nieświadoma selekcja coraz większych i smaczniejszych owoców. Planowe tworzenie nowych odmian z tysiącami krzyżowań wystąpiło dopiero na przełomie XIX i XX wieku. Istniejące odmiany uprawne wyselekcjonowano więc dla zaspokojenia smakowych potrzeb człowieka oraz innych potrzeb ludzkich, takich jak prostota i szybkość zbioru lub łatwość przetwarzania. Współcześnie między owocami leśnymi i uprawowymi występują duże różnice w zakresie wielu składników chemicznych. Do najważniejszych należą różnice w składzie chemicznym: bogactwie witamin i soli mineralnych oraz właściwości smakowych. Do najsmaczniejszych owoców leśnych należy zaliczyć maliny, jeżyny, poziomki leśne, borówki czernice. Nie należy zbierać owoców leśnych wzdłuż ulic i autostrad, na obszarach opryskiwanych środkami ochrony roślin, w otoczeniu zakładów przemysłowych. Wiele owoców leśnych spożywać można bezpośrednio w stanie surowym. Większe ilości owoców trzeba jednak konserwować. Obecnie znanych jest wiele metod konserwowania — należą do nich: suszenie, wytwarzanie soków, przygotowywanie galaretek i dżemów, kompoty, zamrażanie, wytwarzanie likierów.

Sporo owoców leśnych ma cenne wartości lecznicze. Substancjami czynnymi są najczęściej olejki eteryczne, garbniki, kwasy organiczne, witaminy, substancje mineralne itp. Do najważniejszych owoców leczniczych należą: dziki czarny bez, śliwa tarnina, różne gatunki róż, głogi, maliny i jeżyny, borówka brusznica, borówka czernica, berberysy oraz jałowiec pospolity.

W następnej części książki omawia się szczegółowo poszczególne owoce leśne. Autorka zwraca tutaj uwagę nie tylko na cechy owoców, ale wyczerpująco przedstawia możliwości ich wykorzystania w gospodarstwie domowym. W tej części książki omówiono owoce jarzębiny (łącznie z odmianami uprawowymi), śliwę tarninę, różne gatunki jabłoni ozdobnych, czereśnię ptasią, dziką różę i pokrewne gatunki, czeremchę zwyczajną oraz pokrewne gatunki amerykańskie, różne gatunki irg, nieszpułkę zwyczajną, pigwowiec japoński, głogi, malinę właściwą, jeżynę, poziomkę leśną, borówkę czernicę, borówkę brusznicę. Przedstawione powyżej rośliny należą do najbardziej znanych i powszechnie zbieranych owoców leśnych. Szczególnie popularne są borówka czernica, malina, jeżyna oraz poziomka. Na szersze wykorzystanie zasługują natomiast jarzębina (autorka podaje tu szereg ciekawych przepisów kulinarnych), czeremcha (zwłaszcza gatunki północnoamerykańskie: *Prunus serotina* i *Prunus virginiana*), głogi (*Crataegus monogyna*, *C. oxycantha*). Przy omawianiu owoców leśnych autorka nie wymieniła jednak świdośliwy (*Amelanchier*), której owoce mogą być także wykorzystane do celów spożywczych (znana jest europejska świdośliwa jajolistna i liczne gatunki północnoamerykańskie). Z rodziny berberysowatych przedstawiono berberys zwyczajny i mahonię pospolitą. Ta ostatnia nie jest pochodzenia rodzimego, ale północnoamerykańskiego. Rokitnik zwyczajny zdobywa ostatnio dużą popularność jako źródło witamin. Do stosunkowo mało znanych owoców leśnych należy również dereń jadalny (*Cornus mas*). Nadal mało wykorzystywane są także owoce dzikiego czarnego bzu, który występuje pospolicie w lasach i zaroślach, a także wokół domostw. Owoce i kwiaty czarnego bzu mogą być wszechstronnie wykorzystane w gospodarstwie domowym. Natomiast owoce bzu koralowanego (*Sambucus racemosa*) nie są polecane przez autorkę, gdyż ich nasiona zawierają trujące substancje dla człowieka. Jałowiec zwyczajny stanowi cenną roślinę przyprawową i leczniczą. Ma również znaczenie przemysłowe.

Do rzadkich gatunków owoców leśnych zalicza Probst: jarzab domowy (*Sorbus domestica*), morwy (*Morus nigra*, *M. alba*), jarzab brzek (*Sorbus torminalis*) i jarzab mączny (*Sorbus aria*). Wszystkie one mają cenne owoce, które mogą być wszechstronnie wykorzystane w gospodarstwie

domowym. Ze względu na rzadkość należy dążyć do zwiększania ich występowania poprzez sztuczne nasadzenia. Natomiast do ginących roślin owocodajnych zalicza autorka żurawinę błotną (*Vaccinium oxycoccus*) i borówkę bagienną (*Vaccinium uliginosum*). Rośliny te stają się coraz rzadsze, gdyż zanikają siedliska ich życia.

W lasach występują również, niekiedy w dużych ilościach, owoce niejadalne lub trujące dla człowieka. Mogą być one spożywane przez dzieci, co prowadzi często do zatrucia, a nawet śmierci. Autorka wymienia tutaj dereń szwiedę i dereń biały, kalinę koralową i kalinę hordowinę, śnieguliczkę białą (*Symphoricarpos albus*), różne gatunki wiciokrzewów (*Lonicera*), ligustr pospolity, trzmielinę zwyczajną, ostrokrzew kolczasty (*Ilex aquifolium*), bluszcz pospolity i cis zwyczajny. Bardzo trujące owoce ma także pokrzyk wilcza jagoda (*Atropa bella-donna*) oraz czworolist pospolity (*Paris quadrifolia*). U dorosłego człowieka spożycie 4-6 jagód pokrzyku wilczej jagody prowadzi już do śmiertelnych zatruc. Autorka pominęła jednak w swoim opracowaniu takie niejadalne lub trujące owoce leśne, jak: wawrzynek wilcze lyko, kruszynę pospolitą i szakłak zwyczajny.

Książka Probst stanowić może ciekawą lekturę dla polskich czytelników. Łączy ona bardzo umiejętnie dużą wiedzę biologiczną z doskonałą znajomością praktycznego wykorzystania owoców leśnych w gospodarstwie domowym. Wiele owoców leśnych jest nadal rzadko wykorzystywanych, pomimo ich cennych właściwości. Należą do nich m. in. różne gatunki głogów, jarzębów, dziki czarny bez, czy też gatunki róż. Dotychczasowa literatura w języku polskim o owocach leśnych jest nadal stosunkowo uboga. Dlatego też książka Probst zasługuje na szerokie upowszechnienie i wykorzystanie w praktyce.

Eugeniusz Kośmicki

A. Tachtadżjan — Sistiema magnoliofitow. Izdat. Nauka. Leningrad. 439 str., 1987.

W okresie minionych kilku dziesiątków lat Armen Tachtadżjan nieustannie doskonalił rozpoczęte w 1942 roku dzieło poświęcone filogenetycznej klasyfikacji roślin kwiatowych. Poczynając od tej pierwszej próby, w której określa się zwolennikiem szyszko-kwiatowej teorii pochodzenia kwiatów, znamienity ten systematyk twórczo rozwija powiązania w obrębie ogromnej kilkuset tysięcy „rzeszy” gatunków okrytozależkowych. W obecnej wersji traktuje magnoliofity (= okrytozależkowe), jako grupę roślin pochodzenia monofiletycznego, podnosząc jednocześnie ich rangę do poziomu gromady. Wszystkie próby opracowania filogenii okrytozależkowych, łącznie z omawianą, świadczą z jednej strony o ugruntowanym *status quo* najważniejszych, wyznawanych przez Tachtadżjana zasad, z drugiej zaś o otwartości na osiągnięcia z dziedzin tradycyjnie zasilających systematykę (morfologia i anatomia porównawcza), a także korzystanie z najnowszych zdobyczy palinologii, embriologii, karpologii lub fitochemii.

Recenzowana książka jest dalszym rozwinięciem systemu prezentowanego przez Tachtadżjana w pracach z 1959 roku (Ewolucja okrytozależkowych) i z 1966 r. (System i filogeneza roślin kwiatowych). W stosunku do poprzednich wersji, obecny system odznacza się wyraźnie zwiększoną liczebnością taksonów wyższej rangi, tj. rodziny, rzędu i nadrzędu, przy czym uwaga ta odnosi się przede wszystkim do dwóch ostatnich jednostek.

System obejmuje łącznie 166 rzędów (w tym 38 należących do jednoliściennych) i 52 nadrzędy (w tym 16 reprezentujących jednoliściennych). Powiększanie liczby tych taksonów nie jest oczywiście zabiegami tylko mechanicznym. Dzięki temu rzędy zyskały znacznie na naturalności, a nadrzędy pozwalają sprawniej śledzić podobieństwa i tendencje ewolucyjne w omawianym makrosystemie. Szerokie przyjęcie się nadrzędów (stosowanych wcześniej, ale zarzuconych) jest zasługą Tachtadżjana, który je na nowo rozpowszechnił. Jednostki w randze nadrzędu i podklasy nabrały ponadto czytelności, której im przydaje nade wszystko konsekwentne stosowanie nomenklatorycznej typifikacji. Jednocześnie wypełniły one jakby „puste miejsca” w graficznym obrazie dotychczasowych systemów. Szczególnym osiągnięciem tego systemu staje się jego świetna dyspozycyjność dydaktyczna. Można zatem niemal przewidywać „zadomowienie” się tych dwóch kategorii

w dalszych pracach z zakresu systematyki magnoliofitów. W omawianym makrosystemie ważna rola przypada podklasom, których liczbę zwiększa Autor w stosunku do poprzednich wersji do 8 przez powołanie *Lamiidae*, a wyodrębnienie z *Asteridae*. Uznaje tym samym Tachtadźjan słuszność ujęcia Ehrendorfera z 1983 roku opublikowanego w 32 wydaniu „Lehrbuch der Botanik” Strasburgera.

Część wstępną wykorzystuje Autor na obszerny komentarz przedstawionego w książce systemu. Ujawnia podłoże poczynionych zmian w jednostkach dotąd różnie ujmowanych, na przykład omawia kategorie o „zamazanych” związkach lub niejasnych „loci”, wskazuje na prowizorium rangi innych. Rozdział ten stwarza także okazję do poczynienia krytycznych uwag pod adresem systematyków, którzy przedkładają kładym nad rozważania ewolucyjnego oceniania i wartościowania cech dla ustanawiania na ich podstawie rangi taksonu i jego miejsca w systemie. Tachtadźjan w ślad za Simpsonem chce tworzyć system ewolucyjny i dlatego traktuje go szerzej niż system filogenetyczny. Z tego względu, kluczowego znaczenia nabiera wykrywanie cech homologicznych, a także utrzymanie zasady wskazywania wartości cech metodą *a posteriori*.

Współczesne próby opracowania drzewa rodowego okrytozalążkowych są już w wielu miejscach zbieżne. Pozwala to na wypowiedzenie uwagi, że coraz częściej dowolność w budowaniu systemów ustępuje uznawaniu określonych zasad i metodologicznych prawideł. Jest przecież dziś powszechnym kanonem prymitywność magnoliowców, wtórność anemofilii wraz z ich monogamicznymi kwiatami i szereg innych właściwości. Omawiając swoją najnowszą klasyfikację Tachtadźjan przybliża czytelnikowi wybrane fakty, mówiąc o pewnej ciągłości idei stworzenia systemu ewolucyjnego. Sporo miejsca poświęca więc przypomnieniu botaników, których światłe hipotezy modyfikowały własną wizję klasyfikacji. Przede wszystkim wspomina niedocenionego przez ówczesny świat nauki Halliera, a następnie Bessey, Benthama i Hockera, Hutchinsona.

Podkreślając zasługi tych uczonych i aktualność niektórych głoszonych przez nich poglądów, odrzuca jednocześnie opinie upatrujące wywodenie jednoliściennych z *Ranunculaceae*, *Lardizabalaceae*, *Berberidaceae* lub im pokrewnych, a więc od form z wykształconymi trachejami i mającymi 3-bruzdowe ziarna pyłku. Przynajmniej ogólne, wspólne pochodzenie jednoliściennych i grzybieniówców (*Nymphaeales*) nie widzi tu również bezpośrednich powiązań, ze względu na wybitną specjalizację tych ostatnich, a więc na bardzo różny stopień dywergencji obydwu grup. W rozdziale tym rozważa Autor możliwości ustalenia pierwotnego ośrodka różnicowania się magnoliofitów. I tu wspomagającym argumentem jest homogeniczny charakter rzędów, zgodny z komarowskim sposobem wyjaśniania pochodzenia roślin. Zastosowanie tej metodyki wraz z obecnym rozmieszczeniem „żywych skamielin” (*Degeneria*) upoważnia do sformułowania opinii, że wysoce prawdopodobne centrum wykształcenia i różnicowania się magnoliofitów leży w trudnym do ścisłego określenia obszarze SE Azji (czyli NE Gondwany), a nie w zachodniej Gondwanie, jak utrzymują niektórzy botanicy amerykańscy. Ich hipotezę odpira Tachtadźjan szeregiem argumentów opartych na materiale kopalnym i współczesnym.

Omawiany system jest najbardziej szczegółowy ze wszystkich dotychczasowych, bowiem został doprowadzony do rodzaju włącznie. Zdaniem Tachtadźjana magnoliofity liczą nie mniej niż 250 tys. gatunków zebranych w około 13 tys. rodzajów i 533 rodziny. Najbogatsze rodziny mają tylko listę najważniejszych rodzajów lub ich wybór. Niewątpliwą zaletą dla interesujących się systematyką jest podział na podrodziny i plemiona, przeniesiony z najnowszych rewizji systematyknych łącznie ze wskazaniem ich autora.

Plan diagnoz poszczególnych taksonów od klasy po rodzinę na ogół podporządkowany jest ogólnemu schematowi. W charakterystyce podklas wykorzystane są cechy nieczęsto eksponowane, np. rodzaj struktur idioblastycznych, typ aparatów szparkowych, stosunek zarodka do nasienia, tendencje ewolucyjne. Z kolei rodzina obok danych dotyczących liczby rodzajów i gatunków zawiera geograficzną charakterystykę rozmieszczenia i zakres haploidalnej liczby chromosomów.

Książka ma szereg użytecznych rozwiązań, z których wyróżnić wypada alfabetyczny skrowidz łacińskich nazw taksonów, wydrukowanych zróżnicowaną czcionką, co znakomicie ułatwia wyszukiwanie ich według potrzeby.

Pożyteczną rolę spełniać będzie bibliografia, zawierająca imponującą liczbę ponad 1000 pozycji, z czego sporą część stanowią prace opublikowane na świecie w ostatnim 15-leciu.

Strona edytorska książki bez zarzutu, a godna szczególnego podkreślenia jest dbałość o bezbłędny druk. Pozytywne wrażenie dopełnia estetyczny wygląd książki, jej solidna oprawa, zapewniająca potrzebną trwałość w jej użytkowaniu.

Karol Latowski

Srawnitelnaja anatomija semjan. A.L. Tachtadžjan (red.). Tom I. Odnodolnyje. 317 str. 1985 r. Tom II. Dwudolnyje (*Magnoliidae, Ranunculidae*). 256 str. 1988 r. Izdat. Nauka. Leningrad.

Spośród organów roślin kwiatowych do najsłabiej poznanych należą owoce, a szczególnie nasiona. Widocznym objawem takiego stanu są opisy taksonów w przewodnikach do oznaczenia lub też we florach, w których o nasionach mówi się niewiele.

Tej ogólnej oceny nie zmienia klasyczne już dziś dzieło Netolitzky'ego z 1926 r. będące podsumowaniem ówczesnego stanu wiedzy o budowie wewnętrznej nasion okrytozalążkowych, a także kilka innych publikacji o ponadrodzajowym i ponadregionalnym zakresie.

Jednocześnie w minionym półwieczu ogłoszono drukiem mnóstwo prac, które wyłącznie lub częściowo poświęcono zagadnieniom morfologiczno-anatomicznym owoców i nasion. Ponieważ nie powołano dotąd do życia specjalistycznego wydawnictwa o tematyce karpologicznej, mamy do czynienia ze zrozumiałym, ale i bardzo znacznym rozproszeniem bibliograficznym. Stąd też dotkliwy brak opracowania umożliwiającego prześledzenie budowy wewnętrznej tych organów, a która zestawiona porównawczo mogłaby służyć gronu botaników różnych specjalności.

Niedostatek ten wydaje się być już zażegnany. Oto bowiem wieloosobowy zespół z Instytutu Botaniki im. Komarowa w Leningradzie pod kierunkiem Tachtadžjana w ciągu 3 lat wydaje dwa tomy „Porównawczej anatomii nasion”.

Tom I zawiera opisy 78 rodzin, a więc 3/4 wszystkich znanych rodzin z klasy jednoliściennych. Układ taksonomiczny tego dzieła będzie odpowiadał systemowi Tachtadžjana z 1980 r., z tym tylko wyjątkiem, że jednoliścienne otwierają, zamiast zamykać, przegląd. Już sam prolog zapowiada dzieło najwyższego lotu. Rozpoczyna je niezwykle cenny i bardzo dobrze opracowany alfabetyczny słownik terminów, w jakim spotyka się każdy kto szczegółowiej rozpatruje omawiane diaspory bądź w celach identyfikacyjnych, bądź też analizuje ich budowę zewnętrzną lub wewnętrzną. Słownik zawiera ponad 200 przystępnie omówionych haseł. Autorzy zadbali przy tym o umieszczenie przy nich najczęściej stosowanych synonimów, zestawili łacińskie odpowiedniki, a także wzbogacili słownik trafnie dobranymi ilustracjami schematycznymi, względnie koniecznymi szczegółami. Pożyteczność ich szczególnie jest znacząca wtedy, gdy idzie o podobne utwory towarzyszące nasionom, a mające różne pochodzenie (np. *arillus* i *arilloid*) lub gdy chodzi o pojęcia mniej znane. Z kolei objaśnienia terminów powszechnie używanych (nasienie, łupina nasienna, zarodek, liścienie, bielmo, zalążek, haustorium, halaza) poza definicją mają bogaty zestaw informacji związany z ich różnorodnością i prawidłowościami. Dodatkowo podnoszą one ogólną ocenę słownika tym bardziej, że w nielicznych opracowaniach karpologicznych zakres słowników jest niewielki i zwykle nie wybiega poza zestaw akademickiego podręcznika botaniki.

Charakterystyka poszczególnych rodzin ma zawsze taką samą kompozycję, którą rozpoczynają wiadomości o typie morfologicznym owocu, by następnie przedstawić cechy budowy nasion, podać typ zalążka, omówić morfologię łupiny nasiennej oraz topografię zróżnicowania komórek testy i tegmenu, charakter bielma, typ zarodka i jego wielkość w odniesieniu do całego nasienia. Oryginalnym uzupełnieniem zagadnień strukturalno-funkcjonalnych jest opis typu i przebiegu wczesnych faz kiełkowania. W sumie jest to charakterystyka daleko wykraczająca poza statyczny opis poszczególnych taksonów. Każda z tych części jest ilustrowana literaturowymi bądź oryginalnymi przykładami konkretnych gatunków. Im bardziej poznana jest dana rodzina, tym bogatszy jest jej opis i dokumentacja rysunkowa. Ponadto każda rodzina zawiera spis zbadanych

taksonów oraz chronologiczny wykaz badaczy, w którym umieszczono prace nawet z lat 80, a więc najnowsze.

Kopalią wiadomości jest zestawione piśmiennictwo, z którego Autorzy korzystali. Obejmuje ono łącznie około 1000 pozycji.

Tom II zawiera morfologiczno-anatomiczną charakterystykę nasion 57 rodzin wchodzących w skład dwóch grup stojących na początku filogenetycznego systemu magnoliofitów Tachtadźjana z 1987 r. Są to: *Magnoliidae*, *Ranunculidae*. W obrębie poszczególnych prezentowanych rodzin jest zachowany taki sam układ, jak w tomie I. Literatura obejmuje 700 pozycji, a poza bogatą szatą ilustracyjną uwagę zwracają zdjęcia z mikroskopu scanningowego.

Obydwie książki zapowiadane przez Autorów wielotomowego wydawnictwa odznaczają się dobrym poziomem technicznym, co przy tablicach z rysunkami ma znaczenie szczególne. Wyróżnia je także solidna i estetyczna oprawa.

Warto przy okazji stwierdzić, że polski dorobek karpologiczny jest w recenzowanych książkach reprezentowany przez pracę Z. Macher (*Paris*) i S. Marka (*Scirpoideae*, *Rhynchosporoideae*, *Caricoideae*). Kilka innych oryginalnych publikacji zostało niestety pominiętych. Należy jednak żywić nadzieję, że kolejne tomy będą uwzględniały prace naszych karpologów, a jedyną wadą omawianego dzieła może okazać się niski nakład, utrudniający pozyskanie go do własnego księgozbioru.

Karol Latowski

R.E. Longton — The biology of polar bryophytes and lichens. ss. 391, 118 rycin, 39 tabel. Cambridge University Press, Cambridge-Sydney, 1988.

Mimo dużego wzrostu zainteresowań badaniami polarnymi w ostatnich latach, stosunkowo mało ukazuje się syntetycznych prób przedstawienia zintegrowanej wiedzy o roślinności Arktyki i Antarktyki. Wybitne dzieło Longtona z Uniwersytetu w Reading w zupełności spełnia rolę takiego opracowania, choć autor ograniczył swoje rozważania do dominantów ekosystemów tundry polarnej, tj. mszaków i porostów. Książka rozpoczyna się od omówienia roli obydwu licznie reprezentowanych grup roślin o znaczącej funkcji w rozwoju pionierskich stref roślinności. Nie pomija także ich roli w ekologicznym łańcuchu przepływu energii w ekosystemach naturalnych, jak i zmienionych przez człowieka. Ekologiczne warunki roślin stref polarnych określone zostały przez pomiar zużycia energii, ekologiczne relacje wymiany CO₂, pojemność wodną darni dużych mchów (*Calliergon*, *Dicranum*, *Polytrichum*) i porostów (*Cladonia*), odporność na stress, charakter wegetatywnego wzrostu i inne procesy fizjologiczne. Biologia rozwoju natomiast jest potraktowana jako część ekologii populacji, typologii potencjalnych zasięgów gatunków oraz indywidualnych przystosowań do polarnych warunków. Autor postanowił dać w ośmiu rozdziałach przegląd złożoności tych zagadnień. Wychodząc z założenia, że rozległe obszary Arktyki i Antarktyki stwarzają podobne warunki egzystencji organizmów, podaje tylko najistotniejsze różnice odnoszące się do geologii, typografii, klimatu, zbiorowisk oraz właściwości flory mszaków i porostów. Okazuje się, że podstawowe różnice obu stref dotyczą występowania gatunków oraz struktury zbiorowisk roślinnych. Stąd odmienne są zasady klasyfikacji typów zbiorowisk, wzrostu darni i sukcesji. Odrębność tych zjawisk jest wyraźna w strefie chłodnej Antarktyki i Arktyki oraz zimnej Antarktyki. Charakteryzowana jest też roślinność umiarkowanej i chłodnej strefy regionów polarnych, które odznaczają się odmienną strukturą darni mchów z udziałem wątrobowców i porostów oraz obecnością kilku gatunków traw, turzyc i karłowatych roślin dwuliściennych. W miejscach podtopionych pewną rolę odgrywają też glony. Longton proponuje, by dla celów uściślenia klasyfikacji roślinności uwzględniać podział na dziesięć grup, dla których w skrajnych przypadkach dominantami są częste gatunki roślin kwiatowych. Proponuje więc by wydzielać strefy: umiarkowaną, chłodną, zimną i mroźną. Są one bardzo zróżnicowane w Arktyce, natomiast w Antarktyce odznaczają się prostą i ubogą strukturą florystyczną zbiorowisk.

Typy wzrostu darni roślinności mszystej określone zostały w 11 grupach w zależności od wysokości, sposobu rozgałęzienia łodyżek i stopnia zwartości darni (tab. 2.2). Natomiast typy wzrostu plech porostowych charakteryzuje w 3 wcześniej już określonych grupach: skorupiastych, listkowatych i krzaczkowatych. W 1 i 2 grupie wyróżnia jeszcze po trzy podgrupy (tab. 2.3). Do tych dużych jednostek dostosowane zostało określenie średnich wartości wegetatywnego wzrostu, w tym tzw. modelowe średnie wzrostu skorupiastych gatunków *Buellia* i *Rhizocarpon*. Ta część książki jest szczególnie ważna w badaniach terenowych pracowników stacji polarnych, jak i przy opracowywaniu wyników pomiarów.

Rozdziały traktujące o eksperymentalnych badaniach ekologicznych zostały opracowane w oparciu o koncepcje innych autorów i są doskonale dokumentowane wykresami, tabelami, rysunkami i fotografiami. Analizując dane o wartości energetycznej i popielności oraz zawartości w mszakach i porostach lignin, polisacharydów, protein, jak też siedmiu podstawowych pierwiastków (N, P, K, Ca, Mg, Fe, Zn) uzasadnia autor przyczyny, dla których rośliny te są podstawą odżywiania wielu zwierząt, jak lemingi, karibu, renifery. Przy czym znaczną rolę w procesie ich odżywiania spełniają mchy. Gęsi arktyczne najchętniej zjadają brunatne mchy zawierające kwasy tłuszczowe. Nienasycone kwasy tłuszczowe ulegają rozkładowi w ich przewodach pokarmowych nawet w niskich temperaturach. Odżywianie się mchami jest korzystne nawet dla młodych ptaków do ciała których kwasy te dostają się z jaj.

Zmiany w ekosystemach polarnych są powodowane przez sprowadzanie obcych gatunków, jak króliki w Subantarktyce (zjadające całkowicie trawę *Poa foliosa*), czy renifery na Południowej Georgii i Kerguelenach (wyniszczające lokalnie krzaczkowate porosty). Druga grupa zmian to fizyczne zniszczenia w sąsiedztwie ludzkich osiedli, baz i lotniczych dróg. Może najgroźniejsze w przyszłości to skażenia atmosfery dwutlenkiem siarki, ciężkimi metalami, kwaśnymi deszczami oraz postępującą koncentracją pierwiastków promieniotwórczych takich, jak cez 137. Wzrastające skażenia w obszarach Arktyki, np. na Alasce, stanowią ważny powód prowadzenia badań monitoringowych i ochrony środowiska polarnego. Pierwsze pomiary skażeń na Alasce odnoszą się do lat 1950-1960, a radioaktywność od 1980 r. Inne poruszane przez Longtona problemy, jak chociażby biologia rozwoju, ewolucja, endemizm, typy zasięgów mają obszerną literaturę.

Książka Longtona ma jeszcze i ten twórczy walor, że jest oparta na najnowszych badaniach i bogatej trudno dostępnej literaturze. Często, gdy niektóre rozdziały mają skrócony tekst, to nader liczne wykresy, tabele i szkice są wyczerpująco objaśnione. Jedno jest pewne, że przyswojenie sobie metodycznego zakresu tego wybitnego dzieła pomoże rozszerzyć problematykę badawczą naszych polarników, o których osiągnięciach autor dużo już wie.

Kazimierz Karczmarsz

A. Cronquist — The evolution and classification of flowering plants. 2 wyd., ss. 555, 26 rycin, 3 tablice z portretami, 1 tabela. New York Botanical Garden, Allen Press, Inc., Lawrence, Kansas, U.S.A.

Pierwsza książka Cronquista o nowej klasyfikacji roślin kwiatowych ukazała się w 1968 r., natomiast pierwsze wydanie interesującej nas syntezy w 1981 r. pt. „Pełny system klasyfikacji roślin kwiatowych”. Jednakże krótki okres dzielący obydwie wydania znamionowały dojrzewania nowych syntez w taksonomii i ewolucji roślin, ustalenia kladystycznej metodologii Humphriesa i Funka, ujednolicenie systemu *Magnoliophyta* Tachtadzjana, jak też najnowsze stwierdzenia paleobotaniczne z poziomów stratygraficznych górnej kredy. Są to główne motywy podjęcia się przez autora opracowania drugiego wydania.

Całość opracowania składa się z obszernych 7 głównych rozdziałów podzielonych konsekwentnie na podrozdziały. Pozycje najnowszej literatury podane są na końcu każdego z rozdziałów. W pierwszym rozdziale o taksonomii autor przedstawia taksonomiczną hierarchię jednostek systematycznych, ocenę systemu naturalnego, koncepcje topologiczne, wartości cech, wielkość,

zakres i poziomy taksonów. Zawsze, kiedy tylko istniały stosowne warunki poznania naukowego, autor zajmował pozytywne stanowisko wobec filogenetycznej koncepcji taksonomii roślin kwiatowych (monofiletyzm, paralelizm, kladyzm, dane paleobotaniczne). Przedstawił też zalety stosowania numerycznej taksonomii, badania stosunków pokrewieństwa grup taksonomicznych oraz ocenę roli regulujących genów w procesach specjacji według nowych koncepcji ewolucyjnych. W rozdziale o gatunku i niższych taksonach autor omawia trudne i często dyskusyjne kryteria gatunku. W oparciu o znany podział Mayra dyskutowane są główne kryteria płciowości, praktyczne ujmowanie typów gatunku biologicznego u roślin, kryteria ekologiczne, hybrydyzacja, aneuploidy, poliploidy, autopoloidy i allopoloidy.

W trzecim rozdziale o specjacji autor rozpoczyna przegląd od oceny specjacji u zwierząt, jako dobrze udokumentowanej w teorii Mayra. Dla roślin kwiatowych przyjmuje natomiast sześć możliwych i dotychczas zbadanych typów specjacji: 1) mayrowską, 2) katastroficzną selekcję, 3) lokalną ekologiczną, 4) geograficzną, 5) fyletyczną i 6) hybrydyzacyjną.

Czwarty rozdział — o pochodzeniu roślin okrytonasiennych — przedstawia cechy rozwojowe dużych jednostek, ocenę danych paleobotanicznych, grupy o prymitywnych cechach wykazujących podobieństwa ze szpilkowymi (budowa drewna), gniotowcami (budowa drewna i kwiatów), sagowcami, bennetitami, paprociami nasiennymi i kajtoniami. W całości dzieła tylko ten rozdział odznacza się skromnością faktów i akademickim sposobem wykładu.

Bardzo wartościowy piąty rozdział poświęcony ewolucji cech jest interesujący mimo, że ocenia w nim autor grupy cech, które są traktowane jako dyskusyjne także w innych poważnych systemach. Za pierwszoplanowe uważa Cronquist określenie pierwotnych cech i kierunków rozwoju, właściwości cech najstarszych grup okrytonasiennych, ekologii i ich rozmieszczenia na ziemi. Z zakresu morfologii wyodrębnia sposoby wzrostu, typy budowy liści, szparek, przylistków, budowy naczyń, drewna i łyka, miążgi oraz wiązek przewodzących. Jako wyodrębnione zagadnienie traktuje on w ewolucji roślin różnicowanie budowy kwiatu i kwiatostanu. Należy podkreślić, że w interpretacji tak trudnych problemów wykorzystane zostały najnowsze osiągnięcia z anatomii porównawczej roślin.

Obszerny i ważny dla zrozumienia zasad systemu Cronquista jest rozdział szósty. Zawiera on przegląd rzędów i rodzin roślin dwuliściennych oraz krótkie charakterystyki i porównawcze klucze 6 podklas (*Magnoliidae*, *Hamamelidae*, *Caryophyllidae*, *Dilleniidae*, *Rosidae*, *Asteridae*) w obrębie klasy *Magnoliopsida*. Zamieszczone są też klucze do rodzin i obszerna literatura. Kryteria metodologiczne postępowania przy systemie klasy *Liliopsida* są podobnie wartościowane, jak w przypadku klasy *Magnoliopsida*. Wśród jednoliściennych, czyli w klasie *Liliopsida* autor wyróżnił 5 podklas (*Alismatidae*, *Arecidae*, *Commelinidae*, *Zingiberidae*, *Liliidae*). Pełny zarys przedstawionego systemu zawierają ss. 503-517.

Słowniczek terminologiczny ze skrótowymi definicjami pojęć z zakresu systematyki roślin ułatwia w znacznym stopniu zrozumienie treści tej interesującej książki. Do jej pełnej oceny należy dodać interesujący fakt historyczny. Autor przedstawił w analizie bogatych faktów także najważniejsze założenia wielkich systemów i podstaw ewolucji roślin okrytonasiennych od de Candolle'a do Tachtadzjana i twórców teorii ewolucji syntetycznej od Simpsona do Mayra.

Kazimierz Karczmarsz

Bryostephane Steereana: a collection of bryological papers presented to William Campbell Steere on the occasion of his 80th birthday. William R. Buck (red.). Memoirs of the New York Botanical Garden, Vol. 45. New York, 1987, The New York Botanical Garden. ss. X + 671.

W listopadzie 1987 roku 80 rocznicę urodzin obchodził William Campbell Steere, znakomity briolog amerykański, którego osiągnięcia naukowe i zasługi organizacyjne są powszechnie znane w briologii i zbyteczne jest powtarzać je w tym miejscu. Ze zrozumiałych względów szczególnie wiele ma Mu do zawdzięczenia briologia amerykańska, której potęgą był jednym z współtwórców.

Nic więc dziwnego, że pracownicy Ogrodu Botanicznego w Nowym Jorku, instytucji, której Steere był wieloletnim dyrektorem i która ma również niejedno do zawdzięczenia temu człowiekowi, postanowili uczcić tę okrągłą rocznicę Jego urodzin w specjalny sposób, dedykując Mu cały tom swoich „Memoirs”.

Trudu redagowania tego specjalnego tomu podjął się William R. Buck, następca Steere’a na stanowisku briologa w tej instytucji. W rekordowo krótkim czasie, bo w ciągu sześciu miesięcy zaproszeni autorzy musieli dostarczyć gotowe manuskrypty. Brać briologiczna wywiązała się z tego zadania znakomicie i w wyznaczonym czasie 83 autorów nadesłało 67 prac, które złożyły się na niniejszy tom. Całość dopełnia 68 artykuł (pierwszy w kolejności) zatytułowany „A letter from Dorothy”. W formie listu napisanego do redaktora tomu, żona Steere’a Dorothy, przedstawia ich wspólne życie. Jest to jedyne w swoim rodzaju *curriculum vitae*, będące ciekawą lekturą dla wszystkich interesujących się historią briologii.

Wszystkie artykuły zostały podzielone na 9 grup tematycznych, odpowiadających problematyce badawczej, którą zajmował się Jubilat w ciągu swego długiego i pracowitego życia. Są to (w nawiasie podana jest liczba prac): a) historia briologii i biografie (4); b) morfologia, anatomia i cytologia (8); c) fizjologia i ekologia (4); d) florystyka — Ameryka Północna (6); e) paleobriologia (2); f) florystyka — Ameryka tropikalna (9); g) briogeografia (3); h) florystyka — Australia, Oceania i Antarktyka (24); i) monografie (9).

Jak zwykle w takich okazach tom zawiera wiele eponimowych nazw gatunkowych i rodzajowych dedykowanych Jubilatowi. Nie inaczej jest również i w tym wypadku. Chociaż Steere był wcześniej uhonorowany w dziesiątkach tego typu nazw, to eponimy nadane w tak szczególnej chwili mają swoją wymowę i świadczą o wielkim szacunku, jakim Jubilat jest powszechnie darzony. Kolekcja nazw eponimowych dedykowanych Steere’owi powiększyła się o trzy nazwy rodzajowe (*Steereochoila* Fulford, *Steereomitrium* Campbell i *Steerecleus* H. Robinson) oraz osiem nazw gatunkowych (*Radula steerei* Grolle, *Frullania steereana* Hattori, *Racomitrium steerei* Griffin, *Schistidium steerei* Ochyra, *Anomobryum steerei* Shaw, *Orthotrichum steerei* Lewinsky, *Leucomium steerei* Allen i *Pylaisiella steerei* Ando et Higuchi).

Jako całość jubileuszowy tom nowojorskich „Memoirs” prezentuje się niezwykle okazale zarówno od strony naukowej, jak i edytorskiej. Szereg ogłoszonych tu drukiem prac można zaliczyć do wyjątkowych osiągnięć naukowych w briologii. Na szczególną uwagę zasługują tu rewizje taksonomiczne szeregu rodzajów i rodzin mchów i wątrobowców, m. in. *Leucomium* (Allen), *Fissidens* subg. *Octodiceras* (Pursell), *Mastigophoraceae* i *Chaetophyllopsidaceae* (Schuster), *Orthotrichum* w Ameryce Południowej (Lewinsky) czy *Cyrtopodaceae* (Sastre-De Jesus). Dużą wartość naukową ma kilka opracowań syntetycznych, będących podsumowaniem wieloletnich prac ich autorów, np. rozprawa o elemencie holarktycznym wątrobowców w tropikach (Gradstein i Váňa), przeglądowa praca o znaczeniu struktury zarodników w taksonomii rodziny *Plagiotheciaceae* (Ireland) czy studium o rozmieszczeniu geograficznym, specjacji i problemach filogenetycznych w rodzaju *Syrrophodon* (Reese). Nie znaczy to wcale, że pozostałe prace o charakterze szczegółowych studiów, są mniej ważne lub o mniejszym ciężarze gatunkowym. Wszystko to sprawia, że z tego tak pięknie prezentującego się dzieła cieszy się nie tylko Szacowny Jubilat, ale również cała brać briologiczna w całym świecie, która otrzymała do rąk bardzo pożyteczną, a miejscami pasjonującą lekturę.

Ryszard Ochyra

Creu Casas, Montserrat Brugués, Rosa M. Cros, Cecilia Sérgio — Cartografia de Briòfits. Península Ibèrica i les Illes Balears, Canàries, Açores i Madeira. Fascicle I: 1-50. Institut d’Estudis Catalans, Barcelona, 1987 („1985”). ss. 154, 50 map folio.

Ostatnie ćwierćwiecze jest okresem niezwykle pomyślnego i wszechstronnego rozwoju badań briologicznych w państwach Półwyspu Iberyjskiego. Jest to zasługą sporej grupy młodych i prężnie działających briologów, skupionych w kilku ośrodkach uniwersyteckich, którym patronuje

niezwykle zasłużona badaczka mszaków Hiszpanii, Mme Creu Casas z Barcelony. Dzięki ich działalności Hiszpania, Andorra, Portugalia wraz z wyspami Makaronezji, będące jeszcze kilkadziesiąt lat temu prawie białą plamą na briologicznej mapie Europy, stają się krajami o dobrze poznanej brioflorze. Jest to niezwykle ważne dla briogeografii całej Europy, jako że Półwysp Iberyjski wraz z Makaronezją stanowią niezwykle ważny fitogeograficznie obszar Europy, gdzie stykają się elementy florystyczne subtropikalne, umiarkowane i borealne. Gromadzone od lat dane florystyczne stały się na tyle bogate, że podjęta została próba ich syntetycznego przedstawienia w formie atlasu rozmieszczenia geograficznego mszaków na Półwyspie Iberyjskim oraz na wyspach Makaronezji. Prezentowane tu opracowanie jest właśnie pierwszym fascykulem tego atlasu. Całość będzie przypuszczalnie obejmować kilkadziesiąt takich zeszytów, zważywszy, że flora tego obszaru liczy ponad 700 gatunków mchów i około 300 gatunków wątrobowców.

Pierwszy fascykuł zawiera mapy zasięgowe siedmiu gatunków wątrobowców i 43 gatunków mchów, będących w zdecydowanej większości rzadkimi lub bardzo rzadkimi na omawianym obszarze, co oczywiście bardzo ułatwia ich kartowanie. Przeważają tu gatunki o charakterze śródziemnomorskim, np. *Riccia crustata* Trab., *Plagiochasma rupestre* (Forst.) Steph., *Grimmia pitardii* Corb., *Gigaspermum mourettii* Corb., *Scorpiurium circinnatum* (Schimp.) Fleisch., *Leptobarbula berica* (De Not.) Schimp. bądź *Sematophyllum substrumulosum* (Hampe) Britt., które dla briologów z krajów Europy środkowej i północnej brzmią zgola egzotycznie. Drugą dużą grupę gatunków dla których opracowane zostały mapy rozmieszczenia, to gatunki o umiarkowanym i borealnym typie zasięgu, osiągające na Półwyspie Iberyjskim swą południową granicę występowania, z reguły w Pirenejach, np. *Myurella julacea* (Schwaegr.) B., S. et G., *Dicranella palustris* (Dicks.) Crundw., *Hylocomium pyrenaicum* (Spruce) Lindb., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. lub *Plagiopus oederiana* (Sw.) Crum et Anderson. Z gatunków endemicznych opracowane zostały tylko *Triquetrella arapilensis* Luis. oraz *Goniomitrium seroi* Casas, którego rysunek zdobi okładkę niniejszego fascykułu.

Rozmieszczenie każdego gatunku przedstawione zostało metodą punktową w oparciu o międzynarodowy system kwadratów 10×10 km (UTM). Autorzy zastosowali zróżnicowanie punktów w zależności od rodzaju danych (materiały zielnikowe i dane z literatury) i przedziału czasowego z którego pochodzą (przed i po 1950 roku). Objaśnienia do poszczególnych map, które drukowane są na osobnych arkuszach, zebrane są w formie książki. Znajduje się w niej krótkie omówienie lokalnego i ogólnego rozmieszczenia każdego z gatunków oraz informacje o ich wymaganiach ekologicznych. Tekst jest dwujęzyczny: kataloński i angielski. Ten ostatni jest niestety bardzo kiepsko przetłumaczony i wielka szkoda, że w tak ważnym i znakomicie prezentującym się dziele ani autorzy, ani wydawca nie zadbali o poprawność językową. Prócz tych danych dla każdego gatunku podany jest pełny wykaz stanowisk z podaniem numeru kwadratu i skrótu prowincji, których pełny wykaz znajduje się na początku książki oraz literatura przedmiotowa. Interpretację map zasięgowych wybitnie ułatwiają trzy transparenty dołączone do niniejszego fascykułu. Pierwszy z nich jest mapą hipsometryczną Półwyspu Iberyjskiego i wysp Makaronezji, drugi zawiera pełny system kwadratów UTM z podaniem wszystkich symboli literowych, a trzeci jest mapą administracyjną Hiszpanii i Portugalii z zaznaczonymi granicami prowincji.

Całe opracowanie przedstawia się wręcz idealnie od strony redakcyjnej. Uderza przede wszystkim znakomita jakość i precyzja map drukowanych na grubym, sztywnym papierze. Mapy, transparenty i towarzysząca im książka z tekstem objaśniającym przechowywane są w specjalnej teczce z grubego kartonu.

Autorom pierwszego fascykułu omawianego atlasu należą się naprawdę szczerze wyrazy uznania za przygotowanie tak niezwykle ważnego i cennego dzieła, które na pewno znajdzie trwałe miejsce w światowej literaturze chorologicznej. Życzyć im tylko należy szybkiego wydawania dalszych zeszytów, co na pewno z czasem będzie coraz trudniejsze zważywszy, że trzeba będzie się zajmować gatunkami pospolitszymi, o znacznie większej liczbie stanowisk.

Flora of Suriname. Vol. VI, Part I. Musci (Part II) A. L. Stoffers, J. C. Lindeman (red.). (opracowała J. Florschütz-de Waard). Leiden, 1986, J. Brill. ss. I—X + 273—361.

W 1964 roku w ramach wielkiego przedsięwzięcia naukowego, stawiającego sobie za cel opracowanie pełnej, krytycznej flory Surinamu, czyli dawnej Gujany Holenderskiej, ukazała się pierwsza część opisowej flory mchów opracowana przez czołowego wówczas briologa holenderskiego Petera A. Florschütza, jednego ze współautorów monumentalnego „Index Muscorum”. Flora mchów zaplanowana była, jako pierwsza część tomu szóstego „Flory Surinamu”; druga część tego tomu ma obejmować opisową florę wątrobowców, ale jak dotychczas nie ukazał się ani jeden zeszyt z tej serii. Świat briologiczny przyjął ową florę bardzo życzliwie, wysoko oceniając jej walory naukowe i podkreślając jej dużą przydatność w oznaczaniu mchów neotropikalnych. Florschütz doprowadził ów tom do rodziny *Neckeraceae* (w systemie Fleischera-Brotherusa). W sumie obejmował on około 130 gatunków należących do 49 rodzajów, przy czym autor uwzględnił w tym tomie wiele gatunków mchów znanych dotychczas z sąsiedniej Gujany Brytyjskiej, a które z dużym prawdopodobieństwem winny być odnalezione również w Surinamie. Oprócz części ściśle taksonomicznej tom ów zawierał również ogólne informacje, m. in. o historii eksploracji briologicznej we wszystkich Gujanach, ekologii i rozmieszczeniu mchów neotropikalnych, a także niezwykle użyteczny do dziś przegląd literatury taksonomicznej odnoszącej się do mchów wszystkich krajów Ameryki Łacińskiej. Niestety niespodziewana śmierć Florschütza w 1976 roku przerwała wydawanie tak znakomicie zapowiadającego się dzieła.

Trudu dalszego opracowania przerwano go podjęła się wdowa po Florschützu, Dr J. Florschütz-de Waard, pracownik naukowy Uniwersytetu w Utrechcie. Rezultatem jej badań jest omawiana tu książka, zawierająca opisy taksonów dwóch rodzin mchów, *Hookeriaceae* i *Plagiotheciaceae*. Ponadto na nowo opracowana została rodzina *Neckeraceae*, ponieważ w wyniku badań terenowych odkryte zostały dalsze taksony należące do tej rodziny na obszarze Surinamu (*Isodrepanium lentulum* (Wils.) Britt., *Pinnatella piniformis* (Brid.) Fleisch., *Porotrichum plicatum* Mitt. i *P. korthalsianum* (Doz. et Molk.) Mitt.). W ten sposób rodzina *Neckeraceae*, pierwotnie reprezentowana tylko przez jeden rodzaj *Neckeropsis* Reichenhardt z dwoma gatunkami, powiększyła się do czterech rodzajów obejmujących w sumie sześć gatunków. Natomiast rodzina *Hookeriaceae* liczy w Surinamie 11 rodzajów z 25 gatunkami. Rodzinę *Plagiotheciaceae* opracowała autorka we współpracy z R. Zielmanem. Liczy ona na omawianym obszarze tylko dwa rodzaje z czterema gatunkami.

Niniejszy tom został opracowany dokładnie według tego samego schematu, jak pierwsza część. Na specjalną uwagę zasługuje fakt, że autorka badała wszystkie dostępne typy nomenklatoryczne, w tym również nazw uznanych za synonimy, co nie jest rzeczą często spotykaną w tego typu opracowaniach. Dla każdego gatunku omówione zostało lokalne i ogólne rozmieszczenie geograficzne, ekologia, a w razie potrzeby dołączona jest dyskusja taksonomiczna. Opisy gatunków są wyczerpujące, a ich uzupełnieniem są dobre ryciny kreskowe. Nowości nomenklatorycznych jest w sumie niewiele, zaledwie trzy nowe kombinacje w rodzaju *Schizomitrium*.

Jako całość, niniejszy fascyкул prezentuje się całkiem dobrze. Najważniejsze jest wszakże to, że autorce udało się zachować styl pierwszej części, co nie zawsze się udaje w przypadku dzieł opracowywanych przez kilku autorów. Teraz z niecierpliwością badacze mchów neotropikalnych oczekiwać będą na trzecią, i ostatnią zarazem, część, która obejmować będzie duże i trudne taksonomicznie rodziny *Thuidiaceae*, *Brachytheciaceae*, *Entodontaceae*, *Sematophyllaceae* i *Hypnaceae*. Wierzyć należy, że autorka wywiąże się wzorowo z powierzonego jej zadania i dokończy dzieło zapoczątkowane przez jej zmarłego przed laty męża.

Stanley W. Greene, Alan J. Harrington — The conspectus of bryological taxonomic literature. Part 1. Index to monographs and regional reviews. Bryophytorum Bibliotheca, Bd. 35. Berlin-Stuttgart, 1988. J. Cramer. ss. 272.

Taksonomia mszaków jest tą dziedziną briologii, która obecnie przeżywa wielki renesans. Objawia się to między innymi coraz większą liczbą światowych i regionalnych monografii, publikowanych nie tylko w dobrze znanych periodykach briologicznych, ale również w czasopismach ogólnobotanicznych. W ich rezultacie opisywane są ciągle nowe taksony, nierzadko w wyniku rozbicia dużych, heterogenicznych jednostek, a także bardzo wiele nazw redukowanych jest do synonimów. Wszystko to sprawia, że opanowanie i swobodne poruszanie się nawet w ściśle taksonomicznej literaturze może sprawiać badaczom spore trudności. Stąd też z dużym zainteresowaniem i radością należy powitać niniejsze opracowanie, będące przeglądem najważniejszej briologicznej literatury taksonomicznej. Przygotowane ono zostało pod egidą Międzynarodowego Zrzeszenia Briologów (IAB) i jest zaplanowane jako wydawnictwo dwutomowe.

Omawiana książka jest pierwszą częścią tego unikalnego w briologii przedsięwzięcia bibliograficznego. Zawiera ona przegląd światowych monografii i rewizji taksonomicznych rzędów, rodzin i rodzajów mszaków, ułożonych w porządku alfabetycznym. W wielu przypadkach szczególnie pozycje opatrzone są krótkimi notkami informującymi o treści pracy, kluczach do oznaczania, opisywanych rodzajach oraz efektywnych datach ich publikacji. W formie osobnego aneksu zestawione zostały wszystkie periodyki briologiczne i najważniejsze czasopisma poświęcone roślinom zarodnikowym, w których najczęściej publikowane są opracowania poświęcone mszacom. Również tutaj każda pozycja opatrzona jest odpowiednimi notkami informującymi o treści, datach publikacji, indeksach i tomach, które zostały przejrane przy opracowaniu niniejszej bibliografii. Szkoda, że autorzy opuścili tutaj „Bryologische Zeitschrift”, niemieckie czasopismo briologiczne, którego 10 zeszytów ukazało się w latach 1916-1918 i które zawiera kilka ważnych prac taksonomicznych, m. in. Loeskego, Paula i Moenkemeyera. W drugim aneksie znalazły miejsce ważniejsze prace briologiczne zawierające obszerne wykazy cytowanej literatury.

Jest rzeczą oczywistą, że kompilując niniejszy tom autorzy stanęli przed niezwykle trudnym zadaniem dokonania selekcji olbrzymiego materiału. Stąd też ostateczny zestaw literatury jest w dużej mierze ich osobistym, subiektywnym poglądem na ważność i przydatność takich lub innych prac. Niemniej jednak niektóre decyzje o zakwalifikowaniu jednych, a odrzuceniu drugih prac wydają się arbitralne i bardzo problematyczne. Najbardziej rzuca się w oczy brak wielu prac, w których opisane zostały nowe rodziny lub rodzaje mszaków, a które z reguły zawierają obszerne dyskusje taksonomiczne, w których autorzy uzasadniają swoje poglądy. Nie znajdzie więc czytelnik nigdzie żadnej wzmianki o pracach, w których opisane zostały takie rodzaje jak, *Neomeesia Deguchi*, *Strombulidens* Buck, *Muscoflorschuetzia* Crosby, *Ochyræa Vána* lub *Donrichardisia* Crum et Anderson. Niejednokrotnie pominięte tu zostały opracowania o istotnym i uniwersalnym znaczeniu. Na przykład, czytelnik darmo będzie tu szukał prac poświęconych rodzajom *Campodontium* Dusén, *Verrucidens* Card., *Bryoporteria* Thér. i *Hymenoloma* Dusén opublikowanych przez Reimersa i będących jedynymi, jak dotąd, opracowaniami taksonomicznymi tych rodzajów. Gdyby brać pod uwagę wykaz prac poświęconych dużemu i krytycznemu zarazem rodzajowi *Bryum* Hedw. to okazałoby się, że tylko Ochi i Podpěra opublikowali rozprawy taksonomiczne mu poświęcone. Nie wiadomo z jakich względów nie znalazły się tu ważne skądinąd prace Demareta i Wilczka o rozmnożkowych gatunkach z kompleksu *Bryum bicolor* Dicks. Przykłady takie można by mnożyć w nieskończoność. Niewykluczone, że większość tych pozycji zostanie uwzględniona w drugiej części omawianej bibliografii.

Pomimo swoich niedociągnięć i braków, niniejsze zestawienie, jako pierwsze tego typu w dziejach briologii, spotka się na pewno z dużym oddźwiękiem i zainteresowaniem w szerokich kręgach briologów. Zwłaszcza początkujący adepci tej nauki, a także briologowie w krajach cierpiących na brak dopływu najnowszej literatury, znajdą tu na pewno ogromne źródło cennych informacji. Wszyscy na pewno będą z niecierpliwością oczekiwać na ukazanie się drugiego tomu,

który ma być ściśle komplementarny do omówionego tu pokrótce tomu. Dopiero wówczas będzie można wypowiedzieć się definitywnie, czy autorzy zaspokoiili pragnienia i zapotrzebowania szerokich kręgów briologów.

Ryszard Ochrya

Cora Oostendorp — The bryophytes of the Palaeozoic and the Mesozoic. Bryophytorum Bibliotheca, Bd. 34. Berlin-Stuttgart, 1987, J. Cramer. ss. 112, 49 tablic.

W świetle obiegowych stwierdzeń szczątki mszaków z najstarszych epok geologicznych są bardzo skąpe, słabo zachowane i mało interesujące. Temu potocznemu sądowi zadaje kłam niniejsza książka, będąca systematycznym przeglądem wszystkich paleozoicznych i mezozoicznych mchów i wątrobowców. Ukazała się ona dokładnie w 60 lat od wydania analogicznego przeglądu mszaków fosylnych, opracowanego przez wybitnego briologa angielskiego H. N. Dixona i opublikowanego w znanej i cenionej serii „Fossilium Catalogus”. Już pobieżne porównanie liczb taksonów mszaków kopalnych z obu epok geologicznych znanych w latach dwudziestych i osiemdziesiątych obecnego stulecia pozwala na stwierdzenie ogromnego wzrostu liczby gatunków opisanych w ostatnim 60-leciu. Niewątpliwie wielki wpływ na ten postęp w poznawaniu starożytnych mszaków mają nowe techniki badawcze, umożliwiające dokładniejsze studiowanie niezwykle delikatnych i łatwo ulegających zniszczeniu zachowanych szczątków tych roślin. Poza tym szereg badaczy poddało ponownemu, krytycznemu zbadaniu szczątki, które pierwotnie uznane zostały za nieoznaczalne fragmenty skrzypów, widlaków, glonów lub roślin nagozalążkowych, a które okazały się być właśnie szczątkami mchów i wątrobowców.

Do końca 1980 roku opisanych zostało w sumie 112 gatunków paleozoicznych i mezozoicznych mszaków należących do 36 rodzajów. Nie są to liczby małe zważywszy, że mszaki są w ogóle niewielką grupą świata roślinnego. Opisy nowych taksonów mszaków fosylnych są bardzo rozproszone w literaturze, często w trudno dostępnych wydawnictwach paleobotanicznych, a tym samym nie zawsze osiągalnych dla przeciętnego użytkownika. Autorka omawianej książki podjęła się bardzo trudnego i niewdzięcznego zadania przestudiowania całej literatury paleobotanicznej i zestawienia wszystkich istniejących danych odnośnie mchów i wątrobowców opisanych z paleozoiku i mezozoiku. Nie było to przedsięwzięcie łatwe, szczególnie gdy wziąć pod uwagę, że bardzo wiele nowych taksonów opisanych zostało w literaturze radzieckiej (Nejburg, Krassilow, Kriztofowicz, Iszczenko i in.), która tradycyjnie ze względu na bariery językowe nie zawsze jest w pełni uwzględniana i wykorzystywana przez badaczy zachodnich. Szczęśliwie tym razem obyło się bez tego rodzaju uchybień i do rąk, nie tylko briologów, ale i wszystkich badaczy zajmujących się najstarszymi roślinami lądowymi, trafiła unikalna książka, zawierająca z pewnością kompletny (o ile to jest w ogóle możliwe) wykaz fosylnych mchów i wątrobowców z ery paleozoicznej i mezozoicznej.

Układ książki jest bardzo prosty i przejrzysty. Rodzaje i gatunki w ich obrębie ułożone są w porządku alfabetycznym. Każdy takson opatrzony jest dokładnymi danymi bibliograficznymi, pełną synonimią oraz informacjami o ikonografii i pozycji systematycznej. Najistotniejsze są tu pełne diagnozy rodzajów i gatunków, będące tłumaczeniami oryginalnych opisów, o ile ukazały się w innym języku niż angielski (kodeks nomenklatury botanicznej nie wymaga łacińskich diagnoz przy opisie nowych taksonów kopalnych!), oraz szczegółowe dane odnośnie typów nomenklatorycznych z podaniem miejsca ich przechowywania, stanowiska, wieku oraz warstw, z których został wydobyty. Najcenniejsze są tu jednak reprodukcje oryginalnych rycin i fotografii zestawione na 49 tablicach, które oczywiście są zarazem ikonotypami gatunków.

Oprócz wykazu pewnych i niepodważalnych taksonów mchów i wątrobowców, osobno autorka zestawiała wykaz problematycznych, mszakopodobnych fosyliów, co do których istnieją wątpliwości czy są rzeczywiście mszakami, a które z całą pewnością reprezentują jakieś najstarsze formy roślin lądowych. W sumie zaliczyła tu autorka 12 rodzajów. Szkoda tylko, że nie zostały tu

zamieszczone informacje o tak interesujących i zagadkowych fosyliach o nieznaney pozycji systematycznej, jak *Sporogonites* lub *Lyonophyton*, które bez wątpienia należą do jednych z najstarszych znanych roślin lądowych.

Autorka wprowadziła tylko cztery nowości nomenklatoryczne w postaci nowych kombinacji, a mianowicie *Metzgeriites infracretaceus* (Saporta) Oost., *Jungermanniites gracilis* (Halle) Oost., *J. keuperianus* (De Gasp.) Oost. i *Hepaticites roemeri* (Rac.) Oost. Ten ostatni gatunek został oryginalnie opisany przez Raciborskiego w 1892 roku jako *Paleohepatica roemeri* Rac. z retyckich trawertynów z Górnego Śląska. Przy okazji warto w tym miejscu zwrócić uwagę na bardzo poważny problem nomenklatoryczny związany z rodzajem *Paleohepatica* Rac., którego rozwiązania niestety autorka się nie podjęła. Rodzaj ten opisany został w 1889 roku przez Raciborskiego dla jedynego gatunku *P. rostański* Rac., wydobytego z ogniotrwałych glinek liasowych (trias) z Grójca koło Krakowa. Chociaż *Paleohepatica* jest rodzajem absolutnie ważnie opisanym z nomenklatorycznego punktu widzenia, autorka włącza *P. rostański* do rodzaju *Thallites*, który opisany został znacznie później, bo dopiero w 1925 roku, przez Waltona. Jeśli traktować polski gatunek kongenerycznie z osiemnastoma pozostałymi gatunkami zaliczanymi do rodzaju *Thallites*, wówczas ta ostatnia nazwa zgodnie z artykułem 63 Kodeksu Nomenklatury Botanicznej musi być traktowana jako synonim nazwy rodzajowej *Paleohepatica*, a tym samym 18 gatunków, które obecnie zalicza się do *Thallites* musi być bezwzględnie przeniesionych do *Paleohepatica* w formie nowych kombinacji. Chyba że *Paleohepatica* zostanie utrzymana jako osobny rodzaj, równorzędny z rodzajem *Thallites*, który, *nota bene*, do dziś nie jest lektotypifikowany. Niestety fakt ten został przeoczony przez autorkę i nie jest opatrzonej najmniejszym komentarzem. Trzeba tu również uzupełnić informację o typie *P. rostański*. Autorka podaje, że holotyp jest nieznan, podczas gdy jest on przechowywany, w znakomitym zresztą stanie, w Muzeum Paleobotanicznym w Instytucie Botaniki PAN w Krakowie.

Te niewielkie w sumie uchybienia formalne nie powinny mieć jednak wielkiego wpływu na ogólną wysoką ocenę omawianej książki. Jak wszystkie dzieła o charakterze przeglądowym, winna się ona cieszyć dużym wzięciem w kręgach badaczy zajmujących się zarówno problematyką ściśle paleobotaniczną, jak i ogólnymi zagadnieniami ewolucji świata roślinnego.

Ryszard Ochyra

G. Lucotte — Génétique des populations. Initiation théorique et biochimique à l'étude du polymorphisme. InterEditions, Paris, 1983, ss. 200.

Podręczniki autorów francuskich z zakresu biologii są w Polsce raczej mało znane i niekiedy, jak się wydaje, niedoceniane, mimo iż wiele z nich reprezentuje dużą wartość naukową oraz, co w przypadku podręczników akademickich jest szczególnie ważne, wysokie walory dydaktyczne. Jedną z takich książek, na którą chciałbym zwrócić uwagę polskiego czytelnika, jest „Genetyka populacji. Teoretyczne i biochemiczne wprowadzenie do badania polimorfizmu” G. Lucotte'a, dotycząca tej wciąż słabo w środowisku biologów (naukowym i nauczycielskim) spopularyzowanej dziedziny współczesnej biologii. Miałem okazję ocenić walory tego wyróżniającego się zwłaszcza pod względem zakresu i formy podręcznika, prowadząc w latach 1985-1987 wykłady z genetyki i dynamiki populacji dla studentów biologii na jednym z uniwersytetów w Algierii.

Lucotte kieruje Laboratorium Genetyki Molekularnej w Narodowym Centrum Transfuzji Krwi w Paryżu. Jego prace dotyczą polimorfizmu białek oraz DNA u człowieka i zwierząt. Wykłada genetykę populacji na Uniwersytetach Paris VI i Paris VII. Jest ponadto autorem kilku innych podręczników, w tym dwóch (oprócz recenzowanego) z zakresu genetyki populacji: „Génétique et évolution” (Genetyka a ewolucja), Editions Vigot, Paris 1978 oraz „Le polymorphisme biochimique et les facteurs de son maintien” (Polimorfizm biochemiczny i czynniki go podtrzymujące), Editions Masson, Paris 1977. Wysokie kompetencje merytoryczne i dydaktyczne autora znajdują swój wyraz w jasnym, przystępnym również dla niematematyków, a jednocześnie

precyzyjnym i pozbawionym zbędnego balastu słownego wykładzie dość szeroko zakrojonej problematyki genetyki populacji oraz podstawowych metod stosowanych w tej dziedzinie.

Zaprezentowana w dwunastu logicznie uporządkowanych rozdziałach problematyka genetyki populacji zilustrowana jest niemal wyłącznie przykładami dotyczącymi *Homo sapiens*, który jest jedynym gatunkiem o tak dobrze poznanym polimorfizmie biochemicznym, opartym na markerach krwi. Ponadto, jak podkreśla prof. Ruffie w przedmowie do recenzowanej książki, badania polimorfizmu u człowieka mają duże znaczenie dla oceny wpływu na populacje ludzkie sfery socjo-kulturalnej, która bariery ekologiczne lub geograficzne zastąpiła barierami kulturowymi, językowymi, religijnymi, zwyczajowymi, a także ekonomicznymi i politycznymi.

Książka Lucotte'a stanowi wprowadzenie w dziedzinę genetyki populacji, a jednocześnie próbę syntezy tej dyscypliny, prezentując główne jej koncepcje w odniesieniu do zmienności dziedzicznej nieciągłej.

Każde zagadnienie teoretyczne zostało zilustrowane przykładem rzeczywistym, a każdy rozdział uzupełniony jest zestawem zadań, umożliwiających zastosowanie i lepsze zrozumienie zagadnień i terminów wprowadzonych w tekście. Ponadto każdy rozdział zawiera podane w ramach krótkie teksty precyzujące koncepcje szczegółowe lub dające szersze syntezы zagadnień omówionych w treści rozdziału, co ułatwia rekapitulację opanowywanego materiału i systematyzuje poznane zagadnienia. Autor uwzględnił także powiązania między współczesną terminologią dotyczącą zmienności i rozległą dziedziną modeli teoretycznych, rozwiniętą dawniej na gruncie genetyki populacji, aczkolwiek prezentację powiązań między nimi ograniczył do minimum.

W rozdziale pierwszym autor krótko wprowadza w dziedzinę genetyki populacji, definiując pojęcia: populacji w sensie genetycznym, struktury genetycznej populacji (częstości genotypowej i allelicznej) oraz czynników ewolucji: deterministycznych (mutacja, migracja i selekcja) i stochastycznych, zależnych od wielkości populacji (dryf genetyczny).

W rozdziale drugim scharakteryzowany jest polimorfizm biochemiczny, a szczególnie elektroforetyczny, przy czym autor przedstawia założenia metody elektroforezy i krótko opisuje różne jej techniki, stosowane do wykrywania polimorfizmu enzymatycznego i DNA. Pokazane są również sposoby obliczania stopnia polimorfizmu populacji, jak również stopnia indywidualności biochemicznej.

Rozdział trzeci omawia prawo Hardy'ego-Weinberga i jego realizację w przypadku zachodzenia kodominacji, dominacji lub zmienności poliallelicznej w jednym locus autosomalnym i heterosomalnym. Rozdział kończy prezentacja zastosowań prawa Hardy'ego-Weinberga do obliczania struktury genotypowej i allelicznej populacji i potwierdzania lub zaprzeczania panmiksji populacji.

W następnych rozdziałach rozważany jest na modelach teoretycznych wpływ pojedynczych czynników ewolucji (rekombinacji w przypadku 2 lub większej liczby loci — rozdz. 4, mutacji — rozdz. 5, selekcji — rozdz. 6), jak również ich interakcji: mutacji i selekcji — rozdz. 7 oraz (rozd. 8) różnych form selekcji (doboru naturalnego), takich jak selekcji zależnej od częstości genów, gęstości populacji, nierównej wartości selekcyjnej dwóch płci, selekcji cyklicznych, doboru różnicującego i ich różnych kombinacji, co służy autorowi do wprowadzenia pojęcia pejzażu adaptatywnego Wrighta. W rozdziale 8 omówione zostały również teoretyczne konsekwencje doboru naturalnego w przypadku dwóch loci.

Rozdział 9 poświęcony jest wpływowi doboru płciowego, t.j. sposobu krzyżowania (heterogamii, homogamii i krzyżowania krwiniaczego) na strukturę genetyczną populacji, z wprowadzeniem odpowiednich wzorów, umożliwiających obliczanie współczynnika inbrodu dla populacji.

Rozdział 10 dotyczy wpływu liczebności populacji na częstość genotypów w stosunku do stanu równowagi wynikającego z prawa Hardy'ego-Weinberga, a zwłaszcza zjawiska dryfu genetycznego i jego symulacji komputerowej.

W rozdziale 11 omówiony jest model interakcji mutacji i dryfu genetycznego oraz znaczenie tej interakcji dla utrwalenia w populacji genów neutralnych. Ponadto wyprowadzone zostały wzory na obliczanie prawdopodobieństwa utrwalenia w populacji nowego allelu oraz na obliczanie liczby

alleli, które mogą być utrzymane przez dryf genetyczny w populacji o skończonej liczbie osobników.

W rozdziale 12 autor dyskutuje ważność polimorfizmu i przyczyny jego utrzymywania się w populacji. Podkreśla przy tym m.in., że techniki wykrywania polimorfizmu u gatunku ludzkiego nie zawsze dają się łatwo zastosować w przypadku innych organizmów. Wymienione są liczne przyczyny utrzymywania się polimorfizmu, spośród których szerzej i krytycznie omówione zostały trzy koncepcje: wyższości heterozygoty (jej mechanizm wyjaśnia autor na podstawie własnych badań), neutralistyczna (przy czym wyjaśnia się pojęcie zegara molekularnego ewolucji) oraz sprzężenia polimorfizmu i chorób.

W aneksie autor omawia modele wspólnej akcji czynników deterministycznych i stochastycznych, struktury populacji w przestrzeni (model wyspowy oraz model ciągły i nieciągły w ich wersjach liniowej i dwuwymiarowej) oraz sposób obliczania odległości genetycznej między dwoma populacjami.

Całości dopełniają rozwiązania zadań, bibliografia uzupełniająca w języku angielskim i języku francuskim oraz indeks podstawowych terminów użytych w tekście.

Prezentowany podręcznik wymaga pewnej znajomości podstaw genetyki i biochemii oraz biomatematyki, bez której trudno obejść się w genetyce populacji (wyprowadzanie wzorów i dokonywanie obliczeń matematycznych oraz budowanie zmatematyzowanych modeli teometrycznych), aczkolwiek większość zagadnień dzięki doskonałemu wykładowi można zrozumieć intuicyjnie. Należy go polecić jako wprowadzenie do genetyki populacji studentom biologii, medycyny i kierunków rolniczych oraz jako niezbędną pomoc w pogłębianiu wiedzy nauczycielom biologii, a także pracownikom naukowym z różnych dziedzin biologii i medycyny nie zajmującym się zawodowo tą dyscypliną, ale którym znajomość jej podstaw jest niezbędna do nowoczesnego uprawiania własnej specjalności (np. taksonomom roślin i zwierząt), a także antropologom, demografom i etnologom oraz wszystkim tym, którzy interesują się problemami współczesnej nauki.

Ubóstwo literatury podręcznikowej o podobnym profilu w języku polskim, przystępnej, a zarazem nowoczesnej i wyczerpującej podstawową problematykę empiryczną oraz teoretyczną z zakresu genetyki populacji, skłania do sugestii, aby mógł możliwie szybko ukazać się polski przekład recenzowanej książki. Mogłoby się to w pewnym stopniu przyczynić do zwiększenia zainteresowania, zwłaszcza biologów, tą szybko rozwijającą się dziedziną wiedzy, pozostającą niestety nadal domeną dość hermetycznego środowiska naukowego. Tymczasem treści genetyki populacji, najbardziej zaawansowanej pod względem teoretycznym obok ekologii dyscypliny biologii, mają duże znaczenie dla integracji i pogłębienia wiedzy studentów o wielu zjawiskach biologicznych, poznanych w ramach wykładów z innych, bardziej tradycyjnych dziedzin. Znajomość problematyki genetyki populacji umożliwia głębsze i bardziej kompleksowe wyjaśnianie mechanizmów wielu zjawisk biologicznych, zwłaszcza tych o charakterze ewolucyjnym.

Piotr Szmajda

SPIS TREŚCI

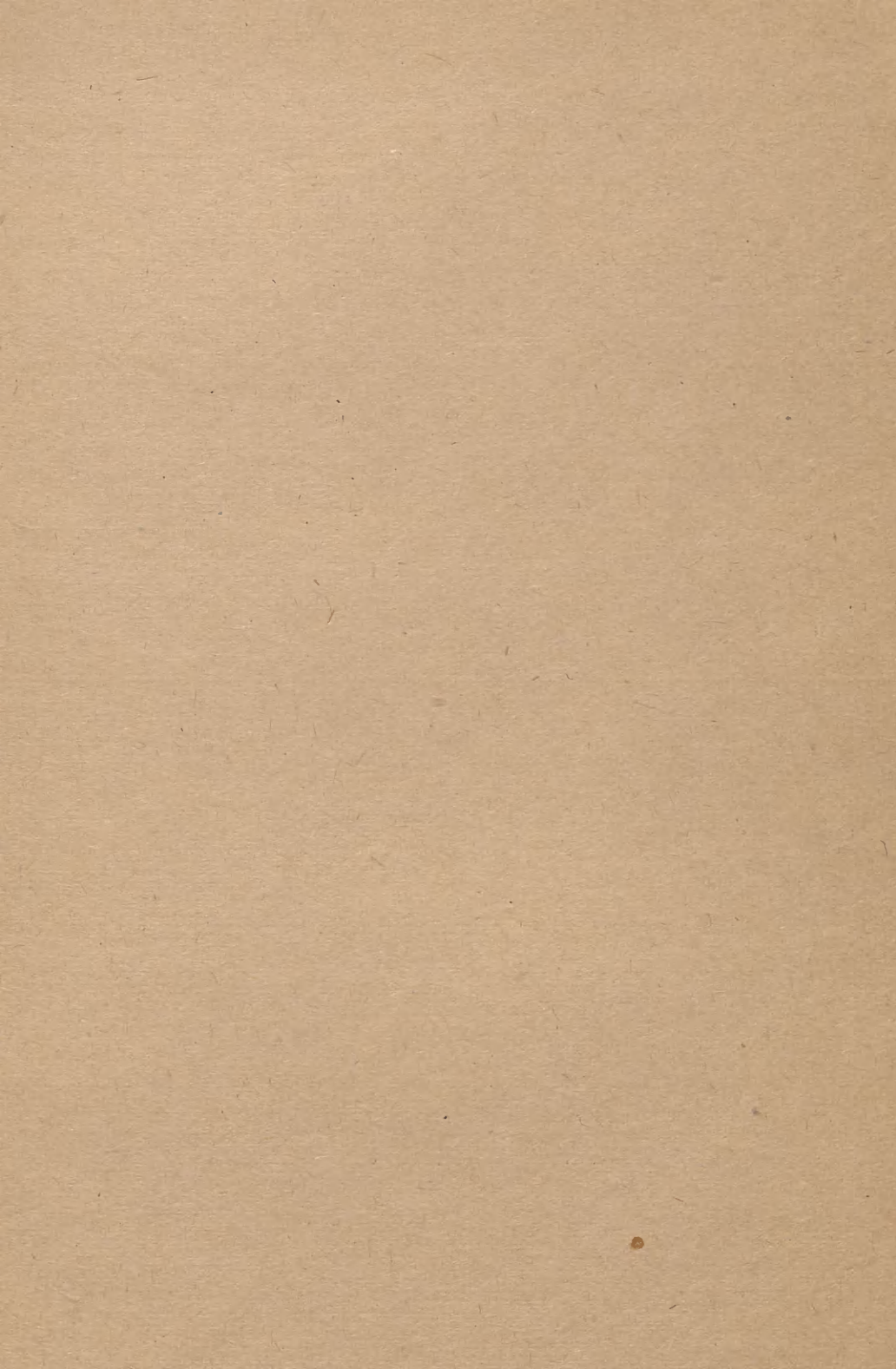
<i>Ryszard Sowa</i> — Prof. dr hab. Karol Starmach	417
<i>Eugeniusz Kośmicki</i> — Uwagi o życiu i dziele Konrada Lorenza	423
<i>Michał Woyciechowski</i> — Ewolucja zachowań społecznych błonkówek	429
<i>Elżbieta Promińska</i> — Zachowania agresywne małpiek i małp	453
<i>Ewa Kostarczyk</i> — Rola układu wegetatywnego na tle ogólnych procesów neurofizjologicznych w kształtowaniu się wrażeń hedonicznych	469
<i>Eleonora Gabryszewska, Marian Saniewski</i> — Czynniki regulujące wzrost i rozwój roślin ozdobnych z rodzin <i>Liliaceae</i> , <i>Amaryllidaceae</i> i <i>Iridaceae in vitro</i>	485
<i>Alicja Zemanek</i> — Charakterystyka rozwoju botaniki w Uniwersytecie Jagiellońskim w latach 1780-1917	505

DYSKUSJA I KRYTYKA

<i>Stanisław Cebzat</i> — Teoria neutralna ewolucji czy mutacje dyskryminujące?	519
<i>Karol Sabath</i> — Kontrowersje wokół powstania lotu aktywnego u kręgowców . . .	527

RECENZJE

<i>Jan Pinowski</i> — J. Zuchetto, A.-M. Jansson: Resources and society. A systems ecology study of the Island of Gotland, Sweden	543
<i>Eugeniusz Kośmicki</i> — F.M. Wuketits: Jenseits von Zufall und Notwendigkeit. Biologische und kulturelle Evolution des Menschen	546
<i>Eugeniusz Kośmicki</i> — I. Eibl-Eibesfeldt: Der Mensch — das riskierte Wesen. Zur Naturgeschichte menschlicher Unvernunft	550
<i>Eugeniusz Kośmicki</i> — G. Probst: Wildfrüchte. Köstlichkeiten und Heilmittel aus Wald und Flur	553
<i>Karol Latowski</i> — A. Tachtadžjan: Sistema magnoliofitów	555
<i>Karol Latowski</i> — Srawnitel'naja anatomija semjan	557
<i>Kazimierz Karczmaz</i> — R.E. Longton: The biology of polar bryophytes and lichens	558
<i>Kazimierz Karczmaz</i> — A. Cronquist: The evolution and classification of flowering plants	559
<i>Ryszard Ochyra</i> — Bryostephane Steereana: a collection of bryological papers presented to William Campbell Steere on the occasion of his 80th birthday	560
<i>Ryszard Ochyra</i> — C. Casas, M. Brugués, R.M. Cros, C. Sérgio: Cartografia de Briófits. Península Ibérica i les Illes Balears, Canàries, Açores i Madeira	561
<i>Ryszard Ochyra</i> — Flora of Suriname	563
<i>Ryszard Ochyra</i> — S.W. Greene, A.J. Harrington: The conspectus of bryological taxonomic literature	564
<i>Ryszard Ochyra</i> — C. Oostendorp: The bryophytes of the Palaeozoic and the Mesozoic	565
<i>Piotr Szmajda</i> — G. Lucotte: Génétique des populations. Initiation théorique et biochimique à l'étude du polymorphisme	566



Tylko prenumerata zapewnia
regularne otrzymywanie
kwartalnika

K O S M O S

Wpłaty na prenumeratę przyjmowane są tylko na okresy kwartalne. Informacji o cenach udzielają urzędy pocztowe oraz oddziały Przedsiębiorstwa Upowszechniania Prasy i Książki w miastach.

Prenumeratę przyjmują:

- oddziały PUPiK właściwe dla miejsca zamieszkania lub siedziby prenumeratora; odbioru zamówionych egzemplarzy dokonuje prenumerator w wyznaczonych punktach sprzedaży lub w inny, uzgodniony sposób,
- urzędy pocztowe i listonosze — od prenumeratorów z terenów wiejskich lub innych miejscowości, w których nie ma oddziałów PUPiK, a w miastach tylko od osób niepełnosprawnych — poczta zapewnia dostawę zamówionych egzemplarzy pod wskazany adres pod warunkiem uiszczenia dodatkowej opłaty za każdy doręczony egzemplarz; wysokość opłat za każdy kwartał ustala poczta
- Centrala Kolportażu Prasy i Wydawnictw, 00-958 Warszawa, konto PBK XIII Oddział Warszawa 370044-1195-139-11 — tylko od prenumeratorów zlecających dostawę za granicę.

Prenumerata ze zleceniem dostawy za granicę jest o 100% wyższa; w przypadku zlecenia dostawy drogą lotniczą — koszt dostawy lotniczej w pełni pokrywa prenumerator.

Terminy przyjmowania prenumeraty:

- na kraj i za granicę — do 20.XI. na I kw. roku następnego
 do 20.II. na II kw.
 do 20.V. na III kw.
 do 20.VIII. na IV kw.

Bieżące i archiwalne numery można nabyć lub zamówić we Wzorcowni Ośrodka Rozpowszechniania Wydawnictw Naukowych PAN, Pałac Kultury i Nauki, 00-901 Warszawa.

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 S.A. 20 1061-710-15107-787

Indeks 36260