

Nr indeksu 362808
PL ISSN 0023-4249

Polskie Towarzystwo Przyrodników
im. KOPERNIKA

KOSMOS



Tom 43

WARSZAWA 1994

Numer 2 (223)

Prenumeratę, jak również sprzedaż pojedynczych zeszytów *KOSMOSU* prowadzi, oprócz Wydawcy — **MAWI**, także firma **AMOS**, 01-806 Warszawa, ul. Zuga 12. Koszt prenumeraty w 1994 r. wynosi 200 tys. zł.

Zlecenie dostawy za granicę jest o 100 procent droższe. W przypadku życzenia dostaw drogą lotniczą zamawiający pokrywa dodatkową opłatę.

Wpłaty są przyjmowane na konto firmy **AMOS**:

PKO VIII O/W-wa Nr 1586-77578-136, z dopiskiem na blankiecie tytułu i okresu prenumeraty, a w przypadku pojedynczych zeszytów numeru tomu i zeszytu.

KOSMOS

Rok założenia 1876

WARSZAWA 1994

MEDYCZNA AGENCJA WYDAWNICZO INFORMACYJNA

RADA REDAKCYJNA

LESZEK KUŹNICKI (*wiceprzewodniczący*), WŁODZIMIERZ MICHAJŁOW,
WŁODZIMIERZ OSTROWSKI, HENRYK SZARSKI, PRZEMYSŁAW TROJAN,
ADAM URBANEK (*przewodniczący*), KAZIMIERZ ZIELIŃSKI

KOMITET REDAKCYJNY

BRONISŁAW CYMBOROWSKI, WŁADYSŁAW GOLINOWSKI (*zastępca re-
daktora naczelnego*), LUCYNA GRĘBECKA, WŁODZIMIERZ MICHAJŁOW,
KAZIMIERZ L. WIERZCHOWSKI (*redaktor naczelny*),
BARBARA BIERZYŃSKA (*sekretarz*)

ADRESY REDAKCJI

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika
ul. Rakowiecka 36, 02-532 Warszawa
Redaktor Naczelny
Instytut Biochemii i Biofizyki, Pawińskiego 5A, 02-106 Warszawa
Sekretarz
Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Wilcza 64, 00-679 Warszawa

Wydano z pomocą finansową Komitetu Badań Naukowych

Nr indeksu 362808

PL ISSN 0023-4249

MEDYCZNA AGENCJA WYDAWNICZO INFORMACYJNA

Warszawa, ul. Złota 60/28

Druk: Drukarnia Nr 1, Rakowiecka 37, Warszawa

KOSMOS

KONTYNUACJA PRENUMERATY:

TAK

NIE

ROCZNA

PÓŁROCZNA

LICZBA EGZ. 1 2 3 4

WARTOŚĆ.....zł

Zakreśl właściwie!

KOSMOS

KONTYNUACJA PRENUMERATY:

TAK

NIE

ROCZNA

PÓŁROCZNA

LICZBA EGZ. 1 2 3 4

WARTOŚĆ.....zł

Zakreśl właściwie!

KOSMOS

KONTYNUACJA PRENUMERATY:

TAK

NIE

ROCZNA

PÓŁROCZNA

LICZBA EGZ. 1 2 3 4

WARTOŚĆ.....zł

Zakreśl właściwie!

CZASOPISMO NASZE JEST DOSTĘPNE GŁÓWNIEM W PRENUMERACIE

BOGUSŁAW PAWŁOWSKI

Zakład Antropologii Uniwersytetu Wrocławskiego
Kuźnicza 35, 50-138 Wrocław

ALTRUIZM JAKO FENOMEN BIOLOGICZNY

CO TO JEST ALTRUIZM?

W wielu społeczeństwach altruizm stanowi przepiękny przykład wzlotu człowieczeństwa nad często pogardzaną tak zwaną zwierzęcością natury ludzkiej. Każdy altruistyczny czyn, a już w szczególności poświęcenie życia, skłania do oddania najwyższej czci poświęcającemu się. Często czyn taki staje się mitem lub symbolem, który przez swą historyczność potrafi zainspirować nawet po wielu latach miliony ludzi, stając się dla nich sztandarem ideowym.

Jak tak przedziwna cecha, wydawałoby się, że w kategoriach zasad biologicznych bezsensowna, mogła wyewoluować i do tego może jeszcze wzbudzać taki podziw?

Pojęcie altruizmu (łac. *alter* — drugi, inny) wprowadził August Comte w drugiej połowie XIX wieku. Oznaczało ono uczucia wynikające z wrodzonych człowiekowi instynktów społecznych. Rozpowszechnione potem przez pozytywistów stało się antytezą egoizmu. Obecnie w naukach społecznych definiuje się altruizm jako postępowanie nacechowane troską o innych ludzi oraz gotowością poświęcania interesów osobistych dla dobra innych (za *Wielką Encyklopedią Powszechną*, 1962, PWN, W-wa).

Można przypuszczać, że w określeniu tym interes osobisty to na przykład ochrona i zdobywanie dóbr materialnych, dążenie do przyjemności, chęć długiego życia, czy posiadanie władzy nad innymi. Z punktu widzenia biologii wszystkie te kategorie wcale nie są najważniejsze. Stanowią one zaledwie środki, które w procesie ewolucji okazały się stosunkowo skuteczne w dążeniu do celu, o którym najczęściej nie zdajemy sobie sprawy. Tym biologicznym celem jest pozostawienie możliwie jak największej liczby kopii swoich genów w następnym pokoleniu, czyli maksymalizacja tak zwanego inclusive fitness (łącznego dostosowania). To, że *raison d'être* każdego organizmu żywego jest genetyczna reprodukcja, a nie na przykład komfort i przyjemność, jest też powodem, dla którego życie przeciętnej jednostki wcale nie musi być i najczęściej nie jest usłane różami. Dla biologii zatem interes osobisty to coś innego niż się powszechnie sądzi. Nie ulega wątpliwości, że interes ten w potocznym rozumieniu najczęściej jest wysoce skorelowany z interesem biologicznym osobnika. Istnieją jednak pewne zachowania, jak na przykład altruizm, które nie mieszczą się w potocznym rozumieniu

interesu osobistego, a związane mogą być z interesem biologicznym osobnika. Różnica między tymi dwoma „interesami” stała się podstawą konieczności wyjaśnienia, w oparciu o prawa biologii ewolucyjnej, problemu premiowania przez mechanizmy ewolucji altruizmu fenotypowego. Przez altruizm ten rozumiem altruizm, w którym jednostka pomaga lub poświęca się dla innych, zwiększając prawdopodobieństwo pozostawienia w przyszłym pokoleniu większej liczby kopii fragmentów swojego genotypu. Taki altruizm u człowieka istnieje, gdyż okazał się być przystosowawczy przez długi okres ewolucji nie tylko hominidów, ale już hominoidów, a najpewniej i wcześniej.

TYPY ALTRUIZMU

Wiadomo, że zachowania altruistyczne pojawiały się w ewolucji wielokrotnie i to w wielu przeróżnych formach. Ze względu na charakter aktu altruistycznego, jak i relację między osobnikami uczestniczącymi w tym zachowaniu, wyróżnia się kilka typów tych zachowań. Są to różne formy altruizmu względem krewnych oraz altruizm recyprokalny.

H. SPENCER (1884) wyodrębnił 3 stopnie altruizmu: rodzicielski (bezwiedny), rodzinny i społeczny.

Obecny podział, pomimo nieco zmienionej nomenklatury, właściwie odpowiada kategoriom altruizmu spencerowskiego. Oto jak współczesne biologiczne koncepcje uzasadniają istnienie tych typów altruizmu.

a) Altruizm rodzicielski jest ewidentnym egoizmem genotypowym. Poświęcanie się rodziców dla dzieci jest tak oczywistym faktem, że często nie zalicza się tego typu zachowań do altruizmu. Wiadomo, że organizmy diploidalne przekazują każdemu swojemu potomkowi 50% swoich genów, a zatem opieka nad nimi i poświęcanie się dla nich jest jak najbardziej uzasadnione*. Wydaje mi się, że należy włączyć te zachowania do zachowań altruistycznych, gdyż one właśnie wytworzyły pierwotne mechanizmy wyzwajające ten typ zachowań. Później mechanizmy te mogły zostać przeniesione na nowo powstające inne kategorie zachowań altruistycznych. Jak pisze V. B. DRÖSCHER (1991) „Kluczem do świata wypełnionego miłością jest miłość matki do swojego dziecka”. Zakładając więc, że pierwowzorem wszelkich zachowań altruistycznych były zachowania matczyne, nie należy chyba wprowadzać sztucznego podziału wykluczającego te zachowania z zachowań altruistycznych.

b) Altruizm rodzinny czyli krewniaczy jest tłumaczony przez koncepcję selekcji krewniaczej (kin selection). Założki tej idei odnaleźć można już w pracach DARWINA (1955). Zastanawiając się nad możliwością zmian ewolucyjnych u nierozmnażających się kast owadów społecznych Darwin podejrzewał istnienie selekcji krewniaczej. Po przeprowadzeniu prostego rachunku na współczynnikach pokrewieństwa genetycznego, HAMILTON (1964) uzasadnił biologiczne podstawy tego zachowania właśnie u owadów społecznych. Ponieważ pszczoły (tak jak i mrówki) charakteryzują się haplo-diploidalnym typem rozmnażania (samce są haploidalne, a samice diploidalne) to każda pszczoła ma średnio aż 75% wspólnego

* Niewykluczone, że biblijna metafora obiecująca wieczny żywot, to właśnie trwanie własnej linii genetycznej w wielu następnych pokoleniach.

materiału genetycznego z każdą swoją siostrą^{*}, czyli więcej niż matka z dzieckiem (50%). Trudno się zatem dziwić, że zrozumiałe jest poświęcanie się osobnika dla pozostałych członków grupy, a w tym wypadku bliskich „krewnych”. Tą koncepcją, jak i ideą wprowadzonego przez HAMILTONA (1964) pojęcia inclusive fitness czyli „dostosowania łącznego” można również uzasadnić istnienie podobnych zachowań u społecznych owadów diploidalnych (termity) i u wielu gatunków ssaków. Takim chyba najbliższym ssaczym odpowiednikiem społecznej struktury owadów, w której część osobników nie rozmnaża się sama, a tylko pomaga w wychowaniu i ochronie innych są golce (SCHERMAN i współaut. 1992). Ssaki te, to kretoszczury żyjące w korytarzach podziemnych w Afryce Środkowej. Samica wydająca na świat potomstwo ma większe rozmiary i wpływa na supresję owulacji u innych samic, które spełniają wobec niej i młodych osobników funkcje „usługowe”. Altruizm krewniaczy jest obecny u wielu innych gatunków ssaków (np. u hieny, szympansa) oraz u niektórych ptaków (np. u sójki florydzkiej, strzyżyka, kurki wodnej i innych) (KOENIG i MUMME 1990) szczególnie wtedy, gdy warunki środowiskowe są stosunkowo nieprzychylnie, a dostępne źródła pokarmu bardzo ograniczone.

Zachowania wspomagające naszych krewnych, czyli tych którzy przy sukcesie reprodukcyjnym powielią również część naszego genotypu, są zatem z biologicznego punktu widzenia całkowicie uzasadnione.

c) Najwięcej niejasności budzi występowanie zachowań altruistycznych względem osobników niespokrewnionych, czy raczej spokrewnionych w niewielkim stopniu^{**}, czyli w klasyfikacji Spencera zachowań społecznych. Hipotetyczne wyjaśnienie tego zjawiska przedstawił w 1971 roku Trivers. Ponieważ altruizm, który tłumaczył, opiera się na odwzajemnieniu, Trivers nazwał go altruizmem zwrotnym lub odwzajemnionym (reciprocal altruism). Wydaje się, że ewolucja mogła premiować pomaganie osobnikowi niespokrewnionemu, pod warunkiem, że później i on się odwzajemniał. Taki przypadek, w którym osobnik A pomaga B a potem B pomaga A, nazywa się altruizmem recyprokalnym bezpośrednim.

Najtrudniejsze do rozwikłania są te typy spencerowskiego altruizmu społecznego, które nie dają się sklasyfikować w kategorii recyprokalizmu bezpośredniego. Przykładem takich zachowań może być sponsorowanie biednych czy pomoc osobnikom nie zdolnym do rewanżu. Chociaż TRIVERS (1971) wspominał o tak zwanym altruizmie uogólnionym to dopiero ALEXANDER (1987) rozwinął koncepcję odpowiadającego mu altruizmu recyprokalnego pośredniego (okrężnego).

* 50% materiału genetycznego pochodzącego od samca jest, ze względu na jego haploidalność, taka sama u wszystkich sióstr, a ponieważ samica jest diploidalna, średnio połowa materiału genetycznego odziedziczona po niej (połowa z 50% po matce stanowi 25%) będzie taka sama u sióstr, to współczynnik pokrewieństwa równy będzie 75%.

** Ponieważ zachowania altruistyczne wiążą się z zachowaniami wewnątrzgatunkowymi lub co więcej wewnątrzpopulacyjnymi czy grupowymi, to możemy mieć pewność, że osobniki uczestniczące w takich zachowaniach są bardziej lub mniej spokrewnione, co znaczy, że ich współczynnik pokrewieństwa jest większy od 0. Skoro tak, to albo nie ma sensu mówić w ogóle o niekrewniaczych zachowaniach altruistycznych albo należy założyć, że altruizm krewniaczy dotyczy osobników, u których współczynnik ten przekracza jakąś wartość, na przykład 0,05 (u człowieka wartość ta może być znacznie obniżona). Takie rozumowanie doprowadziło najpewniej Rothsteina (za P. GRAY 1985) do wniosku, że w obrębie gatunku można mówić jedynie o altruizmie krewniaczym (wszyscy jego przedstawiciele mają wiele wspólnych genów).

Jednym z warunków istnienia altruizmu jest współzycie osobników w grupie przez odpowiednio długi okres czasu. Ponieważ nawet mała grupa składa się przynajmniej z kilku osobników, to musimy uwzględniać interakcje międzyosobnicze w kontekście całej grupy, a nie tylko między dwoma dowolnie wybranymi osobnikami. Dla uproszczenia przyjmijmy, że grupa składa się tylko z czterech niespokrewnionych osobników A, B, C i D. Jeśli A pomaga B, a potem B pomaga A, to obserwujące to osobniki C i D, widząc reakcję B, będą w przyszłości bardziej skłonne do udzielenia pomocy B, gdyż „nauczyły się”, że B jest osobnikiem, który się odwzajemnia. Jeśliby natomiast B nie odwzajemnił się A, to C i D mogłyby już w przyszłości nie pomóc B. Interakcje między przykładowymi osobnikami A i B w grupie są zatem zachowaniami dającymi wskazówki osobnikom innym (to znaczy osobnikom C i D), jak postępować w przyszłości względem A i B. Nie jest to jedyna forma recyprokalności okrężnej. Inną formą zwiększającą w przyszłości fitness altruisty może być nepotyzm pośredni, to znaczy odwzajemnienie przez pomaganie rodzinie altruisty. Wreszcie nie należy zapominać o kompensacji uzyskiwanej od części lub całej grupy w postaci nagrody, na przykład pieniędzy, medalu, tytułu czy dużego prestiżu, które też najczęściej pociągają za sobą pewne wymierne korzyści. Powód ostatni może być wtórny, ale jego zadaniem jest też motywowanie i zachęcanie osobników do takich zachowań. Takie same znaczenie może mieć również w różnych systemach religijnych oczekiwana od czynników transcendentalnych nagroda pośmiertna.

Zatem osobnik żyjący w grupie i zachowujący się altruistycznie wobec innych zwiększa prawdopodobieństwo takich samych zachowań względem niego samego (rozdz.: *Dowody na pozaracjonalne mechanizmy wywołujące altruizm niekrewniaczy* — pawiany) (PACKER 1977). Taka reakcja wynika zresztą z obliczonej przy użyciu teorii gier optymalnej strategii postępowania „tit for tat”, czyli zachowywania się osobnika A względem B tak, jak B zachował się względem A ostatnim razem (AXELROD i HAMILTON 1981).

Wyrazem altruizmu triversowskiego, który jest szczególnym przypadkiem tej właśnie strategii, jest funkcjonująca w prawie wszystkich systemach wartości tak zwana zasada wzajemności (ang. reciprocity). Chociaż termin ten spopularyzował B. MALINOWSKI (1984), już DURKHEIM (1893) (za STASZCZAKIEM 1987) postrzegał „restytucję daru” jako główny warunek równowagi społecznej. Zasada ta, choć inaczej nieco zdefiniowana, jest obecna również u Levi-Straussa i Homansa (za STASZCZAKIEM 1987). Etnologowie wiedzą, jak ważne jest „dawanie”. Dostarcza ono dawcy prestiżu i daje mu wysoki status w grupie. Odbywa się ono najczęściej ostentacyjnie i ceremonialnie. System „Kula”, czyli okrężna wymiana przedmiotów na Polinezji, „Hxaro” u buszmenów Kung, czy obrzędowa forma wymiany dóbr „Potlatch” u Indian to najbardziej znane systemy odzwierciedlające te właśnie zachowania.

Nomenklatura, którą wprowadził Trivers (możliwe, że zaczerpnięta z etnologii) spowodowała chyba nieco niewłaściwy odbiór jego koncepcji. Po pierwsze, terminologia ta stała się przyczyną wyróżnienia altruizmu nierecyprokalnego („bezinteresownego”) na przykład BIELICKI (1990), dla którego trudno znaleźć wytłumaczenie w koncepcji recyprokalizmu bezpośredniego. Jest to najpewniej związane z tym, że przyjmuje się często, iż warunkiem istnienia tego altruizmu

* W języku polskim odpowiednikiem byłoby wet za wet, a zatem na przykład pięknym za nadobne, ząb za ząb.

jest odwzajemnianie się altruście. Po drugie, zakłada się często, że altruizm recyprokalny z punktu widzenia altruisty jest związany z postępowaniem racjonalnym. Wreszcie po trzecie, co zresztą dotyczy wielu problemów biologii ewolucyjnej, podważa się propozycje wyjaśnienia różnych zachowań na gruncie tej biologii wyjątkami, które im jakoby zaprzeczają. Niestety późniejszy podział zaproponowany przez WILSONA (1975), który wyróżnił altruizm „miękki” (soft-core), odpowiadający recyprokalnemu i altruizm irracjonalny „twardy” (hard-core), odpowiadający krewniaczemu, jest również w świetle mechanizmów tego zachowania nieadekwatny.

Należałoby więc zastanowić się, czy podziały altruizmu dostosowane do stopnia pokrewieństwa osobników uczestniczących w takich zachowaniach nie zamazują aspektu wyjaśniającego ich podłoże.

ALTRUIZM A INNE WYTWORY KULTURY LUDZKIEJ

Jeżeli zachowania altruistyczne w grupie były adaptatywne nie tylko z punktu widzenia osobnika, ale i z punktu widzenia grupy, co miało najprawdopodobniej kolosalne znaczenie w ostrej rywalizacji między grupami, to musiały utrwalić się odpowiednie mechanizmy odpowiedzialne za te właśnie zachowania. Konsekwencją tego była dodatnia selekcja na osobniki, które zyskiwały akceptację, status i zwiększały szansę na dobre traktowanie ze strony innych osobników w grupie. W wielu zachowaniach tego typu nie był ważny podmiot, do którego altruizm był kierowany, ale osobnicy akt ten obserwujący.

U człowieka ze względu na precyzyjną komunikację werbalną możliwe było większe rozprzestrzenienie się tych zachowań również dlatego, że potencjalni odbiorcy informacji o każdym zachowaniu jakiegoś osobnika nie musieli widzieć tych zachowań, mogli się po prostu o nich dowiadywać. Różne formy przekazu ustnego, jak na przykład plotka, a od niedawna również przekazu pisemnego*, miały zatem istotne znaczenie w nabywaniu wiedzy o zachowaniach innych osobników. Osobniki opierające się na cennych wskazówkach informatorów mają przewagę nad innymi, gdyż wiedzą jak najlepiej zachować się względem innego, nie znanego lub nie do końca poznanego, osobnika. Wydaje się, że „błogosławieni ci co nie widzieli, a uwierzyli” to też jedna z adaptatywnych reguł w interakcjach międzypersonalnych. Taki ewolucyjnie wypracowany, często bezkrytyczny stosunek odbiorcy do przekazu, ma też swoje złe strony. Dopuszcza on przekłamania lub świadome fałszowanie informacji. Z nim też są związane uprzedzenia, których istnieje całe mnóstwo i to w całkiem różnych kontekstach.

Ewolucja altruizmu, a w szczególności altruizmu niekrewniaczego i mechanizmów za niego odpowiedzialnych, stała się również podłożem niektórych aspektów systemów moralnych i religijnych. Według ALEXANDRA (1987) ewolucja premiowała systemy, w których każdy starał się wpłynąć na innych, aby byli większymi dobroczyńcami niż on sam oraz utrzymywania opinii o sobie samym,

*Wiemy że istnieje duży „popyt” na informacje dotyczące życia i działalności poszczególnych jednostek. Duża część czasu konwersacji wiąże się właśnie z informacjami na temat osób trzecich, które są znane rozmówcom. Dzięki temu zresztą zarówno prasa, jak i książki dające takie biograficzne informacje cieszą się dużą popytnością.

jako o kimś, kto jest większym dobroczyńcą niż w rzeczywistości. Przykazania o „miłowaniu bliźniego” i napiętnowanie za nieprzestrzeganie tych zasad, czy „widzenie w oku bliźniego źdźbła, a nie widzenie belki w swoim”, są właśnie pewnymi kodyfikacjami tych przystosowawczych reguł.

DOWODY NA POZARACJONALNE MECHANIZMY WYWOŁUJĄCE ALTRUIZM NIEKREWNIACZY

Już utylityści z Herbertem Spencerem na czele utrzymywali, że rozróżnienie między egoizmem a altruizmem jest niesatysfakcjonujące, gdyż oba są związane z grupą społeczną jako zbiorem jednostek, gdzie szczęście ogółu jest nieodzowne dla szczęścia tychże jednostek. W tej koncepcji altruizm jest tylko swoistym wyrazem racjonalnego egoizmu. Chociaż współczesna biologia w oparciu o paradygmat ewolucyjny wyjaśnia zachowania altruistyczne na gruncie ich adaptatywności osobniczej, ostateczna konkluzja jest w pewnym sensie zbliżona do spencerowskiej. Przy wprowadzeniu jak najmniejszych zmian w jego definicji można by określić altruizm jako swoisty wyraz egoizmu genotypowego. Pomimo tego, że różnica wiąże się z zastąpieniem tylko jednego przymiotnika, jest ona dość istotna. Wynika stąd, że choć możemy na podłożu biologii ewolucyjnej uzasadnić altruizm, to nie znaczy, że musi on być związany z tak zwanymi racjonalnymi przesłankami postępowania. *Ratio* odpowiada za świadome zachowania, których motywy są związane z myśleniem analitycznym, a cele biologiczne są często zawoalowane dla tego sposobu myślenia. Wielokrotnie to jest właśnie przyczyną dlaczego nie możemy wytłumaczyć wielu zachowań naszym analitycznym *ratio*. Trudno się zresztą temu dziwić, nie taka była przyczyna ewolucji intelektualnych możliwości naszego mózgu. Niewątpliwie istnieje duża klasa zachowań altruistycznych niekrewniaczych, które dzięki możliwościom operacyjnym mózgu ludzkiego zostały poddane racjonalizacji. Mogą to być, na przykład, akty darowizny jako forma reklamy, obdarowywanie jako wyraz statusu i hierarchii — osobnik dający jest dominującym — na przykład w systemie Potlatch u Indian oraz niektóre zachowania prospołeczne będące reakcją autohandicapową (to znaczy, że podmiot zużytkowujący czas na akty altruistyczne ma wytłumaczenie dla ewentualnych porażek w sferze związanej z jego merytoryczną kompetencją) (DOLIŃSKI 1988). W tym ostatnim przypadku, chyba jednak większość tych zachowań ma związek z nastrojem, a więc z układem limbicznym i wydaje się, że zachowania te nie są kalkulowane w oparciu o kategorię zysków i strat.

Tak jak w procesie ewolucji nastąpiła do pewnego stopnia kortykalizacja zachowań seksualnych (czyli częściowe przejęcie kontroli nad tymi zachowaniami przez wyższe ośrodki korowe), tak też mogła zaistnieć częściowa kortykalizacja zachowań altruistycznych. Jednak wiele zachowań altruistycznych nie jest kontrolowanych przez korę odpowiedzialną za *ratio*. Najpewniej te właśnie pozaracjonalne mechanizmy są pierwotne i cały czas u człowieka i innych zwierząt obecne. Występowanie tego typu altruizmu nie tylko u człowieka jest samo w sobie dowodem na pozaracjonalne sterowanie tymi zachowaniami. Oto dwa spektakularne przykłady takich zachowań u pozaludzkich naczelnych.

W połowie lat 70-tych PACKER (1977) obserwował zachowania altruistyczne pawianów (*Papio anubis*) rywalizujących o receptywne samice. Zauważył on, że niektóre samce proszą o pomoc samca niespokrewnionego przeciwko samcowi, który przebywa z receptywną samicą. Co najmniej w kilku przypadkach samiec wezwany do pomocy walczył z oponentem, podczas gdy ten, który o pomoc prosił, oddalał się wraz ze „zdobytą” samicą. Okazało się również, że samce częściej udzielające pomocy, częściej też pomoc uzyskiwały! Nie ulega wątpliwości, że samce wspomagające lub wręcz przejmujące „pole bitwy” zachowują się altruistycznie. Ryzykując odniesieniem poważnych ran w walce i nie uzyskując w jej wyniku bezpośrednich korzyści przyczyniają się do zwiększenia fitness samca, któremu pomagają.

Drugim interesującym przykładem są badania SEYFARTH i CHENEY (1984) nad tumbili (*Cercopithecus pygerythrus*). Autorzy obserwowali gotowość niesienia pomocy osobnikom, które jej wzywały. W przypadku krewnych gotowość ta była niezależna od czasu, jaki minał od ostatniego iskania się osobników i występowała nieco częściej niż w relacjach osobników niespokrewnionych. Wśród tych ostatnich gotowość ta była tym większa, im mniej czasu minęło od ostatniego iskania się danych osobników. Wyniki tych obserwacji dają również pewne cenne przesłanki co do mechanizmów proksymalnych, rządzących tymi zachowaniami.

W oparciu o naszą dotychczasową wiedzę raczej nieprawdopodobnym jest tłumaczenie zachowań w przytoczonych powyżej przykładach pobudkami natury racjonalnej*.

CZY ALTRUIZM MUSI BYĆ ZAWSZE ADAPTATYWNY?

Sądzę, że odpowiedź na to pytanie jest bardzo ważna. Wiąże się ono z częstymi przykładami podważania wielu koncepcji ewolucjonistycznego podejścia do zachowań ludzkich. W przypadku altruizmu ludzkiego przytacza się przykłady nader rzadkich choć niewątpliwie osobliwych zachowań, których nie da się wytłumaczyć przez jakąkolwiek genetyczną dostosowalność (BIELICKI 1990). W oparciu o te wyjątki kwestionuje się następnie próby biologicznego wyjaśnienia tych zachowań. Tymczasem te właśnie wyjątki są jednym z dowodów na istnienie ewolucji również w sferze behawioru ludzkiego.

Życie rozsiewa różnorodne formy morfologiczno-fizjologiczne i różne typy etogramów (to jest programów zachowań), które wcale nie muszą być adaptatywne. Obecne w ewolucji niedeterministyczne elementy probabilistyki powodują, że niektóre nieadaptatywne zachowania pojawiają się i znikają cały czas. Ich znaczenie przystosowawcze można oceniać dopiero z perspektywy. Tworzenie bardzo zróżnicowanych etogramów jest o wiele łatwiejsze, gdyż ich zaburzenia nie zagrażają tak istotnie przetrwaniu, jak mutacje anatomo-fizjologiczne. To stałe produkowanie form zróżnicowanych, a wśród nich i wielu nieadaptatywnych jest pierwszą przyczyną istnienia niektórych osobliwych przypadków niedostosowawczych zachowań altruistycznych nie tylko u człowieka.

* Znany wiele przykładów zachowań altruistycznych, o których nie wiemy, czy są krewniacze czy recyprokalne, gdyż nie znana jest genealogia poszczególnych osobników. Delfiny podtrzymują ранego delfina, by nie utonął, morsy ratują życie przedstawicielowi swojego gatunku lub rzucają się na białego niedźwiedzia w obronie młodego morsa, szympansa opiekuje się nie swoim dzieckiem, makaki lub pawiany adoptują niespokrewnione z nimi młode osobniki swoich gatunków i wiele innych.

Następną przyczyną, dla której istnieją przypadki altruizmu nieuzasadnionego z genotypowego punktu widzenia, są niedoskonałe mechanizmy wyzwalające zachowania altruistyczne. Okazuje się na przykład, że nie zawsze w koloniach owadów społecznych królowa odbywa gody tylko jeden raz, lub że królowa zostaje osobnik z danej kolonii. Jak łatwo obliczyć stopień pokrewieństwa robotnic do wychowywanych przez nie siostr może być wtedy o wiele mniejszy niż 75%. Nie zmienia to oczywiście sposobu traktowania swoich niebiologicznych sióstr przez robotnice. Opiekują się one nimi tak samo jak genetycznymi siostrami. Wygląda na to, że możemy mieć do czynienia z altruizmem „bezinteresownym” i poza człowiekiem.

Podobna sytuacja może również wystąpić u gółców. Tu jednak takie „pomyłki” nie muszą być nieadaptatywne. Jest tak ze względu na dużą endogamiczność — średni współczynnik pokrewieństwa w kolonii jest bardzo wysoki i wynosi 0,81 a podobieństwo genetyczne między dwoma pobliskimi koloniami nie jest o wiele mniejsze (SHERMAN i współaut. 1992). Do podobnych wniosków wobec człowieka upoważnia obecna wiedza na temat ewolucji, stosunkowo endogamicznych, prehistorycznych społeczeństw ludzkich. Mechanizmy odpowiadające za zachowania altruistyczne wyewoluowały w pewnych określonych społeczno-ekologicznych warunkach i przy pewnej ich zmianie mogą być w większym stopniu zawodne niż były dotychczas. Przykładem niedoskonałych mechanizmów mogą być kryteria doboru partnera seksualnego. Z biologicznego punktu widzenia przy stosowaniu strategii rozrodu, występującej powszechnie u ptaków i w określonych warunkach środowiska u ssaków, powstanie związku monogamicznego daje bardzo duże szanse na odpowiedni sukces reprodukcyjny. Jednak wybór partnera nie opiera się na efektywności przyszłego związku, to znaczy na zdolności reprodukcyjnej partnera, lecz najczęściej na morfologicznych, lub jak w przypadku wielu ptaków, wokalnych atrybutach płci przeciwnej. Oczywiście powstanie tych kryteriów możliwe było, gdyż atrybuty te są wysoce skorelowane ze zdolnościami reprodukcyjnymi. Nie jest to jednak korelacja, która daje pełną gwarancję. Tak samo jest też w przypadku zachowań altruistycznych. Może, aby uniknąć nieporozumień z rzadkimi zachowaniami wyjątkowymi, które wydają się nie podlegać rozbirowi metodami biologii ewolucyjnej, warto by wprowadzić zasadę (a może prawo) braku 100% wydajności mechanizmów odpowiedzialnych za dowolne zachowanie. Uogólniając tę zasadę można by sformułować ją następująco: zawsze mogą zaistnieć takie warunki lub sytuacje, w których pewna adaptacja morfo-fizjologiczna lub mechanizmy odpowiedzialne za dowolne zachowanie nie będą przystosowawcze.

W ewolucji, a tym samym i w koncepcjach jej dotyczących, matematyczna ścisłość typu $2 + 2 = 4$ nie jest osiągalna tak samo jak w fizyce kwantowej, gdzie obowiązują zasady statystyki i zasada nieoznaczoności.

WNIOSKI KOŃCOWE

Przez 99% okresu swojej ewolucji hominidy żyły w kilkunasto- lub kilkadziesięcioosobowych grupach. Wszelkie zachowania, które się w tym okresie utrwaliły, były najpewniej korzystne adaptacyjnie. Posługując się koncepcją kin

selection i inclusive fitness można chyba z dużym powodzeniem tłumaczyć wiele powstałych wówczas, jak i już dużo wcześniej, przystosowań behawioralnych. Grupy ówczesnie żyjące były na tyle małe, że średni współczynnik pokrewieństwa dla całej grupy był stosunkowo duży. Skoro tak, to duży procent zachowań altruistycznych w takiej grupie miał sens w świetle przytaczanych koncepcji. Wtedy też powstały mechanizmy odpowiedzialne za tak zwane niekrewniacze zachowania altruistyczne. Z pewnością nie były one oparte o kalkulację jakichkolwiek współczynników pokrewieństwa. Zachowania te przy stosowaniu optymalnej strategii „tit for tat” powodowały wiele zachowań recyprokalnych, które dodatkowo ugruntowały przystosowawcze znaczenie tych zachowań w grupie. Recyprokalność właśnie, zauważona już dawno przez socjologów i etnologów, została wyjaśniona w kategoriach biologii ewolucyjnej przez Triversa. Nie jest ona jednak wcale niezbędna i z pewnością nie ona wyzwala większość zachowań altruistycznych. Mechanizm takiego niekrewniaczego altruizmu może wywodzić się z mechanizmu altruizmu krewniaczego. Ponieważ mechanizmy te niezmiennie istnieją i obecnie, a skala możliwych relacji międzysobniczych zmieniała się zasadniczo, (np. w populacjach wielkomijskich średni współczynnik pokrewieństwa jest o kilka rzędów niższy niż w prehistorycznych plemionach) wydaje nam się, że biologiczne podłoże wielu zachowań wymyka się czasami ewolucyjnym koncepcjom, usiłującym tłumaczyć te zachowania. W świetle industrialistycznego myślenia, zachowania te mogą obecnie wydawać się jakby nieuzasadnione, a w kategoriach racjonalistycznego pojmowania rzeczywistości niezrozumiałe.

Za mechanizmy wyzwalające altruizm w większości przypadków (lub jeśli altruizm kierowany przez *ratio* nazwiemy pseudoaltruizmem, to we wszystkich przypadkach) nie odpowiada ta część kory mózgowej, która jest związana z racjonalnym sposobem myślenia, czy myślenia w kategoriach zysków i strat. Dlatego też człowiek nie jest w stanie (i na szczęście) wyeliminować tych zachowań z repertuaru swojego behawioru.

Altruizm jest nieodłącznym elementem w ewolucji człowieka i jako wielce pożądana cecha osobnicza tej społecznej istoty zajmuje w hierarchii wartości różnych ludzkich kultur wysoką pozycję. Dzięki biologicznemu rationale możemy go jednak tłumaczyć na podłożu genotypowym. Język biologów ewolucyjnych lub socjobiologów dlatego jest tak bardzo kontrowersyjny, że pojęciami dostosowanymi do fenotypów stara się opisać reguły obecne na poziomie selekcji genotypów. Nie mniejszą zniewagą dla wielu jest to, że reguły genotypowe negują zakres pojęciowy niektórych określeń istniejących na poziomie fenotypowym. Oczywiście jest, że nasz język i takie związane z nim pojęcia, jak egoizm czy altruizm odnoszą się do aktywności fenotypów. Nie ulega zatem wątpliwości, że jeśli język dotyczy fenotypów, to w istocie altruizm jest tym, co przez niego potocznie rozumiemy. Godząc oba punkty widzenia określiłbym altruizm jako piękną, wypracowaną przez ewolucję, taktikę dostojnej i szlachetnej dyplomacji, której cele pozostają najczęściej ukryte, a efekty widoczne dopiero z perspektywy czasu.

ALTRUISM AS A BIOLOGICAL PHENOMENON

S u m m a r y

According to Spencer and also some present-day biological concepts we can distinguish at least three types of altruism: parent's altruism, kin altruism, and direct as well as indirect reciprocal altruism (or in Spencer's terminology — social altruism). We can explain all kinds of altruism on the basis of the evolutionary paradigm. This paper tries to give an answer to the question whether the often cited arguments concerning some atypical, very rare kinds of altruism existing in our species which, in the opinion of those who put them forward, are unexplainable by biological evolution, can undermine the evolutionary conception of altruism.

The issues which are the most important in this context are the following: human and nonhuman altruism in general must be an adaptive and phylogenetically conditioned species specific feature; since we know many examples of different kinds of altruism in nonhuman animals and since, in most cases, real human altruism is not controlled by our *ratio*, we can assume that it is older than our reasoning by mind; altruism does not always have to be adaptive, because proximal mechanisms which are responsible for this behaviour are not perfect and because the produced diversity on which natural selection acts is to some extent renewed in every generation; because of the changes in social structure, development of new technologies and recent rapid urbanization, the conditions of life in our civilization have changed enormously in comparison to those of our remote ancestors. This is probably an important reason why our behaviour seems to be biologically inadequate. We must realize, however, that our genes (and often our cultures) are adapted to our past and not to the present time and situation.

Maybe because of much more elaborated forms of communication between individuals in our species, like language and quick transfer of information e.g. by gossips and recently also by written language, altruism is such a common and such an important feature of *Homo sapiens*.

Whatever definition of altruism we accept we should be aware that it is a kind of very noble and beautiful strategy of behaviour, the aims of which can be hidden from those who behave in this way, and the results visible only from the evolutionary perspective.

LITERATURA

- ALEXANDER R. D., 1987. *The Biology of Moral Systems*. Aldine de Gruyter, New York.
- AXELROD R., W. D. HAMILTON, 1981. *The Evolution of Cooperation*. Science 211, 1390–1396.
- BIELICKI T., 1990. *O pewnej osobliwości człowieka jako gatunku*. Kosmos 36, 129–146.
- DARWIN Ch., 1955. *O powstawaniu gatunków*. PWRiL, Warszawa.
- DOLIŃSKI D., 1988. *Egotystyczny Samarytanin. Autohandicapowa interpretacja zachowań prospołecznych*. Przegląd Psychologiczny 31, 543–566.
- DRÖSCHER V. B., 1991. *Rodzinnie gniazdo*. P. W. Wiedza Powszechna, Warszawa.
- GRAY J. P., 1985. *Primate sociobiology*. HRAF Press, New Haven.
- HAMILTON W. D., 1964. *The genetical theory of social behaviour*. J. of Theor. Biology 7, 1–52.
- KAPLAN J. R., 1978. *Fight interference and altruism in Rhesus monkeys*. Amer. J. of Physical Anthropology 49, 241–250.
- KOENIG W. D., MUMME R. L., 1990. *Levels of analysis and the functional significance of helping behavior*. [W:] M. BEKOFF i D. JAMIESON "interpretation and explanation in the study of animal behavior", Westview Press, Boulder, San Francisco.
- MALINOWSKI B., 1984. *Zwyczaj i zbrodnia w społeczności dzikich*. Dzieła t. 2, PWN Warszawa.
- PACKER C., 1977. *Reciprocal altruism in Papio anubis*. Nature 265, 441–443.
- SEYFARTH R. M., CHENEY D. L., 1984. *Grooming, alliances, and reciprocal altruism in Vervet monkeys*. Nature 308, 541–542.
- SHERMAN P. W., JARVIS J. U. M., BRAUDE S. H., 1992. *Golce — ssaki prawdziwie społeczne*. Świat Nauki 10.
- SPENCER H., 1884. *Zasady etyki*. Warszawa, Wydawnictwo Spółki Nakładowej Warszawskiej.
- STASZCZAK Z., 1987. *Słownik Etnologiczny*. Warszawa-Poznań, PWN.
- TRIVERS R. L., 1971. *The evolution of reciprocal altruism*. Quarterly Review of Biology 46, 35–57.
- WILSON E. O., 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, Harvard University Press.

LECH STEMPNIEWICZ

*Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców UG
Legionów 9, 80-441 Gdańsk*

DZIECIOBÓJSTWO U ZWIERZĄT
Interpretacja socjobiologiczna

WSTĘP

Dzieciobójstwo jest zachowaniem normalnym i dość często spotykanym w warunkach naturalnych. Uważa się je za drastyczny przejaw konkurencji wewnątrzgatunkowej zwierząt o zasoby będące w niedomiarze. Najczęściej jest to konkurencja o pokarm, przestrzeń życiową, miejsca rozrodu, ale także o partnera płciowego (HRDY 1979, SHERMAN 1981, MOCK 1984).

U pewnych grup zwierząt mięsożernych (np. u ryb, płazów, mew, niektórych ptaków i ssaków drapieżnych) powszechny jest kanibalizm, dotyczący zwłaszcza osobniki młodociane. Ulega on nasileniu w warunkach wysokiego zagęszczenia i niedostatku pokarmu. Korzyści dla zabójcy są w tym przypadku jednoznaczne. Ofiary stanowią dodatkowe źródło pożywienia, co w warunkach napiętego budżetu energetycznego może decydować o przeżyciu i sukcesie rozrodczym kanibala. Behawior ten może w rezultacie przyczyniać się do obniżenia liczebności populacji (HAUSFATER i HRDY 1984).

Wszystkie przypadki dzieciobójstwa nie będącego kanibalizmem, to jest te, w których ofiara nie jest zjadana, były interpretowane na ogół jako przejawy zachowania patologicznego (tzn. pozbawionego wartości przystosowawczej). Tak jest w istocie w części przypadków, zwłaszcza wywołanych sytuacją stresową, której bezpośrednią lub pośrednią przyczyną są zwykle czynniki antropogeniczne. Odpowiedzialny za ten patologiczny behawior może być wzrost agresji spowodowany skrajnym przegęszczeniem i/lub przełamywaniem dystansu osobniczego, brak odpowiednich miejsc i materiałów do budowy gniazda lub nory legowej, atrofia bądź hipertrofia instynktu macierzyńskiego, zakłócenia we wdrukowaniu obrazu matki/dziecka w pierwszej fazie po wykluciu/porodzie i inne. W ekstremalnej postaci zjawisko to występuje u zwierząt hodowlanych i przetrzymywanych w nieodpowiednich warunkach w ogrodach zoologicznych (FRASER 1985).

Ekologia behawioralna proponuje wyjaśnienie dzieciobójstwa nie będącego kanibalizmem (poza niewątpliwymi przypadkami patologii) w kategoriach wewnątrzgatunkowej konkurencji seksualnej (HAUSFATER i HRDY 1984, KREBS i DAVIES 1987, ALCOCK 1989). Niniejszy artykuł jest poświęcony przede wszystkim prezentacji tej właśnie koncepcji (HRDY 1979).

PRÓBA DEFINICJI I KLASYFIKACJI

WPROWADZENIE

Dzieciobójstwem można określić jedynie uśmiercanie młodych osobników własnego gatunku. Stopień pokrewieństwa zabójcy i ofiary może być różny, chociaż najczęściej są sobie genetycznie obce. Zachowanie dzieciobójcze (poza przypadkami patologicznymi) musi przynosić zabójcy określone zyski. Dla kani-bala są nimi dodatkowe ilości pokarmu. Rodzic-zabójca uśmiercający najsłabsze potomstwo (redukcja wielkości lęgu/miotu, dostosowująca ją do dostępnej bazy pokarmowej oraz selekcja zdrowotna) zwiększa w ten sposób własny sukces rozrodczy. Eliminowane są bowiem te młode osobniki, które w danej sytuacji i tak nie mają szansy przeżycia, a obniżają szanse przeżycia pozostałych. Dzieciobójstwo indukowane seksualnie sprzyja propagacji genotypu zabójcy (w sensie ilościowym i czasowym) poprzez uśmiercanie obcych genetycznie lęgów/miotów. Dość często obserwuje się zachowanie łączące w sobie elementy kilku typów dzieciobójstwa. Wówczas i przyczyny i efekty takiego behawioru mają charakter mieszany.

Upraszczając czasami bardzo skomplikowane klasyfikacje tego behawioru można wyodrębnić dwa główne jego typy: dzieciobójstwo bezpośrednie i pośrednie. W przypadku pierwszym zabójca aktywnie uśmierca ofiarę, w drugim zaś przyczynia się do jej śmierci zaniechając opieki nad nią (HRDY 1979). Nawet ten podział nie jest zawsze jednoznaczny (rozdz. *Typy mieszane*).

DZIECIOBÓJSTWO BEZPOŚREDNIE

Kanibalizm

Kanibalizm, czyli zabijanie i zjadanie młodych osobników własnego gatunku jest typowym przykładem dzieciobójstwa bezpośredniego. U ryb, płazów i gadów, gdzie na ogół brak jest opieki rodzicielskiej, dość częste zachowanie kanibalistyczne (zwłaszcza u gatunków drapieżnych i wszystkożernych) dotyczyć może również własnego potomstwa (ALCOCK 1989). U ptaków i ssaków ofiary nie są zazwyczaj spokrewnione (przynajmniej blisko) z zabójcą. Wyjątkiem są te gatunki kanibalistyczne, u których samiec nie zna własnego potomstwa (np. hiena cętkowana *Crocota crocuta*, tygrys *Panthera tigris*, niedźwiedź polarny *Ursus maritimus*), zatem i ono może paść jego łupem (van LAWICK i van LAWICK-GOODALL 1973, MOUNTFORT 1973, TAYLOR i współaut. 1984)

Kanibalizm występuje między innymi u ptaków drapieżnych *Falconiformes*, sów *Strigiformes*, mew *Laridae* i krukowatych *Corvidae* (MOCK 1984), a także u gryzoni *Rodentia* (BROOKS 1984), ssaków drapieżnych *Carnivora* (HRDY 1979) i szympanсів *Pan troglodytes* (BYGOTT 1972).

Dzieciobójstwo indukowane seksualnie

Jest to drugi rodzaj dzieciobójstwa bezpośredniego, polegający na uśmiercaniu niespokrewnionych młodych zwierząt, które jednak nie są z reguły zjadane. Zabójcami są najczęściej samce poligyniczne. Behawior ten ma zwykle miejsce świeżo po przejściu terytorium i/lub samicy (haremu) po dotychczasowym

właścicieli (właścicielach). Takie zachowanie odnotowano między innymi u lwów *Panthera leo* (BERTRAM 1975), langurów *Presbytis* sp. (HRDY 1977a, NEWTON 1986, SOMMER 1987), goryli *Gorilla gorilla* (FOSSEY 1981), koczkodanów *Cercopithecus* sp. (STRUHSAKER 1977), gerez *Colobus* sp., pawianów *Papio anubis* (HRDY 1977b), norników *Microtus* sp. (BROOKS 1984) oraz strzyżyka śpiewaczka *Troglodytes aedon* (FREED 1986), wróbla domowego *Passer domesticus* (VEIGA 1990) i jaskółek *Hirundinidae* (LOFTIN i ROBERSON 1983, CROOK i SHIELDS 1985, MOLLER 1988).

Także samice psowatych *Canidae* (ZIMEN 1976, CAMENZIND 1978, FRAME i współaut. 1979), hien *Hyaenidae* (van LAWICK, van LAWICK-GOODALL 1973), długoszpona *Jacana spinosa* (STEPHENS 1982) i wróbla domowego (VEIGA 1990) w pewnych okolicznościach niszczą mioty lub lęgi innych samic.

DZIECIOBÓJSTWO POŚREDNIE

Polega ono zwykle na zaniechaniu karmienia potomstwa przez rodziców lub (jak w przypadku likaonów *Lycaon pictus*) przez grupę zwierząt, wspólnie polujących i opiekujących się szczeniętami samic należących do stada. Behawior ten z reguły jest związany z aktualną dostępnością pokarmu i nasila się przy jego niedostatku (FRAME i współaut. 1979).

Redukcja lęgów

Jest to często spotykane zjawisko u ptaków, będące formą dopasowania wielkości lęgów do aktualnej sytuacji pokarmowej. Dotyczy ono gatunków o lęgach asynchronicznych, wśród których wysiadywanie rozpoczyna się przed złożeniem ostatniego jaja. W rezultacie klucie się jaj jest rozciągnięte w czasie (odpowiadającym zaawansowaniu inkubacji), a pisklęta są zróżnicowane wiekowo i tym samym pod względem stopnia rozwoju psychofizycznego.

W warunkach niedoboru pożywienia pisklęta najmłodsze, najmniejsze, najslabiej domagające się pokarmu od rodziców (żebranie o pokarm jest bodźcem wyzwalającym karmienie) giną z głodu, a czasami są uśmiercane przez starsze rodzeństwo bądź rodziców. Asynchroniczne lęgi i opisany wyżej mechanizm ich redukcji są charakterystyczne dla ptaków dość wyspecjalizowanych pokarmowo, bazujących na zasobach trudno przewidywalnych (np. aeroentomofagi — jerzyki *Apus* sp., ichtiofagi — brodzące *Ciconiiformes*, odżywiające się drobnymi gryzoniami — sowy i ptaki drapieżne) (PERRINS i BIRKHEAD 1983, MOCK 1984).

TYPY MIESZANE

Istnieją ponadto formy dzieciobójstwa nie dające się jednoznacznie zakwalifikować do żadnego z wyżej wymienionych typów. Są to zachowania, w których zaniechanie opieki nad potomstwem (dzieciobójstwo pośrednie) po pewnym czasie prowadzić może do jego aktywnego uśmiercenia, a także kanibalizmu (np. u chomika syryjskiego *Mesocricetus auratus*). Trudno jest również oddzielić selekcję zdrowotną lęgu (miotu), przejawiającą się w usuwaniu chorych i słabych osobników z gniazda (np. u krukowatych *Corvidae*), od redukcji wielkości lęgu (miotu) z przyczyn pokarmowych (BROOKS 1984, MOCK 1984).

U syczka *Otus scops*, gniazdującego w ciemnych dziuplach, bodźcem wyzwalającym zachowanie opiekuńcze rodziców, a jednocześnie tłumiącym ich agresję

jest charakterystyczny głos pisklęcia. Gdy nie ma ono siły się odzywać z powodu niedożywienia bądź choroby, jest traktowane przez rodziców jak ofiara, to znaczy zabijane i przeznaczane na pokarm dla rodzeństwa (DROSCHER 1988).

U wielu zwierząt żyjących w dużych, zwartych stadach (np. u antylop, bawołów i bizonów spośród krętorogich *Bovidae*, jeleniowatych *Cervidae*, uchattek *Otariidae*, fok *Phocidae*) dość powszechnym zjawiskiem jest gubienie się młodych osobników, utrata kontaktu z matką i śmierć z głodu i wycieńczenia. Wydaje się, że nieadoptowanie tych sierot przez inne samice ze stada nie może być traktowane za formę dzieciobójstwa pośredniego, jak uważają niektórzy autorzy (KALETA 1989).

WYBRANE PRZYKŁADY DZIECIOBÓJSTWA

Wróbel domowy

Ten powszechnie znany, kosmopolityczny gatunek rozradza się w luźnych grupach, odbywa 2–3 lęgi rocznie (zależnie od obszaru występowania). Pisklęta są karmione przez oboje rodziców, z tym że udział samicy jest zwykle większy. Samce są mono-, bi-, a nawet trigamistami. Poligyniczne samce biorą udział w opiece nad potomstwem pierwszej partnerki, a tylko sporadycznie karmią młode z lęgów samic 2-go i 3-go rzędu. W 9%–12% lęgów wróbla domowego w Hiszpanii stwierdzono przypadki dzieciobójstwa (VEIGA 1990).

Obiektem ataków ze strony samców były obce lęgi samic 2-go rzędu, pozbawione opieki ojcowskiej. Jaja były rozbijane, pisklęta zadziobywane, a następnie wyrzucane z gniazda. Wkrótce napastnicy tworzyli pary z matkami ofiar i dochowywali się własnego potomstwa. Dzieciobójczyniami były także samice, z reguły te skojarzone z samcami poligynicznymi jako partnerki 2-go rzędu. Niszczyły one lęgi par monogamicznych bądź lęgi samic 1-go rzędu, czyli tylko te, którymi samce się zajmowały. W rezultacie, wchodziły one w pary z samcami, do których gniazd wtargnęły. Uzyskiwały status samicy 1-go rzędu oraz opiekę ojcowską nad własnym potomstwem (VEIGA 1990).

Niedźwiedź polarny

Rozpowszechniony u tego gatunku kanibalizm przejawia się w pożeraniu padłych, zabijaniu chorych, osłabionych oraz bardzo młodych osobników. Dzieciobójstwo ze strony dorosłych samców jest na tyle rozpowszechnione, że stanowi istotny czynnik ograniczający liczebność populacji. Stwierdzono ponadto, że po uśmierceniu i zjedzeniu małych niedźwiadków, dorosłe samce towarzyszą ich matce i po pewnym czasie koczują z nią. Umożliwia to owulacja prowokowana, charakterystyczna dla tego gatunku (LARSEN 1984, TAYLOR i współaut. 1984).

Psowate i hieny

U wielu gatunków z obu rodzin, żyjących w stałych lub fakultatywnych grupach, obserwuje się przypadki dzieciobójstwa ze strony samic (np. wilk *Canis lupus*, kojot *C. latrans*, dingo *C. familiaris*, hiena cętkowana, likaon). W odniesieniu do hien i likaonów wydaje się to mieć związek ze stosunkami matriarchalnymi, obowiązującymi w ich społecznościach (ZIMEN 1976, CAMENZIND 1978, FRAME i współaut. 1979).

Ofiarami są zawsze mioty samic zajmujących niską pozycję w strukturze hierarchicznej grupy, sprawczyniami zaś są samice dominujące. U likaonów samica z młodymi pozostaje w norze i nie bierze udziału w polowaniach. Jest ona karmiona (później także szczenięta) pokarmem dostarczonym do nory przez pozostałych członków stada. Samica zajmująca najwyższą pozycję socjalną w grupie czasami uniemożliwia karmienie samicy niskiej rangi, skazując jej miot na śmierć głodową (van LAWICK i van LAWICK-GOODALL 1973).

Konie

Zdziczałe konie amerykańskie (mustangi *Equus caballus*) żyją w grupach składających się z kilku-kilkunastu dorosłych klaczy, ich potomstwa oraz dorosłego ogiera. Taka struktura socjalna przyczynia się do ostrej konkurencji między samcami o dostęp do samic. Okres utrzymywania się samca na pozycji lidera i tym samym jego okres reprodukcyjny jest ograniczony, a rotacje częste. Po przejściu stada klaczy przez nowego ogiera, ciężarne samice często ronią płody w następstwie napastowania i gwałtów (BERGER 1983). Atakowane i czasem uśmiercane są także źrebięta (DUNCAN 1982).

Lwy

Lwy są drapieżnikami polującymi zespołowo na duże zwierzęta trawożerne (antylopy, zebry) na obszarze bronionych terytoriów. Główny ciężar zdobywania pożywienia spoczywa na mniejszych i sprawniejszych ruchowo lwicach. W skład grupy wchodzi 3 do 12 dorosłych samic i ich potomstwo (w przypadku samców tylko do wieku 3 lat). Lwice są ze sobą blisko spokrewnione (siostry, kuzynki, matki, córki). Urodziły się i pozostają przez całe życie w tej samej grupie. Są zdolne do rozrodu bardzo długo, bo od 4 do 18 roku życia, to jest przez około 14 lat. Owulacja u lwic jest ukryta. Gdy nie są ciężarne lub karmiące wchodzi w ruję (trwającą 2–4 dni) co około jeden miesiąc. Kopulują wówczas dzień i noc (przeciętnie co 15 min.) z różnymi samcami z grupy. Na każde z lwiatek przeżywających do wieku dojrzałego (przeżywa około 20%) przypada przeciętnie 3 tys. kopulacji. Na niską efektywność rozrodu składają się bardzo częste zaburzenia w owulacji i wysoki odsetek poronień (BERTRAM 1975, PACKER i PUSEY 1983a).

Do lwic przyłączają się dorosłe samce w liczbie od 1 do 6, które są z reguły braćmi lub kuzynami w tym samym wieku. Nie są spokrewnione z samicami. Młode lwy-samce w wieku 3 lat opuszczają stado i koczują przez kilka lat, próbując przejąć harem od innych samców (starych, słabszych, mniej licznych, chorych, rannych, itp.). Gdy im się powiedzie, bezpośrednio po przepędzeniu rywali wyszukują i uśmiercają ich potomstwo z ostatniego miotu. Zwycięskie samce pozostają wraz z grupą lwic przeciętnie 2–3 lata, poczem same zostają przegonione. Tak więc, mimo podobnej długości życia co samice, ich rzeczywisty okres rozrodczy jest bardzo krótki, zwykle umożliwiający spłodzenie i dochowanie się (jeśli w ogóle) nie więcej niż jednego pokolenia młodych (PACKER i PUSEY 1982).

Rozród u lwów ma miejsce w ciągu całego roku. Poszczególne stada rozmnażają się w różnych porach, ale w obrębie jednej grupy obserwuje się synchronizację rui u wszystkich samic (efekt Whittena). Przynosi to szereg korzyści. Wszystkie mioty pojawiają się w tym samym czasie, lwiatka więc są w jednym

wieku. Umożliwia to efektywny podział obowiązków w grupie lwic wymieniających się, zależnie od potrzeb, w polowaniu, karmieniu i w opiece nad młodymi. System taki sprzyja lepszej przeżywalności lwiatek. Wewnątrzgrupowa synchronizacja rozrodu przynosi także zysk młodym samcom po opuszczeniu rodzinnego stada. Mają one bowiem wówczas więcej rówieśników (braci, kuzynów), a więc ich łączna siła jest większa. Zwiększa to szanse przejęcia przez nie grupy lwic, dłuższego utrzymania haremu i tym samym wzrostu sukcesu rozrodczego (BYGOTT i współaut. 1979, PACKER i PUSEY 1983b).

Obecność w stadzie kilku dorosłych samców, korzystna ze względu na szanse przejęcia i utrzymania haremu, wymaga jednak mechanizmów osłabiających wewnątrzgrupową konkurencję seksualną i kanibalizm w stosunku do młodych. Pokojowej egzystencji stada sprzyja bliskie pokrewieństwo samców oraz skrajna niepewność ojcostwa lwiatek przychodzących na świat. Ta z kolei jest efektem nadaktywności seksualnej samic, receptywnych nawet gdy zapłodnienie jest niemożliwe, kopulujących bardzo często ze wszystkimi samcami z grupy. Przy prawdopodobieństwie zapłodnienia jak 1:3 000, każda pojedyncza kopulacja ma niewielką wartość dla samca i nie wywołuje reakcji ze strony pozostałych. W tej sytuacji prawdopodobieństwo ojcostwa każdego z dorosłych samców w stosunku do któregośkolwiek z lwiatek jest bardzo zbliżone. Wpływa to hamująco na zapędy dzieciobójcze lwów (BERTRAM 1978, PACKER i PUSEY 1982).

Hulmany Presbytis entellus

Jest to jeden z gatunków langurów (małpy wąskonose *Cercopithecidae*) zamieszkujący Indie i Pakistan. Małpy te żyją w grupach składających się z jednego dorosłego samca, kilku-kilkunastu samic i ich potomstwa. Wiele samców koczuje samotnie, poza grupą, podejmując od czasu do czasu próby przejęcia haremu. Gdy im się to powiedzie (a w warunkach ostrej konkurencji zmiany są dość częste), atakują i zabijają zastane w grupie młode osobniki (HRDY 1977a, SOMMER i MOHNOT 1985, NEWTON 1986, SOMMER 1987).

DZIECIOBÓJSTWO I KONKURENCJA SEKSUALNA

WPROWADZENIE

Dzieciobójstwo jest efektownym przykładem oddziaływania doboru naturalnego na poziomie osobniczym, a nie populacji czy gatunku (TRIVERS 1972, WILSON 1975, KREBS i DAVIES 1987, ALCOCK 1989). Hipoteza konkurencji seksualnej zakłada, że uśmiercanie młodych, obcych genetycznie zwierząt własnego gatunku przyczynia się do zwiększenia sukcesu rozrodczego zabójcy. Oczywiście, odbywa się to kosztem rodziców ofiary (nie mówiąc o niej samej), a szczególnie tego z nich, który w zabitego potomka zainwestował więcej czasu i energii. Zwykle są to samice, a w przypadku poliandrii samce (HRDY 1979).

KORZYŚCI DLA SAMCÓW-DZIECIOBÓJCÓW

Zachowanie dzieciobójcze samców najczęściej występuje u gatunków haremowych (ssaki) i monogamicznych, w populacjach z niedoborem samic, bądź z fakultatywną poliginia (ptaki) (SHERMAN 1981, BROOKS 1984, CROOK i SHIELDS

1985). Zwykle ma ono miejsce świeżo po pokonaniu dotychczasowego właściciela i przejściu po nim terytorium i/lub samicy (samiec). W tej sytuacji likwidacja zastanego, ostatniego lęgu/miotu poprzednika daje następcy szereg istotnych korzyści. Samice pozbawione młodych szybko i równocześnie gotowe są do kojarzenia się z nowym samcem (samcami). U ssaków bowiem, ciąża i laktacja blokują ruję na drodze hormonalnej (McCLINTOCK 1971, LABOV 1981, PACKER i PUSEY 1983a, b).

Taki sam efekt daje inkubacja jaj i karmienie piskląt (przynajmniej w początkowym okresie) w przypadku samic ptaków. W rezultacie, samce-zabójcy kojarząc się z matkami swych ofiar szybko dochowują się własnego potomstwa, noszącego ich genotyp. Czas odgrywa tu rolę zasadniczą. Rzeczywisty okres reprodukcyjny samców (tj. okres kiedy są w stanie utrzymać terytorium i samice) jest na ogół znacznie krótszy niż samic. Cały czas istnieje ryzyko pojawienia się silniejszego następcy. Pozostawienie przy życiu zastanego potomstwa poprzednika oznaczałoby, poza stratą czasu, konkurencję (o pokarm, terytoria, a później o partnerów płciowych) dla własnych młodych (PACKER i PUSEY 1982, MOCK 1984).

W przypadku gatunków, takich jak jelen europejski *Cervus elaphus*, rozraźających się tylko jeden raz w roku, w ściśle określonej porze, zachowanie dzieciobójcze nowego władcy haremu na ogół nie daje mu zysku czasowego. Ruja u łań występuje w dość stałych terminach, niezależnie od tego czy wychowywały młode w poprzednim sezonie czy nie. Jednak ich kondycja oraz jakość i szanse przeżycia potomstwa urodzonego w następnym roku są wyraźnie wyższe, gdy samice nie były w ostatnim roku obciążone karmieniem (CLUTTON-BROCK i ALBON 1989, CLUTTON-BROCK i współaut. 1987a, b). Byk-zabójca, który obejmuje harem, zyskuje zatem pośrednio, bowiem przyszłoroczne potomstwo noszące jego genotyp mieć będzie większe szanse przeżycia dzięki lepszej kondycji matki i swojej własnej oraz niższej konkurencji (BEREŠ i MADLAFOUSEK 1994).

KORZYŚCI DLA SAMIC-DZIECIOBÓJCZYŃ

Uśmiercanie młodych należących do innych samic z grupy, najczęściej podporządkowanych (*Canidae*, *Hyaenidae*) przynosi zabójczyniom dość oczywiste profity. Ich własne potomstwo ma większe szanse przeżycia i zdobycia partnera (tym samym propagacji genotypu matki), wzrastając w warunkach braku lub osłabionej konkurencji. Behawior ten ulega nasileniu w okresach niedoboru pokarmu lub (co na to samo wychodzi) przegęszczenia (van LAWICK i van LAWICK-GOODALL 1973, FRAME i współaut. 1979).

Wszelkie próby wyjaśniania przyczyn dzieciobójstwa w kategoriach regulacji liczebności populacji (WYNNE-EDWARDS 1962) należy jednak odrzucić z tych samych powodów co całą koncepcję doboru grupowego. Działania dzieciobójcze mogą prowadzić do spadku zagęszczenia, ale u ich podłoża leży zawsze indywidualny interes zabójcy, nie populacji. Nie można mylić przyczyn zachowań dzieciobójczych z ich efektami (HAUSFATER i HRDY 1984, ALCOCK 1989).

Poprzez niszczenie lęgów/miotów innych samic są osiąganе także korzyści przyczyniające się pośrednio do wzrostu sukcesu rozrodczego zabójczyń. Należy do nich zdobycie terytorium, miejsca rozrodu i żerowania oraz partnera i jego

opieki ojcowskiej nad potomstwem (*Spermophilus beldingi*, jaskółki, szpak *Sturnus vulgaris*, dzięcioł żołądźwiowy *Melanerpes formicivorus*, strzyżyk śpiewaczek, wróbel domowy) (SHERMAN 1981, MUMME i współaut. 1983, FREED 1986, MOLLER 1988, VEIGA 1990).

KONFLIKT PŁCI

WPROWADZENIE

Uśmiercanie potomstwa ze związku poprzednika i samicy, z którą następnie kojarzy się samiec-zwycięzca, przynosi temu ostatniemu jednoznaczne profity, opisane powyżej. W sposób oczywisty obniża jednak sukces reprodukcyjny samic, które zainwestowały w zabite potomstwo bardzo wiele czasu i energii. Dzieciobójstwo ze strony samców jest więc przejawem ostrego konfliktu płci. Teoretycznie, samice (przynajmniej zwierząt mięsożernych) powinny zjadać zabite przez samce młode, aby choć częściowo wyrównać straty w nakładach na rozród (KREBS i DAVIES 1987).

KONTRADAPTACJE SAMIC

Lwy

W okresie przejściowym, po klęsce dotychczasowych samców, ma miejsce ostra rywalizacja kilku grup samców o przejęcie haremu lwic. Samice zachowują się w tym okresie w sposób szczególny. Wykazują bardzo wysoką aktywność seksualną (przy obniżonej płodności), kopulując z własnej inicjatywy z bardzo wieloma samcami z różnych grup. Przyczynia się to do wzrostu agresji i częstotliwości kontaktów agonistycznych między konkurującymi kohortami samców. W rezultacie zwycięża grupa najsilniejsza (m.in. liczebnie), a lwice uzyskują opiekę najlepszych jakościowo partnerów seksualnych. Stanowi to również gwarancję, że ta grupa samców jest w stanie utrzymać harem możliwie długo, przynajmniej przez 2 lata. Okres ten niezbędny jest do odchowania jednego pokolenia młodych. Cięża u lwów trwa bowiem 3,5 miesiąca, a opieka nad młodymi 1,5–2 lata. Częstsza rotacja samców w stadzie lwów i związane z tym akty dzieciobójstwa stanowią duże zagrożenie dla sukcesu reprodukcyjnego lwic (BERTRAM 1975, PACKER i PUSEY 1983b).

Stwierdzono ponadto, że przejmowanie haremu lwic przez nowych samców może być prowokowane przez dorastające córki dotychczasowych władców, gdy utrzymują się zbyt długo i realnie stają się ryzyko kazirodztwa. Młode lwice, kopulując ze wszystkimi okolicznymi samcami, rozpętują taką agresję i rywalizację, że na dłuższą metę dotychczasowe samce nie są w stanie obronić swej pozycji w stadzie. Taki bieg wydarzeń, zainicjowany przez dorastające samice, sprzyja wzrostowi ich sukcesu rozrodczego. Przejęcie haremu przez nowych samców usuwa bowiem zagrożenie kazirodztwa, a akty dzieciobójstwa w tym okresie nie dotyczą młodych lwic, nie posiadających jeszcze własnego potomstwa. Gdy się go dochowają, będzie ono miało większe szanse przeżycia po uśmierceniu przez nowych samców miotów pozostałych samic (PACKER i PUSEY 1983b).

Hulmany i inne

Po zmianie samca w grupie, samice usiłują ukrywać swe potomstwo, uciekać z nim i bronić przed atakami nowego lidera. Jest to jednak na ogół mało skuteczne w związku ze znacznym dymorfizmem płciowym w rozmiarach ciała i sile zwierząt. Samce uśmiercają czasami nawet młode urodzone w wiele tygodni po przejściu haremu. Matki ofiar były w tym czasie ciężarne z poprzednikiem. U ciężarnych samic zaobserwowano występowanie pseudorui, połączonej z zabieganiem o kopulacje u nowego samca, mimo braku owulacji i szans na zapłodnienie. Tą drogą oszustwa matrymonialnego zyskują one akceptację urodzonego później potomstwa, które unika śmierci. Samice oszczędzają znaczne nakłady czasu i energii już zainwestowane w młode noszące ich geny (HRDY 1979, SUGIYAMA 1984, SOMMER 1987).

Podobne zjawisko pseudorui i kopulowania z nowym samcem stwierdzono u ciężarnych samic karczownika *Arvicola terrestris*. Tu również zapobiega to dzieciobójstwu (JEPPSSON 1986). Także samice jaskółki drzewnej *Iridoprocne bicolor* eksperymentalnie pozbawione partnerów, zabiegają o kopulację u nowych samców, uzyskując tą drogą adopcję lęgów, ale tylko na wczesnym etapie zaawansowania (ROBERTSON i STUTCHBURY 1988).

Samce, nie będąc w stanie bezpośrednio ocenić ojcostwa lęgu/miotu, którym się opiekują lub tolerują, swój stosunek do młodych uzależniają od liczby kopulacji z ich matką, oczywiście z uwzględnieniem do pewnego stopnia następstw czasowych tych zjawisk (ALCOCK 1989, STEMPNIEWICZ 1989). U pokrzywnicy *Prunella modularis* stwierdzono korelację pomiędzy liczbą kopulacji samców z daną samicą a ich wkładem w opiekę nad lęgiem (DAVIES 1985).

Samice ciężarne w momencie zmiany lidera grupy często ronią płody (np. dzikie konie) lub je resorbują (drobne gryznie — efekt Bruce'a) (LABOV 1981, BERGER 1983). Można te zjawiska interpretować jako wybór „mniejszego zła”, ograniczającego (i tak już wysokie) dalsze straty czasu i energii związane z donoszeniem ciąży. Potomstwo ich i tak zostałoby uśmiercone przez nowego samca. Likwidując ciążę samice uzyskują szansę na wychowanie nowego miotu, nie zagrożonego, a często otoczonego opieką ze strony ojca (ALCOCK 1989).

PODSUMOWANIE

Dzieciobójstwo może być rozpatrywane wyłącznie na poziomie wewnątrzgatunkowym. Jest ono normalnym zachowaniem (poza przypadkami patologicznymi, zazwyczaj wywoływanymi przez czynniki antropogeniczne) przynoszącym wymierne korzyści zabójcy, będącym przejawem konkurencji o ograniczone zasoby (pokarm, terytoria, partner płciowy i inne). Gdy obiektem konkurencji jest partner płciowy to związane z nią dzieciobójstwo określa się jako indukowane seksualnie (przejaw doboru płciowego). Artykuł przedstawia kilka wybranych, dobrze udokumentowanych w literaturze przykładów dzieciobójstwa, uproszczoną klasyfikację różnych typów tego zachowania, a przede wszystkim jego interpretację zgodną z hipotezą konkurencji seksualnej.

Samce poligyniczne zwykle mają znacznie krótszy okres efektywnego rozrodu w porównaniu z samicami. Często zabijają obce sobie genetycznie młode wkrótce

po przejęciu kontroli nad samicami. Samiec-dzieciobójca zwiększa liczbę swego potomstwa przyspieszając okres receptywności samic. U samic karmiących młode lub inkubujących jaja nie zachodzi bowiem owulacja. W przypadku gatunków rozradzających się sezonowo tylko jeden raz w roku (np. jeleni europejski) samce przejmujące kontrolę nad samicami, uśmiercając zastane młode, mogą pośrednio zwiększać swój sukces rozrodczy. Doczekują się potomstwa noszącego ich geny, co prawda nie wcześniej niż normalnie, ale lepszego jakościowo i o większych szansach na przeżycie. Zabijając młode, noszące geny poprzednika, nowe samce obniżają konkurencję ze strony obcych, jaką napotka w przyszłości ich własne potomstwo.

Także samice u niektórych gatunków czasem uśmiercają młode potomstwo samic podporządkowanych. Poprawia to szanse przeżycia ich własnych lęgow/miotów. W rezultacie dzieciobójstwa samice mogą uzyskiwać dostęp do terytorium, opiekę samca dla siebie i młodych i w ten pośredni sposób zwiększać swój sukces reprodukcyjny.

Jak wspomniano wyżej, zachowanie dzieciobójcze jest korzystne dla samców-zabójców. Z drugiej strony jednak obniża ono zdecydowanie sukces reprodukcyjny matek ofiar. Jest więc klasycznym przykładem ostrego konfliktu płci. Samce nie są w stanie ocenić ojcostwa młodych bezpośrednio i muszą polegać na wskazówkach pośrednich (np. czas i liczba kopulacji z samicą). Samice ciężarne mogą oszukiwać swych nowych partnerów uzyskując dzięki kojarzeniu się z nimi (pseudorują) akceptację potomstwa obcego genetycznie. Samce zwykle nie uśmiercają młodych urodzonych przez samice, z którymi kopulowały.

Czasami opłaca się ciężarnym lub karmiącym samicom, które utraciły dotychczasowego partnera, pozbycie się płodów lub młodych i jak najszybsze dochowanie się potomstwa z nowym samcem, oferującym niezbędną pomoc i opiekę. Kontynuacja opieki nad potomstwem zastanym przez nowego samca i stale narażonym na śmierć z jego strony, uniemożliwia bowiem samicom na długo ponowny rozród, jednocześnie zwiększając potencjalne straty samicy. Jest to wybór mniejszego zła wymuszony dzieciobójczym zachowaniem samców.

INFANTICIDE IN ANIMALS

A sociobiological approach

S u m m a r y

Infanticide is an intraspecific behaviour which usually benefits the perpetrator (except for pathologic instances). It is linked to competition for limited resources like food, territories, mates, etc. When the competition is for mates the associated infanticide is termed sexually selected. The paper presents several examples of infanticidal behaviour, well documented in the literature, as well as their simplified classification. Special attention is paid to the Hrды-Blaffer's sexual competition hypothesis.

The efficient reproductive period of polygynous males is usually much shorter than of females. These former often kill infants not related to them, soon after they assume control of the females. An infanticidal male increases the number of descendants he produces by making females sexually receptive to him sooner than they would be otherwise (females do not ovulate while lactating or incubating full clutch). In the case of species breeding seasonally and only once a year (like red deer) the new males killing foreign infants may increase their own reproductive success indirectly. Non lactating hinds are usually in better condition and in the next season they produce offspring (sired by the new stag) of better quality and survival ability. Also females sometimes kill young of the

subordinated individuals. As a result they may gain territory, male protection, and parental care for young sired by the dominant male, and thus increase their own reproductive success. By killing foreign broods the male perpetrators decrease future competition, thus improving chances of survival for their own offspring.

Infanticide is profitable for individual male-killers but, on the other hand, it lowers the reproductive success of the victims' mothers. Thus, it is a clear example of sex conflict. Sometimes pregnant or incubating females that have lost the previous mate actively solicit copulations from new males, even though they are not ovulating and cannot be fertilized (sexual deceiving). Males usually do not kill offspring when these are born to the females with whom males have mated after the takeover. They cannot test the paternity of their offspring directly but must rely on indirect cues that are correlated with paternity (like copulations with the females). In some instances, however, abortion of the progeny that would be probably killed by the new male is the only way out for the pregnant females, saving their energy for future reproductive efforts.

LITERATURA

- ALCOCK J., 1989. *Animal behavior, an evolutionary approach*. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Mass.
- BEREŚ L., MADLAFOUSEK J., 1994. *Infanticide in a seasonal breeder: the case of red deer*. *Anim. Behav.* 47, 217–219.
- BERGER J., 1983. *Induced abortion and social factors in wild horses*. *Nature* 303, 59–61.
- BERTRAM B. C. R., 1975. *Social factors influencing reproduction in wild lions*. *J. Zool. Lond.* 177, 463–482.
- BERTRAM B. C. R., 1978. *Kin selection in lions and evolution*. [W:] *Growing points in ethology*. BATESON P.P.G., HINDE R. A., (red.). Cambridge Univ. Press, NY.
- BROOKS R.J., 1984. *Causes and consequences of infanticide in populations of rodents*. [W:] *Infanticide, comparative and evolutionary perspectives*. HAUSFATER G., HRDY S. B., (red.). Aldine, NY.
- BYGOTT J. D., 1972. *Cannibalism among wild chimpanzees*. *Nature* 238, 410–411.
- BYGOTT J. D., BERTRAM B. C. R., HANBY J. P., 1979. *Male lions in large coalitions gain reproductive advantage*. *Nature* 282, 839–841.
- CAMENZIND F., 1978. *Behavioral ecology of coyotes in the National Elk Refuge*. [W:] *Coyotes, Biology, behavior and management*. BECKOFF M. (red.). Academic Press, NY, 267–294.
- CLUTTON-BROCK T. H., ALBON S. D., 1989. *Red Deer in the Highlands*. Oxford: BSP Professional Books.
- CLUTTON-BROCK T. H., GUINNESS F. E., ALBON S. D., 1987a. *Interactions between population density and maternal characteristics affecting fecundity and juvenile survival in red deer*. *J. Anim. Ecol.* 56, 857–871.
- CLUTTON-BROCK T. H., MAJOR M., ALBON S. D., GUINNESS F. E., 1987b. *Early development and population dynamics in red deer I. Density dependent effects on juvenile survival*. *J. Anim. Ecol.* 56, 53–68.
- CROOK J., SHIELDS W. M., 1985. *Sexually selected infanticide by adult male barn swallows*. *Anim. Behav.* 33, 745–761.
- DAVIES N. B., 1985. *Cooperation and conflict among dunnocks, *Prunella modularis*, in a variable mating system*. *Anim. Beh.* 33, 628–648.
- DROSCHER V. B., 1988. *Rodzinne gniazdo*. Wiedza Powszechna, Warszawa.
- DUNCAN P., 1982. *Foal killing by stallions*. *Appl. Anim. Ethol.* 8, 567–570.
- FOSSEY D., 1981. *The imperiled mountain gorilla*. *Nat. Geogr.* 159, 502–523.
- FRAME L., MALCOLM J., FRAME G., van LAWICK H., 1979. *Social organization of African wild dogs on the Serengeti Plains, Tanzania 1967–78*. *Z. Tierpsychol.* 50, 225–249.
- FRASER A., (wyd.) 1985. *Ethology of farm animals*. Elsevier, Amsterdam.
- FREED L.A., 1986. *Territory takeover and sexually selected infanticide in tropical house wrens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19, 197–206.
- HAUSFATER G., HRDY S. B., (wyd.) 1984. *Infanticide: Comparative, and Evolutionary Perspectives*. Aldine, Chicago.
- HRDY S. B., 1977a. *The langurs of Abu*. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.
- HRDY S. B., 1977b. *Infanticide as a primate reproductive strategy*. *Amer. Sci.* 65, 40–49.
- HRDY S. B., 1979. *Infanticide among animals: a review, classification, and examination of the implications for the reproductive strategies of females*. *Ethol. Sociobiol.* 1, 13–40.
- JEPPSSON B., 1986. *Mating by pregnant water voles *Arvicola terrestris*: a strategy to counter infanticide by males?* *Behav. Ecol. Sociobiol.* 19, 293–296.

- KALETA T., 1989. *Dzieciobójstwo wśród ssaków. Omówienie wybranych problemów z punktu widzenia etologii*. Przegl. Zool. 33, 195–206.
- KREBS J. R., DAVIES N. B., 1987. *An introduction to behavioural Ecology*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- LABOV J. B., 1981. *Pregnancy blocking in rodents: adaptive advantages for females*. Amer. Nat. 118, 361–371.
- LARSEN T., 1984. *Abundance, range and population biology of the polar bear Ursus maritimus in the Svalbard area*. Norsk Polarinst. Skr., 1–32.
- LOFTIN R. W., ROBERSON D., 1983. *Infanticide by a purple martin*. Wilson Bull. 95, 146–148.
- MCCLINTOCK M. K., 1971. *Menstrual synchrony and suppression*. Nature 229, 244–245.
- MOCK D. W., 1984. *Infanticide, siblicide, and avian nestling mortality*. [W:] *Infanticide, comparative and evolutionary perspectives*. HAUSFATER G., HRDY S. B., (red.). Aldine, NY, 3–30.
- MOLLER A. P., 1988. *Infanticidal and anti-infanticidal strategies in the swallow Hirundo rustica*. Behav. Ecol. Sociobiol. 19, 365–371.
- MOUNTFORT G., 1973. *Tigers*. David and Charles, Newton Abbott.
- MUMME R. L., KOENIG W. D., PITELKA F. A., 1983. *Reproductive competition in the communal acorn woodpeckers: sisters destroy each other's eggs*. Nature 306, 583–584.
- NEWTON P. N., 1986. *Infanticide in an undisturbed forest population of hanuman langurs Presbytis entellus*. Anim. Behav. 34, 785–789.
- PACKER C., PUSEY A. E., 1982. *Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory?* Nature 296, 740–742.
- PACKER C., PUSEY A. E., 1983a. *Male takeovers and female reproductive parameters: a stimulation of oestrus synchrony in lions Panthera leo*. Anim. Behav. 31, 334–340.
- PACKER C., PUSEY A. E., 1983b. *Adaptations of female lions to infanticide by incoming males*. Amer. Natur. 121, 716–728.
- PERRINS C. M., BIRKHEAD T. R., 1983. *Avian ecology*. Blackie, Glasgow, London.
- ROBERTSON R. J., STUTCHBURY B. J., 1988. *Experimental evidence for sexually selected infanticide in tree swallows*. Anim. Behav. 36, 749–753.
- SHERMAN P., 1981. *Reproductive competition and infanticide in Belding's ground squirrel and other animals*. [W:] *Natural selection and social behavior*. Red. R. Alexander), Chinon, NY.
- SOMMER V., 1987. *Infanticide among free-ranging langurs Presbytis entellus at Jodhpur (India): recent observations and reconsideration of hypotheses*. Primates 28, 163–197.
- SOMMER V., MOHNOT S. M., 1985. *New observations on infanticides among hanuman langurs Presbytis entellus near Jodhpur (India)*. Behav. Ecol. and Sociobiol. 16, 245–248.
- STEMPNIEWICZ L., 1989. *Życie intymne ptaków*. Wiad. Ekol. 35, 219–234.
- STEPHENS M. L., 1982. *Mate take-over and possible infanticide by a female northern jacana Jacana spinosa*. Anim. Behav. 30, 1253–1254.
- STRUHSAKER T., 1977. *Infanticide and social organization in the redtail monkey Cercopithecus ascenius schmidti in the Kibale Forest, Uganda*. Z. Tierpsychol. 45, 75–84.
- SUGIYAMA Y., 1984. *Proximate factors of infanticide among langurs at Dharwar: a reply to Boggess*. [W:] *Infanticide, Comparative and Evolutionary Perspectives*. Hausfater G., Hrdy S.B., (red.). Aldine, Chicago.
- TAYLOR M., LARSEN T., SCHWEINSBURG R., 1984. *Observations of intraspecific murder and cannibalism in polar bear Ursus maritimus*. Arctic 37, 22–31.
- TRIVERS R. L., 1972. *Parental investment and sexual selection*. [W:] *Sexual selection and descent of man*. CAMPBELL B., (red.). Aldine, Chicago, 136–179.
- VAN LAWICK H., VAN LAWICK-GOODALL J., 1973. *Zabójcy bez winy*. PWN, Warszawa.
- VEIGA J.P., 1990. *Infanticide by male and female house sparrows*. Anim. Behav. 39, 496–502.
- WILSON E. O., 1975. *Sociobiology: The new synthesis*. Belknap Press, Cambridge, Mass.
- WYNNE-EDWARDS V., 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Oliver and Boyd, Edinburgh-London.
- ZIMEN E., 1976. *On the regulation of pack size in wolves*. Z. Tierpsychol. 40, 300–341.

ANDRZEJ BODYŁ

*Instytut Zoologiczny Uniwersytetu Wrocławskiego
Sienkiewicza 21, 50-335 Wrocław*

CZY LAMARCK MIAŁ RACJĘ?
KILKA UWAG O DZIEDZICZENIU CECH NABYTYCH

WSTĘP

W majowym numerze ubiegłorocznego *Świata Nauki* (LANDMAN 1993a) ukazał się esej poruszający problem dziedziczenia cech nabytych. Autor eseju, emerytowany profesor Georgetown University, przywołując „ducha Lamarcka”, podaje różne dowody z biologii molekularnej, które jego zdaniem potwierdzają obecność i ewolucyjne znaczenie dziedziczenia cech nabytych. Uważam jednak, że Landman nie tylko nie potwierdził istnienia takiego mechanizmu dziedziczenia, ale wprowadził do swego eseju wiele nieprecyzyjnych, a nawet błędnych sformułowań, które w moim odczuciu nie uwzględniają współczesnej wiedzy ewolucyjnej. Biorąc pod uwagę te zastrzeżenia oraz fakt, że dziedziczenie cech nabytych jest stale powracającym tematem różnych opracowań naukowych (BROOKS 1983, FINE 1979, LANDMAN 1991, 1993b, PŁYTYCZ 1982, TAYLOR 1980), uznałem za celowe przeprowadzenie krytycznej analizy twierdzeń autora.

DZIEDZICZENIE CECH NABYTYCH
A TEORIA EWOLUCJI LAMARCKA I DARWINA

Już sformułowanie pierwszego pytania nasuwa pewne wątpliwości. Brzmi ono: „czy zmiany pod wpływem otoczenia, czyli cechy nabyte organizmów mogą być przekazywane następnym pokoleniom?” (LANDMAN 1993a). Wydaje się, że w takiej postaci pytanie to nawiązuje również do teorii Darwina, według której ewolucja organizmów przebiega dwuetapowo (MAYR 1974). W pierwszym etapie powstaje zmienność, która jest zasadniczym tworzywem dla procesu ewolucji. Ma ona charakter bezkierunkowy, co oznacza, że jest niezależna od kierunku zmian zachodzących w środowisku zewnętrznym. Na przykład, jeżeli spada temperatura otoczenia, to komórki płciowe ssaków nie przekażą następnemu pokoleniu tendencji do wytwarzania grubszego owłosienia. Ponieważ jednak ewolucja ma charakter adaptacyjny, umożliwiając ciągłe dostosowywanie się organizmów do środowiska, Darwin wprowadził pojęcie doboru naturalnego, który jest odpowiedzialny za drugi etap przemian ewolucyjnych. Dokonuje on jakby przeglądu zmienności istniejącej w populacji, wybierając następnie te

zmiany, które zwiększają dostosowanie poszczególnych osobników. Dzięki doborowi ewolucja organizmów uzyskuje określony kierunek. Czynnikiem doboru naturalnego są różne elementy „otoczenia” organizmów, które najogólniej można podzielić na biotyczne i abiotyczne. W ten sposób czynnikami doboru będą zarówno ptaki trzebiące populacje różnych gatunków owadów, jak i wiosenne przymrozki powodujące masowe uszkodzenia kwiatów wśród wielu roślin drzewiastych. Teraz już łatwo dostrzec, że „zmiany pod wpływem otoczenia” (LANDMAN 1993a) mogą być spowodowane również działaniem doboru naturalnego. „Wpływ otoczenia”, to wspomniane już czynniki doboru, natomiast „zmiany”, to efekt selekcji osobników w populacji. Ponieważ każdy z nich jest nosicielem określonego zestawu cech, śmierć jednych osobników będzie związana z eliminacją pewnych cech, natomiast preferencja innych może prowadzić do „nabycia” przez populację nowych „cech”. Duża plastyczność znaczeniowa wyrażenia „zmiany pod wpływem otoczenia”, które jest w eseju Landmana synonimem cech nabytych sprawia, że idea dziedziczenia tych cech staje się rodzajem „wytrychu”, za pomocą którego można bez trudu interpretować różne zjawiska biologiczne. Łatwo się o tym przekonać analizując podane przez Landmana przykłady dziedziczenia cech nabytych. Są nimi zarówno zmiany morfologii komórek, nie naruszające jednak struktury ich genotypu, jak i różne formy poziomego przeływu genów.

Posługiwanie się samym hasłem „dziedziczenie cech nabytych” jest wątpliwe również z innego powodu. Dotyczy ono miejsca, jakie koncepcja ta zajmowała w oryginalnej teorii LAMARCKA (1960). Zgodnie z pierwotnym lamarkizmem zasadniczy nurt przemian ewolucyjnych, polegający na ciągłym „wspinaniu się” organizmów na coraz wyższy szczebel organizacji, jest spowodowany przez ruch fluidów. Ruch ten należy rozumieć jako działanie pewnych czynników wewnętrznych, które umożliwiają organizmom dokonywanie dużych zmian w budowie zewnętrznej i wewnętrznej. Zmiany te są zupełnie niezależne od wpływów środowiska zewnętrznego oraz aktywności samych organizmów. Dziedziczenie cech nabytych jest natomiast mechanizmem odpowiedzialnym tylko za niewielkie przekształcenia w ramach poszczególnych szczebli organizacji. Odbywa się to w wyniku używania lub nieużywania określonych narządów, a uzyskane na tej drodze zmiany są przekazywane następnie potomstwu w wyniku rozmnażania płciowego. Okazuje się więc, że w ewolucyjnych koncepcjach Lamarcka, dziedziczenie cech nabytych miało pozycję wyraźnie marginalną. To dopiero późniejsi spadkobiercy lamarkizmu, którzy byli niejednokrotnie bardziej lamarkistowscy niż sam Lamarck, uczynili z dziedziczenia cech nabytych główny mechanizm przemian ewolucyjnych, alternatywny dla darwinowskiego doboru naturalnego (GOULD 1991, URBANEK 1971). W ten sposób koncepcja ta została pozbawiona swojego pierwotnego znaczenia i stała się już tylko echem dawnych poglądów Lamarcka. Mimo to większość współczesnych badaczy, uzasadniając lamarkistowski model ewolucji, nawiązuje wyłącznie do dziedziczenia cech nabytych (BROOKS 1983, FINE 1979, LANDMAN 1991, 1993b, PŁYTYCZ 1982, TAYLOR 1980), zapominając zupełnie o postulacie ciągłego dążenia organizmów do doskonalenia swojej budowy i zajmowania przez nie coraz wyższego szczebla organizacji. Pomijają oni również inną zasadniczą myśl Lamarcka, że ewolucja to aktywna,

twórcza reakcja organizmów na odczuwane przez nie potrzeby, której efektem jest istnienie zmienności kierunkowej (GOULD 1991).

POZIOMY PRZEPIY W GENÓW PROCESEM DARWINOWSKIM

Po tych raczej teoretycznych rozważaniach, dotyczących relacji pomiędzy ideą dziedziczenia cech nabytych a teorią Lamarcka i Darwina, zastanówmy się, czy podane w eseju przykłady są rzeczywiście dowodami na dziedziczenie cech nabytych, czy też należy je rozpatrywać w kategoriach ewolucji darwinowskiej. Jednym z przykładów dziedziczenia cech nabytych jest według Landmana przekazywanie plazmidu F między komórkami bakterii (LANDMAN 1993a). Plazmid ten jest niewielką, zdolną do samopowielania, kolistą cząsteczką DNA, która występuje niezależnie od głównego materiału genetycznego komórki bakteryjnej, nazywanego genoforem lub chromosomem. DNA plazmidu zawiera kompleks genów odpowiedzialnych za syntezę różnych czynników umożliwiających proces koniugacji (wymiana plazmidu F, GAJEWSKI 1983). Są nimi na przykład pille płciowe, dzięki którym protoplasty koniugujących ze sobą komórek uzyskują pełny kontakt. Plazmid F posiada ponadto bardzo interesującą z ewolucyjnego punktu widzenia właściwość: może on co pewien czas włączać się do genoforu i choć traci w ten sposób swoją autonomię, to jednak nie przestaje być aktywny (GAJEWSKI 1983). Komórki zawierające zintegrowany czynnik płciowości mają bowiem bardzo wysoką zdolność rekombinacji. Podczas koniugacji tych komórek (oznaczanych symbolem Hfr) ze szczepami F⁻ (komórki nie posiadające plazmidu F) są przekazywane geny chromosomu oraz dochodzi do rekombinacji pomiędzy DNA dawcy i biorcy (GAJEWSKI 1983). Stopień rekombinacji zależy od czasu trwania wymiany. Ogólnie można powiedzieć, że im jest on dłuższy, tym większe prawdopodobieństwo zajścia licznych rekombinacji. Przekazywanie czynnika F jest więc mechanizmem powodującym wzrost zmienności komórek bakteryjnych, co otwiera przed nimi nowe możliwości adaptacyjne. W wyniku koniugacji mogą być jednak przekazywane fragmenty DNA zarówno zwiększające, jak i zmniejszające wartość selekcyjną poszczególnych komórek. Przykładem korzystnych zmian jest możliwość uzyskania przez szczepy niezdolne do syntezy pewnych aminokwasów genów prowadzących normalną syntezę tych cząsteczek (GAJEWSKI 1983). Niekorzystną zmianą rekombinacyjną, powstałą w wyniku koniugacji, może być, na przykład, przekazanie genów zwiększających wrażliwość bakterii na niektóre wirusy i antybiotyki (GAJEWSKI 1983). Dlatego też wartość uzyskanych w ten sposób zmian będzie następnie poddana ocenie przez dobór naturalny.

Konsekwencją wbudowania plazmidu F do genoforu bakteryjnego może być również powstanie układów o częściowej heterozygotyczności. Zdarza się to w trakcie wyłączenia czynnika płciowości z chromosomu komórek Hfr (GAJEWSKI 1983). Ponieważ proces ten jest niekiedy niedokładny, wyrekombinowany plazmid F może zawierać w zależności od miejsca integracji różne geny bakteryjne. Podczas koniugacji bakterii zawierających czynnik F⁺ (plazmid F posiadający DNA genoforu) z komórkami F⁻ obok DNA plazmidu są przekazywane geny chromosomowe. Jeśli, na przykład, komórka biorcy zawiera operon lac⁻,

natomiast plazmid F' operon lac^+ to wymiana plazmidu F' doprowadzi do powstania komórek o normalnym genotypie, które będą mogły korzystać z laktozy jako źródła węgla (GAJEWSKI 1983). A zatem jeszcze jednym efektem występowania plazmidu F jest możliwość maskowania niekorzystnych zmian w genotypie komórki bakteryjnej, powodujących wymknięcie się takich komórek spod presji selekcyjnej. Należy jednak podkreślić, że zdarzenia te są bardzo przypadkowe, gdyż wycinanie DNA plazmidu może przebiegać prawidłowo, lub prowadzić do zabrania tylko fragmentu genu bakteryjnego, który w ten sposób nie ulega ekspresji (GAJEWSKI 1983). Dodatkowym czynnikiem jest tu pobranie przez komórkę bakteryjną tego plazmidu F', który jest akurat wektorem „allelu” zmienionego genu genoforowego.

Losowość, a tym samym bezkierunkowość stwierdzono również w przepływie genów pomiędzy genomem jądrowym a genomami organellowymi u roślin, grzybów i zwierząt (JAKUBOWICZ i AUGUSTYNIAK 1992). Wiele z przenoszonych cząsteczek DNA zawiera tylko fragmenty pierwotnych genów. Także miejsca włączania tych genów są przypadkowe, co bardzo często uniemożliwia ich ekspresję. W przypadku genów chloroplastowych szpinaku, które zostały przeniesione do genomu jądrowego, dodatkowym czynnikiem blokującym ich transkrypcję jest metylacja DNA. Przyjmuje się (JAKUBOWICZ i AUGUSTYNIAK 1992), że większość odcinków DNA zasiedlających obcy genom nie pełni żadnej funkcji biologicznej. Jednym z nielicznych wyjątków są geny kilku cząsteczek plastydowego tRNA, które zostały zintegrowane w pobliżu promotora genu mitochondrialnego (JAKUBOWICZ i AUGUSTYNIAK 1992). Funkcjonalne są również te geny organellowe, które po przeniesieniu do jądra uzyskały w toku ewolucji dodatkowe właściwości przystosowujące je do mechanizmów transkrypcji w tym kompartmentie. Proces taki odbył się u prawie wszystkich przebadanych roślin motylkowych, u których ekspresja genu kodującego podjednostkę II oksydazy cytochromowej (coxII) zachodzi w jądrze komórkowym (JAKUBOWICZ i AUGUSTYNIAK 1992). Jądrowej ekspresji coxII nie wykazano jedynie u grochu zwyczajnego, mimo że gen ten znajduje się w jądrze komórkowym. Istnieją ponadto dane, które wskazują, że migracja genów w komórce eukariotycznej zachodzi pod presją selekcyjną. Dotyczy to, na przykład, chloroplastowych białek rybosomalnych. Wiadomo, że DNA chloroplastowy koduje znacznie więcej białek wchodzących w skład mniejszej niż większej podjednostki rybosomalnej (SUBRAMANIAN 1993). Przypuszczalnie wynika to z roli jaką podjednostka 30S pełni podczas translacji. Także VON HELJNE (1986) proponował, że utrzymywanie się genomu mitochondrialnego wiąże się z przechowywaniem w nim genów kodujących białka, które mogłyby być błędnie rozpoznawane przez system eksportu białek związany z retikulum endoplazmatycznym. Wydaje się, że komórka eukariotyczna, przypominająca po części mini-ekosystem, w którym koegzystuje kilka różnych genomów o odmiennej liczbie kopii, jest dobrym układem modelowym do badań nad poziomym przepływem genów, których wyniki można następnie przenosić na wyższe szczeble organizacji.

Innym przykładem poziomego przepływu genów, będącego jednocześnie według Landmana dowodem na dziedziczenie cech nabytych, jest możliwość uzyskania nowych genów w wyniku wbudowywania DNA wirusów (LANDMAN 1993a). „Obliczono” nawet, że „chromosomy myszy zawierają około 25 tysięcy

genów pochodzących od retrowirusów, nabytych w ciągu wieków drogą infekcji” (LANDMAN 1993a). Oprócz włączania genów wirusowych proces ten może obejmować przekazywanie DNA pochodzącego z komórek różnych grup organizmów. Wbudowywanie obcych genów wiąże się jednak z pewnymi zagrożeniami dla prawidłowego funkcjonowania informacji genetycznej komórek biorcy. Zagrożenia te wynikają z faktu, iż genotyp organizmu nie jest tylko luźnym zbiorem genów, lecz wzajemnie dopasowanym układem wielu różnych fragmentów DNA, których adaptatywność przeszła niejedną próbę w długim procesie ewolucji (MAYR 1974). Włączenie do tego zintegrowanego systemu obcego DNA może spowodować jego destabilizację. Dowodem na to są etiologie niektórych chorób genetycznych człowieka. I tak, na przykład nerwiakowłókniakowatość, która powoduje powstanie nowotworu, może być spowodowana przez włączenie do genu kontrolującego wzrost komórek odcinka DNA nazywanego *Alu* (RENNIE 1993). Przypadkowe wbudowanie obcego genu może prowadzić również do powstania pewnych postaci hemofilii (RENNIE 1993). Innym efektem takich transpozycji może być aktywacja onkogenów w transformowanych komórkach lub przedwczesne zakończenie transkrypcji genów posiadających DNA retrowirusowy w obrębie intronów (MCDONALD 1990). Należy więc przyjąć, że nowe geny przekażą następnym pokoleniom tylko te osobniki, u których powstaną jedynie niewielkie zaburzenia homeostazy (stanu równowagi) ustroju, co nie spowoduje naruszenia ich równowagi przystosowawczej.

Ostatnie badania wskazują, że przedmiotem selekcji mogą być również fragmenty nie kodujące genów strukturalnych. Wykazano, że większość genów kodujących białka szoku termicznego (HSP) nie posiada intronów (PORANKIEWICZ i GWÓZDŹ 1993), co zwiększa tempo ich transkrypcji i translacji, a tym samym usprawnia reakcję komórki na stres cieplny. Dane te są interesujące w zestawieniu z teorią późnego pochodzenia intronów, według której introny posiadają cechy elementów ruchomych i mogą przemieszczać się w genomie rozrywając wtórnie eksony (LAMBOWITZ i BELFORT 1993, STOLTZFUS i DOOLITTLE 1993).

Wbudowanie obcego fragmentu DNA może być również przyczyną segmentacji pierwotnego genu. Proces taki zaszedł prawdopodobnie podczas wczesnej ewolucji genów immunoglobulinowych (GNIADOCKI 1989). Przypuszcza się, że transpozon integrując się do genoforu uległ duplikacji obejmując odcinek DNA, który w przyszłości przekształcił się w gen *D*. W następnym etapie taki złożony transpozon, zawierający przyszły gen *D*, włączył się do genu *V'*, dzieląc go na segmenty *V* i *J*. W ten sposób powstały geny *V-D-J*. Ponieważ transpozon posiadał ograniczające sekwencje powtórzone, będące sekwencjami sygnałowymi umożliwiło to rekombinację między genami *V*, *D* i *J*. Podział genu *V'* stał się podstawą do znacznego zróżnicowania sekwencji aminokwasowej kodowanego przez ten gen białka. Obecnie rekombinacja genów immunoglobulinowych jest jednym z mechanizmów generujących olbrzymią zmienność cząsteczek przeciwciał (PTAK 1987), zapewniając kręgowcom znaczną plastyczność środowiskową. Można przyjąć, że włączanie przez komórki obcego DNA jest jednym ze sposobów specyficznego zwiększania zmienności białek.

Miejscem integracji ruchomych elementów genetycznych, takich jak na przykład elementy retrowirusowe (*RLE*), mogą być geny regulatorowe. Według MCDONALDA (1990) możliwy duży efekt fenotypowy tych insercji jest początkowo

tłumiony przez istniejące w populacji geny supresorowe. Zmiany te są ujawniane dopiero podczas różnych stresów środowiskowych w małych, izolowanych populacjach. Powstające wówczas zupełnie nowe fenotypy mogą posiadać pewną wartość przystosowawczą i być preferowane przez selekcję. Hipoteza McDonalda sugeruje, że dzięki integracji jednostek RLE organizmy gromadzą pewien zapas ukrytej zmienności, który może być przydatny w przyszłości. Koncepcja ta jest mocno osadzona na gruncie darwinowskim, stanowiąc „unowocześnioną” wersję mayrowskiej teorii specjacji peripatrycznej. Wydaje się, że zaproponowany przez McDonalda mechanizm jest nowym wyjaśnieniem postulowanej przez Mayra, tak zwanej rewolucji genetycznej (MAYR 1974).

Innym przykładem poziomego przepływu genów, który może sugerować istnienie dziedziczenia cech nabytych jest transformacja. Proponuje się, że genom bakterii i sinic egzystuje w dwóch fazach: pierwszej, która jest związana z żywymi, normalnie metabolizującymi i rozmnażającymi się komórkami oraz drugiej następującej po śmierci organizmu (REANNEY 1976). W fazie tej genom staje się dostępny dla komórek innych organizmów należących często do odmiennych gatunków a nawet rodzajów. Proces transformacji uczestniczy między innymi we wzroście oporności bakterii na antybiotyki β -laktamowe, spowodowanej utratą zdolności wiązania przez białka PBP tych antybiotyków (MARKIEWICZ 1991, SMITH i współaut. 1991). Porównanie sekwencji genu *PBP2P* u wybranych szczepów *Streptococcus pneumoniae*, sugeruje, że klasa B szczepów opornych powstała w wyniku jednorazowej rekombinacji DNA innego gatunku *Streptococcus* sp. (SMITH i współaut. 1991). Podobny proces był prawdopodobnie odpowiedzialny za uzyskanie oporności na penicylinę przez niektóre szczepy komensalnego gatunku *Streptococcus sanguis* (MARKIEWICZ 1991). Jednak jak wykazano w warunkach *in vitro* transformacyjne zmiany sekwencji nukleotydów w genach kodujących te białka mogą zachodzić również stopniowo. Na przykład nabycie oporności na antybiotyki β -laktamowe przez pewien szczep *Streptococcus pneumoniae* było rezultatem kilku następujących po sobie rund transformacji DNA szczepu wysokoopornego, przy czym bardzo trudno było otrzymać transformanty o oporności zbliżonej do oporności dawcy genu (MARKIEWICZ 1991). W podobny sposób SMITH i współautorzy (1991) tłumaczą pochodzenie mozaikowej struktury genów klasy A białek PBP2B u opornych na penicylinę szczepów *Streptococcus pneumoniae*. Innym faktem potwierdzającym wieloetapowość i złożoność procesu transformacji jest analiza genów kodujących białka PBP2 u dwóch gatunków *Neisseria*: *N. meningitidis* i *N. gonorrhoeae* (SMITH i współaut. 1991). Szczepy penicylinooporne tych gatunków posiadają w obrębie genów PBP2 kilka oddzielnych segmentów charakteryzujących się znaczną odrębnością sekwencji nukleotydów (około 12% i 23%) w porównaniu do homologicznych obszarów u szczepów wrażliwych. Stwierdzono ponadto, że w niektórych genach znajdują się w bliskim sąsiedztwie fragmenty DNA pochodzące od różnych gatunków *Neisseria*.

Oporność na antybiotyki β -laktamowe jest związana najczęściej z substytucjami kilku lub kilkunastu aminokwasów w domenie transpeptydazowej PBP oraz mozaikową strukturą genów kodujących te białka, powstałą w wyniku transformacji (MARKIEWICZ 1991, SMITH i współaut. 1991). Ponieważ białka PBP pełnią normalne funkcje fizjologiczne polegające na syntezie peptydoglikanu,

zmiany te nie mogą zachodzić w sposób nie kontrolowany, gdyż wówczas byłyby one niezdolne do wiązania swego naturalnego substratu, którym jest acylo-D-alanylo-D-alanina. Stwierdzono, że zwiększenie stabilności zmienionych PBP może się dokonywać poprzez kompensacyjne zmiany sekwencji aminokwasów w innych częściach łańcucha polipeptydowego (MARKIEWICZ 1991). Wykazano również, że proces transformacji jest tylko jednym z mechanizmów modyfikujących białka PBP, przy czym głównymi mechanizmami odpowiedzialnymi za wzrost oporności na antybiotyki β -laktamowe u szczepów niewrażliwych są insercje i substytucje nukleotydów. I tak, u *Neisseria gonorrhoeae* zmniejszone powinowactwo PBP2 do penicyliny jest warunkowane głównie przez insercję pojedynczego trypletu kodującego kwas asparaginowy (MARKIEWICZ 1991). Dodatkowymi zmianami w sekwencji tego białka jest kilka substytucji oraz silnie zmieniony odcinek od końca C łańcucha białkowego, który mógł powstać w wyniku transformacji DNA innego gatunku bakterii. Podobne zmiany występują w genach PBP2 u innych penicylioopornych szczepów *Neisseria gonorrhoeae* i *Neisseria meningitidis*, gdzie na mapie zmian transformacyjnych, sporządzonej przez SMITHA i współautorów (1991), można odnaleźć miejsca insercji dodatkowych kodonów. Również w klasie genów A i B wysokoopornych szczepów *Streptococcus pneumoniae* zmniejszone powinowactwo do penicyliny jest związane z niezależnymi od zmian transformacyjnych substytucjami aminokwasów w obszarze domeny transpeptydazowej PBP2B (MARKIEWICZ 1991, SMITH i współaut. 1991). Potwierdzeniem dla typowo darwinowskiego charakteru zmian zachodzących w białkach PBP jest obserwacja, że oporność na penicylinę dotyczy najczęściej tych gatunków, które powodują długotrwałe zakażenia wymagające przedłużonej terapii antybiotykowej (MARKIEWICZ 1991). Warunki te tworzą silną presję selekcyjną oraz sprzyjają obecności w zakażonych tkankach różnych gatunków drobnoustrojów. Umożliwia to równoległą i odmienną realizację oporności na stosowany antybiotyk u różnych gatunków bakterii, a następnie przekazywanie uzyskanych zmian na drodze transformacji. Biorąc pod uwagę powyższe fakty należy stwierdzić, że zmiany w białkach PBP są raczej procesem wolnym i wieloetapowym, który jest pod silną presją selekcyjną oraz wykorzystuje różne mechanizmy powodujące zmienność tych białek.

Analiza podanych przykładów wskazuje, że różne formy poziomego przepływu genów, to mechanizmy zwiększające zmienność organizmów. Ponieważ zmiany te są bezkierunkowe, wymagają one ingerencji doboru naturalnego, który nadaje im odpowiedni kierunek. O „niedoskonałości” przystosowawczej zmian genetycznych świadczy również różnorodność mechanizmów molekularnych zaangażowanych w generowanie zmienności takich białek, jak omówione poprzednio białka PBP, a także immunoglobuliny (IgG) syntetyzowane przez limfocyty B (PTAK 1987). Dopiero całościowe uruchomienie tych mechanizmów może na tyle zwiększyć zakres ich zmienności, że istnieje znaczne prawdopodobieństwo wystąpienia zmian, które są „wymagane” przez organizm w określonej sytuacji środowiskowej. Szeroki zakres poziomego transferu genów sugeruje ponadto, że ewolucja organizmów jest związana z istnieniem systemu zwiększającego częstość zmian genetycznych. Elementami takiego systemu byłyby, między innymi oprócz wymienionych już wirusów, plazmidów i transpozonów, jednostki insercyjne (GAJEWSKI 1987), proces alternatywnego składania eksonów

tego samego locus genowego (PTAK 1987), plazmidy mitochondrialne (JAKUBOWICZ i AUGUSTYNIAK 1992), imprinting genowy (HUEBNER i współaut. 1993) oraz zjawisko redagowania RNA (ŻEKANOWSKI 1993). Występowanie systemu generującego zmienność jest szczególnie ważne dla bakterii i sinic, które jako organizmy haploidalne posiadają tylko pojedyncze kopie genów chromosomowych, co wyklucza u nich obecność zmienności rekombinacyjnej będącej wynikiem normalnego procesu płciowego. Zwiększenie zakresu zmienności stwarza dodatkowe możliwości dla doboru, który dysponując większą liczbą zmian staje się bardziej twórczy i może znacznie skuteczniej przystosowywać organizmy do zmieniającego się środowiska.

Zdobywanie przez organizmy nowych cząsteczek DNA w wyniku poziomego przepływu genów można rozpatrywać również w aspekcie genetyki populacji. Nowe geny przyczynią się do wzbogacenia puli genowej populacji oraz powstania nowych genotypów, które mogą posiadać lepsze możliwości adaptacyjne. Sukces rozrodczy nosicieli tych genów zapewni ciągle zwiększanie ich frekwencji w kolejnych pokoleniach. Wszystkie te niedawno odkryte źródła napływu nowych genów do puli genowej populacji rozszerzają naszą wiedzę o czynnikach zwiększających jej zmienność, do których według syntetycznej teorii ewolucji należy między innymi przepływ genów, wiązany tutaj jednak przede wszystkim z migracją osobników między populacjami tego samego gatunku (tzw. gatunek biologiczny) (MAYR 1974). Zgodnie z badaniami molekularnymi transfer genów może zachodzić różnymi drogami (np. transdukcja, koniugacja, endosymbioza), przełamywać granice gatunkowe i ponadgatunkowe łącznie z królestwami (np. proces endosymbiozy) oraz odbywać się wewnątrz samej komórki (np. migracja genów chloroplastowych do genomu jądrowego).

W ramach teorii doboru naturalnego można również wytłumaczyć przejściową obecność w komórkach muszki owocowej wirusa sigma (LANDMAN 1993a). W tym przypadku dobór działając za pośrednictwem „podwyższonej temperatury” spowodował eliminację czynnika dziedziczności (DNA wirusa sigma) i w efekcie zanik u dorosłych much wrażliwości na CO₂. Przyczyniło się to do zaniku pewnego rodzaju zmienności reprezentowanej przez badaną populację drozofili. Wyniki tego doświadczenia pozostają całkowicie zgodne z zasadniczym stwierdzeniem darwinizmu, dla którego dobór jest podstawowym czynnikiem zmniejszającym zmienność populacji (MAYR 1974).

ENDOSYMBIOZA MECHANIZMEM ZWIĘKSZAJĄCYM ILOŚĆ DNA W FILOGENEZIE EUKARYOTA

Interesujące spojrzenie na problem dziedziczenia cech nabytych rzuca współczesna teoria doboru naturalnego wzbogacona o koncepcje socjobiologiczne. Według socjobiologów ewolucję biologiczną można sprowadzić do konkurencji pomiędzy poszczególnymi genami, których egoistycznym celem jest pozostawienie jak największej liczby własnych kopii (DAWKINS 1976). Ciała organizmów pełnią tu tylko rolę wehikulów umożliwiających przenoszenie cząsteczek DNA w czasie i przestrzeni. Nawet nasze mózgi oraz nasza psychika, to prawdopodobnie tyko jeden z wielu sposobów genów na przetrwanie. To genocentryczne

spojrzenie na ewolucję redukuje w znaczny sposób liczbę zjawisk mających znaczenie dla ewolucji organizmów, a jednocześnie pozwala na nową interpretację znanych już faktów biologicznych. W tym kontekście do pewnego stopnia nieistotna dla rozważań ewolucyjnych staje się utrata przez bakterie ściany komórkowej, czy powstanie „podwójnych potworków” u pierwotniaka *Oxytricha*, gdyż cechy te nie są zapisane w genotypie (LANDMAN 1993a). Także powstanie chloroplastów trudno uznać za zwykłe dziedziczenie cech nabytych. Organella te są, jak się aktualnie przyjmuje (MORDEN i współaut. 1992), przekształconymi sinicami, które nawiązały ścisły kontakt z komórkami eukariotycznymi. „Pożarcie” fotosyntetyzujących sinic przez te komórki było w istocie przypadkowym „pobraniem” pewnej próbki DNA, odpowiedzialnej między innymi za syntezę białek umożliwiających fotosyntezę. Otworzyło to przed jedną z linii *Eukaryota* możliwość korzystania z nowego źródła energii, jakim jest światło słoneczne.

Nabycie endosymbiontów jest traktowane jako wynik zaburzeń w procesach życiowych komórek biorcy. Wymienia się tu: pęknięcie lub rozbitcie błony fagosomalnej, utrudnienia w fuzji fagosomu z lizosomem i niską aktywność enzymów hydrolitycznych wewnątrz wodniczki pokarmowej (Kuźnicki 1987). Wystąpienie któregośkolwiek z tych procesów może być letalne dla komórki gospodarza. Ewolucji chloroplastów musiała więc towarzyszyć darwinowska selekcja, w której przewagę uzyskiwały te komórki, których związek z sinicami przypominał najbardziej układ komensalny lub mutualistyczny. Podobnego zdania jest również DYSON (1993). Twierdzi on, że wszystkie nowości strukturalne (porównane przez tego autora do choroby) są z zasady niszczone przez system obrony komórki, ponieważ stanowią zagrożenie dla jej integralności. Dociekania nad genozą mitochondriów sugerują, że udanej inwazji mogły dokonać tylko te komórki prokariotyczne, które posiadały pewne preadaptacje do wejścia w układ symbiotyczny z komórkami eukariotycznymi. Jak wykazały badania porównawcze sekwencji 16S rRNA przodkami mitochondriów były prawdopodobnie bakterie α -purpurowe (YANG i współaut. 1985). Bakterie te obecnie są reprezentowane między innymi przez rhizobia, agrobakterie oraz riketsje, a więc organizmy rozwijające się wewnątrz komórek eukariotycznych albo pozostające z nim w bardziej otwartych zależnościach ekologicznych.

Znaczenie selekcji w procesie endosymbiozy podkreśla fakt, że droga od endosymbionta do organellum jest o wiele dłuższa niż przyjmuje to większość zwolenników teorii endosymbiozy. Według NELSONA (1992) w początkowej ewolucji chloroplastów i mitochondriów możemy wyróżnić kilka głównych etapów, którym towarzyszyły istotne zmiany biochemiczne komórki eukariotycznej i endosymbiontów prokariotycznych. Pierwszym z nich było powstanie wzajemnej zależności pomiędzy symbiontami poprzez eliminację procesów metabolicznych, które były powielone u dwóch lub trzech partnerów. Następne dwa zdarzenia wiązały się z rozwojem systemu transportującego różne metabolity przez błony nowych kanpartymentów oraz „ucieczką” genów organellowych do genomu jądrowego. Ostatni, czwarty etap polegał na wytworzeniu w błonach powstających chloroplastów i mitochondriów układu transportującego białka kodowane w jądrze komórkowym. Spróbujmy bliżej scharakteryzować czwarty etap tego procesu.

Transport białek organellowych do różnych przedziałów mitochondriów i chloroplastów, których geny przedostały się do jądra komórkowego, stał się możliwy dopiero po zaopatrzeniu ich w specyficzne sekwencje tranzytowe. O skali tego procesu niech świadczy fakt, że objął on około 500–1000 genów i był prawdopodobnie związany z tysiącami mutacji (CAVALIER-SMITH 1992). Innym o wiele trudniejszym problemem jest powstanie całego systemu białek receptorowych w błonach mitochondriów i chloroplastów. Przyjmuje się (NELSON 1992), że komórki eukariotyczne mogły uzyskać cały system importu białek od endosymbionta, którego genom w całości zintegrował się z genomem jądrowym. Kandydatami do takiej endosymbiozy są przodkowie peroksysomów oraz archebakterie, bez zakładania ich transformacji w organellum. Według NELSONA (1992) bardziej prawdopodobne jest archebakteryjne pochodzenie tego systemu, przy czym zakłada się, że endosymbioza ta zaszła na wczesnym etapie filogenezy *Eukaryota*, a pewnym jej śladem jest obecność w komórkach eukariotycznych V-ATPaz. Przedstawione tu fakty, jak i spekulacje sugerują, że „nabycie” przez *Eukaryota* mitochondriów i chloroplastów było prawdopodobnie uzależnione od uprzedniej endosymbiozy, która przygotowała je na przyjęcie bakterii i sinic, a także wcześniejszych interakcji przodków mitochondriów (może również chloroplastów) z komórkami eukariotycznymi. Prawdopodobnie bez spełnienia tych wstępnych warunków nigdy by nie doszło do powstania mitochondriów i chloroplastów oraz zróżnicowania świata *Eukaryota*. Być może istnienie nadkrólestwa *Archezoa* („pierwotniaki”, które nigdy nie posiadały mitochondriów i peroksysomów; brak im również diktiosomów oraz prawdopodobnie intronów jądrowych, CAVALIER-SMITH 1993) świadczy o tym, że procesy te nie odbyły się w pewnej pierwotnej linii komórek eukariotycznych.

Należy również pamiętać, że zespół cech strukturalno-funkcjonalnych komórek prokariotycznych, które mogły być eksportowane do świata *Eukaryota* powstał drogą selekcji. Ich obecność w nowym środowisku genetycznym była jednak związana z dalszą ewolucją, której efektem mogło być powstanie nowych struktur i funkcji. Dobrym przykładem takich przemian jest ewolucja intronów grupy II. Według hipotezy CAVALIER-SMITHA (1991) introny te trafiły do komórek eukariotycznych razem z bakteriami α -purpurowymi, a następnie przedostały się do genomu jądrowego, gdzie uległy fragmentacji dając początek intronom jądrowym oraz genom dla cząsteczek snRNA. Obecnie różne typy snRNA są składnikami spliceosomów uczestniczących w procesie wycinania intronów z jądrowego pre-mRNA (LAMOND 1993).

Endosymbiotyczna geneza intronów jądrowych oraz maszynerii służącej do ich wycinania, potwierdzana wciąż przez nowe odkrycia (ROGER i DOOLITTLE 1993), skłania do nadania procesowi endosymbiozy zupełnie innego statusu w ewolucji organizmów, przeciwieństwo niż to czynią współcześni neolamarckiści. Wydaje się, że endosymbiozę należy rozpatrywać jako proces zwiększający wielkość genomu komórek eukariotycznych. Powstały dzięki temu nadmiar DNA mógł (może) ulegać różnicowaniu i dywergencji. W takiej postaci koncepcja ta nawiązuje bezpośrednio do hipotezy OHNO (1970), zgodnie z którą postęp ewolucyjny dokonuje się dzięki duplikacji i redundancji materiału genetycznego. Podstawowymi mechanizmami zaangażowanymi w tym procesie są duplikacje tandemowe genów oraz poliploidyzacje. Dziś wiadomo, że w ten sposób powstały

całe rodziny różnych białek (NELSON 1992, SAIER 1994, SMITH 1989), a mechanizm zaproponowany przez Ohno można uznać za prawo ewolucji molekularnej. Jest pewne, że udział endosymbiozy w zwiększaniu oraz różnicowaniu DNA był na niektórych etapach filogenezy *Eukaryota* bardziej znaczący od duplikacji własnych genów i genomów. Wynika to przede wszystkim z faktu, że większość genów powstających na drodze duplikacji posiada mimo wszystko właściwości podobne do swoich przodków. Świadczy to o pewnych ograniczeniach takiego mechanizmu ewolucji DNA. Wydaje się, że endosymbioza jest procesem jakościowo zupełnie innym. Komórki prokariotyczne dostarczyły całe grupy genów, które nie występowały wcześniej w linii ewolucyjnej *Eukaryota*. Następnie w ramach poszczególnych genów mogła zachodzić dalsza ewolucja zgodną już ze scenariuszem Ohno. Efektem kolejnych endosymbioz był więc wzrost różnorodności biochemiczno-genetycznej komórek eukariotycznych, który otworzył przed nimi nowe możliwości ewolucyjne.

KIERUNKOWOŚĆ I ADAPTACYJNOŚĆ PROCESÓW LAMARKISTOWSKICH

Najistotniejszym zarzutem kwestionującym wartość podanych przez Landmana dowodów na dziedziczenie cech nabytych jest nieuwzględnienie w nich lamarkistowskiej zasady kierunkowości i adaptacyjności zmian wynikających z przekazu cech nabytych (GOULD 1991). Taką zmianą nie jest na pewno utrata chloroplastów przez euglenę w wyniku działania streptomycyny. Trudno bowiem uznać, że degradacja plastydów jest mechanizmem przystosowującym komórki do obecności tego antybiotyku w środowisku. Zmiany te są raczej normalnym efektem toksycznego działania streptomycyny na aparat translacyjny chloroplastu (KWIATKOWSKI 1992), któremu nie towarzyszy żadna odpowiedź obronna ze strony komórki czy organellum. „Dziedziczenie” tej „cechy” wynika stąd, że euglena jest organizmem jednokomórkowym i podział komórki prowadzi do kopiowania wszystkich cech organizmu. Inaczej jest w przypadku wielokomórkowców posiadających tor płciowy, u których zmiany strukturalne w ciele organizmu indukowane przez środowisko mogą być przekazane następnym pokoleniom tylko po przekroczeniu bariery Weismanna. Zmianą typowo lamarkistowską w omawianym przykładzie byłoby powstanie w chloroplastach lub komórce eugleny mechanizmów neutralizujących toksyczne działanie streptomycyny. Mechanizmy takie zostały stosunkowo dobrze poznane w komórkach bakterii. Są nimi zmiany sekwencji białka S12 i 16S rRNA rybosomu, różnorodne modyfikacje chemiczne antybiotyku oraz ograniczenie jego transportu przez błonę cytoplazmatyczną (KWIATKOWSKI 1992).

Degradacja chloroplastów w komórkach eugleny, podobnie jak utrata ściany bakteryjnej pod wpływem lizozymu lub penicyliny (LANDMAN 1991), jest przykładem różnych sposobów laboratoryjnego „okaleczania” komórki, które można porównać do nagłej utraty przez jakiegoś kręgowca jednego z jego organów w wyniku mechanicznego lub chemicznego uszkodzenia. Dziedziczenie takich zmian wykluczał sam Lamarck, według którego bezpośrednio modyfikacje w kształcie i organizacji organizmu nie są przekazywane na dalsze pokolenia (ELLIOT 1914). Twierdził on, że dziedziczeniu podlegają te zmiany, które są

efektem przekształceń wynikających z nowych potrzeb, a tym samym nowych czynności w zmienionym środowisku. Według Lamarcka bowiem reakcja organizmów na przeobrażenia zachodzące w ich otoczeniu jest czynna, a nie bierna (GOULD 1991).

Przypomnijmy, że zmianami kierunkowymi nie są także różne sposoby horyzontalnego przepływu genów. Proces ten spełniałby założenia lamarkistowskie tylko wówczas, gdyby komórki „świadomie” pobierały i włączały geny niosące cechy umożliwiające im zwiększenie przystosowania do danych warunków środowiskowych (GOULD 1991). Przykładów potwierdzających istnienie takiego mechanizmu nie udało się jednak jeszcze stwierdzić. Tymczasem, jak to przedstawiśmy, bardzo często obserwujemy coś zupełnie innego. Przenoszone cząsteczki DNA mogą zawierać tylko fragmenty pierwotnych genów, a więc nie są nosicielami żadnej cechy. Również przypadkowa integracja tych genów, nawet jeżeli są przekazywane w całości, prowadzi bardzo często do zahamowania ich ekspresji. Włączenie obcego odcinka DNA w obręb genów struktury może natomiast spowodować obniżenie wartości przystosowawczej ich nosicieli i wyparcie tego DNA z puli genowej populacji. Trudno również przyjmować, że transpozon, który spowodował rozdział pierwotnego genu immunoglobulinowego był nosicielem określonej cechy. Nawet w tych przypadkach, które pozornie sugerują kierunkowość poziomego transferu genów (nabycie oporności na antybiotyki β -laktamowe, endosymbiotyczne pochodzenie organelli komórkowych), zmiany te są procesem wielostopniowym i różnokierunkowym, będącym pod kontrolą doboru naturalnego.

Podobnie jak kierunkowość należy również traktować adaptacyjność poziomego transferu genów. Nabycie oporności na antybiotyki β -laktamowe, ma na pewno wysoką wartość przystosowawczą, ale właściwość ta będzie korzystna tylko w środowisku bogatym w te substancje. Jak wielokrotnie wykazano, oporność organizmów na różne toksyny jest związana z właściwościami, które mogą utrudniać konkurencję w normalnym środowisku. Charakteryzujące się bardzo wysoką niewrażliwością na insektycydy rasy jednego z gatunków mszyc przeznaczają znaczne nakłady materiałowe i energetyczne na syntezę dużych ilości specyficznej esterazy, która jest kodowana przez wielokrotnie zduplikowany pierwotny gen (DEVONSHIRE i SAWICKI 1979). Natomiast oporność bakterii na antybiotyki aminoglikozydowe może być związana z różnymi defektami w łańcuchu transportu elektronów błony cytoplazmatycznej, co prowadzi do obniżenia wartości siły protonomotorycznej w poprzek plazmalemy i ograniczenia transportu różnych cząsteczek, w tym również substancji odżywczych, do wnętrza komórki (KWIATKOWSKI 1992). A zatem to środowisko, a w konsekwencji różne czynniki selekcji będą decydowały o tym, czy dane zmiany okażą się przydatne czy też nie. Nabycie oporności na antybiotyki β -laktamowe drogą transformacji może niewątpliwie przyspieszać adaptację bakterii do zmienionego środowiska. Jednak adaptacja bakterii, tak jak i innych organizmów, jest procesem ciągłym, co w szczególności sposób akcentuje hipoteza czerwonej królowej Van Valena (SZARSKI 1986). Prawdopodobnie, jak to zaznaczyliśmy, rundy transformacji odbywają się wielokrotnie podnosząc coraz bardziej niewrażliwość białek PBP. Poza tym transformacja jest tylko jednym z mechanizmów adaptacji tych białek do obecności antybiotyków β -laktamowych (MARKIEWICZ 1991). Należy również

pamiętać, że bakterie posiadają inne, nie związane z białkami PBP mechanizmy warunkujące ich odporność na te antybiotyki (KWIATKOWSKI 1992). W podobny sposób, wykorzystując podane wcześniej fakty, można wytłumaczyć adaptacyjność innych mechanizmów horyzontalnego przepływu genów. Adaptacyjność tego procesu ukazuje się więc jako proces bardzo złożony wynikający z sieciowej interakcji organizmu ze środowiskiem. Stopień jego przystosowawczości zależy od zakresu i przydatności oferowanych zmian.

O ASYMILACJI GENETYCZNEJ, ATRAKCYJNOŚCI LAMARKIZMU I KONKURENCYJNOŚCI TEORII NAUKOWYCH

Przedstawione przez Landmana dowody na dziedziczenie cech nabytych przypominają swoją konstrukcją inne przykłady takiego mechanizmu dziedziczenia, które w literaturze spotyka się pod wspólną nazwą „asymilacja genetyczna”. Problem asymilacji genetycznej w aspekcie mechanizmów ewolucji omówił w swoim eseju *Cienie Lamarcka* GOULD (1991). Przypomina on między innymi doświadczenia neolamarckisty Kammerera z żabą pętówką, której samce zmuszane wspólnie z samicami do życia w środowisku wodnym, uzyskały po kilku pokoleniach stracone uprzednio modele godowe, służące do przytrzymywania samicy podczas kopulacji. Choć eksperymenty te miały potwierdzać słuszność teorii Lamarcka, to jednak Kammerer przeprowadził doświadczenie ściśle darwinowskie. Kiedy zmusił żaby do rozmnażania się w wodzie, zastosował bardzo silny nacisk selekcyjny na tę zmienność, która przyczynia się do sukcesu w środowisku wodnym. Podtrzymywanie działania selekcji przez kilka pokoleń połączyło ze sobą geny korzystne dla życia w wodzie. Ponieważ zgrubienia godowe stanowią przystosowanie do życia w wodzie, ich ujawnienie mogło być związane z grupą genów zapewniających sukces w środowisku wodnym — grupą, której częstość występowania została zwiększona działaniem wprowadzanego przez Kammerera doboru darwinowskiego.

Gould stara się również wytłumaczyć przyczyny utrzymującej się ciągle atrakcyjności lamarkizmu (GOULD 1991). Jedną z nich jest według niego zazwyczaj niewłaściwe rozumienie, czy raczej, powinniśmy dodać, zupełna niezajomość darwinizmu. Mogliśmy się o tym przekonać omawiając podane przez Landmana przykłady dziedziczenia cech nabytych, które bardzo dobrze mieszczą się w darwinowskim modelu ewolucji. Podobny pogląd reprezentuje również FITCH (1982). Autor ten uważa, że źródłem współczesnych kontrowersji wokół syntetycznej teorii ewolucji jest między innymi zbyt wąska interpretacja darwinizmu oraz mylne rozumienie terminu lamarkizm. Druga, i jak sądzi Gould, ważniejsza przyczyna trwającego wciąż zafascynowania teorią Lamarcka wynika z oferowanego przez tę teorię pocieszenia, w sytuacji, gdy wszechświat nie nadaje naszemu życiu większego sensu. Lamarkizm ma umacniać dwa głęboko zakorzenione w ludzkiej psychice przekonania: wiarę, że wysiłek powinien być nagrodzony, oraz nadzieję, że celowość i postęp są niezbywalnymi cechami świata.

Analiza poglądów Landmana prezentowanych przez niego również w postaci prac przeglądowych w takich czasopismach jak *Annual Review of Genetics*

(LANDMAN 1991) oraz *BioScience* (LANDMAN 1993b) nasuwa jeszcze jedną refleksję. Wydaje się, że dzięki odwołaniu się do dziedziczenia cech nabytych autor dokonał uatrakcyjnienia przekazywanych treści. Szukanie cieni Lamarcka w biologii ewolucyjnej wywołuje zazwyczaj atmosferę pewnej sensacji. Jest to spowodowane wrażeniem kruchości teorii darwinowskiej. Okazuje się bowiem, że oto oprócz doboru musimy założyć jeszcze inny mechanizm ewolucji i to lamarkistowski. Sytuacja taka przyciąga uwagę czytelników i sprawia, że w ogromie współczesnej literatury biologicznej praca autora może zostać dostrzeżona. Dowodem na obecność a także skuteczność podobnych działań jest zamieszczenie jakie w biologii ewolucyjnej ostatnich lat spowodowała teoria naruszonej równowagi (HOFFMAN 1987). Innym przykładem może być nazwanie przez KINGA i JUKESA (1969) zmian obojętnych selekcyjnie ewolucją niedarwinowską, co spowodowało wrażenie jakby była to ewolucja antydarwinowska.

Zjawisko to jest interesujące z socjobiologicznego, a więc darwinowskiego punktu widzenia. Według DAWKINSA (1976) konkurują ze sobą nie tylko geny, ale również i memy, które są odpowiednikami genów w świecie kultury. Memy, to na przykład sposób wyrobu żelaza, budowy domów, różne poglądy społeczne, polityczne i religijne. Memy, to wreszcie teorie, hipotezy i koncepcje naukowe. Podobnie jak w przypadku genów, również między memami odbywa się ciągła konkurencja, w wyniku której jedne przegrywają, inne natomiast odnoszą sukces. Wydaje się, że jeden z mechanizmów zwiększania konkurencyjności własnych poglądów naukowych, które zgodnie z terminologią Dawkinsa trzeba również uznać za memy, prezentuje Landman. Mechanizmem tym jest przywoływanie nieco starych i zapomnianych już koncepcji w nowej, atrakcyjnej szacie, którą zawdzięczają odwoływaniu się do nowych odkryć.

DZIEDZICZENIE CECH NABITYCH PRZYKŁADEM POWRACAJĄCEJ IDEI EWOLUCYJNEJ

Problem odradzających się idei w biologii ewolucyjnej stanowi ciekawe i odrębne zagadnienie, na które zwrócił ostatnio uwagę URBANEK (1991). W dyskutowanym przez nas zagadnieniu taką „zmartwychwstałą” koncepcją jest oczywiście teoria dziedziczenia cech nabytych. Wydaje się jednak, że rozważania Landmana są próbą stworzenia dobrego gruntu dla odrodzenia się także innych poglądów. Nazwanie przez autora eseju połączonych komórek pierwotniaka *Oxytricha* „podwójnymi potworkami” nawiązuje według mnie bezpośrednio do idei obiecujących potworów Goldschmita (KUŹNICKI i URBANEK 1970). Tym samym problem ten można rozpatrywać w szerszym kontekście takich powracających tematów, jak: ewolucja puntualistyczna, obecność i znaczenie saltacji ewolucyjnych oraz problem zmian makrogenetyczno-typologicznych. Kwestie te rozważa bardziej szczegółowo Landman w swoich pracach przeglądowych (LANDMAN 1991, 1993b). Przykładem zdarzeń saltacyjnych ma być między innymi nabywanie przez komórki całych zintegrowanych banków genowych, takich jak genomy prokariotyczne (endosymbioza) czy plazmidy niosące oporność na antybiotyki (plazmidy typu R). Poglądy te można łatwo umieścić w nurcie współczesnego saltacjonizmu molekularnego, którego liderami są tacy badacze, jak Altuchow,

Korochkin i Kordium (URBANEK 1987). Natomiast sugerowana również w tych samych pracach możliwość powstania na drodze przemiany skokowej z *Euglena gracilis* nowego gatunku reprezentującego rodzaj *Astasia* przypomina koncepcje ortodoksyjnego preadaptacjonizmu Cuenota (KUŹNICKI i URBANEK 1970). Przykład ten mógłby być wykorzystany również przez punktualistów, według których istnieje wyraźna koincydencja dużych i szybkich zmian w budowie organizmów z procesem specjacji (GOULD i ELDREDGE 1977). W takiej interpretacji można również bez trudu odnaleźć idee saltacyjne. Inną wskrzeszoną przez Landmana ideą jest dziedziczne utrwalanie zmian w epigenotypie (np. powstanie połączonych komórek pierwotniaka *Oxytricha*), które należą do stałego arsenału dowodowego zwolenników teorii dziedziczenia cech nabytych (URBANEK 1971). Rozważania powyższe potwierdzają raz jeszcze małą oryginalność współczesnych koncepcji neolamarckistowskich, w których bardzo często eksploatuje się starsze poglądy, co zasadniczo nie wnosi nowych elementów do naszej wiedzy o mechanizmach ewolucji.

UWAGI KOŃCOWE

W zakończeniu należy stwierdzić, że dziedziczenie cech nabytych jest we współczesnej biologii mało znaczącym sloganem, dla którego bardzo trudno znaleźć historyczny związek z oryginalną teorią Lamarcka. Ponadto większość tak zwanych dowodów na dziedziczenie cech nabytych po bliższej analizie doskonale pasuje do darwinowskiej teorii doboru naturalnego. Stąd chyba dobrze, że w żadnym z przejrzanych przez Landmana podręczników biologii dla szkół średnich nie było nawet wzmianki o tym procesie (LANDMAN 1993a).

Pragnę podziękować Panu Profesorowi Adamowi Urbankowi za przeczytanie pierwotnej wersji tego artykułu oraz udzielenie cennych rad i wskazówek.

WAS LAMARCK RIGHT?

SOME REMARKS ON THE INHERITANCE OF ACQUIRED CHARACTERS

S u m m a r y

Selected examples of inheritance of acquired characters (IAC) are discussed; it is argued that they fit without difficulty the Darwinian evolutionary scenario. Among others, it is proposed that in the evolution of *Eukaryota* the endosymbiosis was the process leading to an increase in the quantity of DNA which subsequently, according to Ohno's model, could undergo differentiation and divergence. Likewise, various forms of horizontal gene flow appear to be the mechanism generating a non-directional variability of organisms. Attention is drawn to the fact that most examples of IAC found in the literature do not take into account the Lamarckian principle of directional and adaptive character of the changes in the structure and function of organisms. In the context of the history of science the IAC theory is a classical example of a recurring evolutionary concept.

LITERATURA

- BROOKS D. R., 1983. *What's going on in evolution? A brief guide to some new ideas in evolutionary theory*. Can. J. Zool. 6, 2637-2645.
- CAVALIER-SMITH T., 1993. *Kingdom Protozoa and its 18 phyla*. Microbiol. Rev. 57, 953-994.
- CAVALIER-SMITH T., 1992. *The number of symbiotic origins of organelles*. BioSystems 28, 91-106.
- CAVALIER-SMITH T., 1991. *Intron phylogeny: a new hypothesis*. Trends Genet. 7, 145-148.
- DAWKINS R., 1976. *The selfish gene*. Oxford University Press, Oxford.
- DEVONSHIRE A. L., SAWICKI R.M., 1979. *Insecticide-resistant Myzus persicae as an example of evolution by gene duplication*. Nature 280, 140-141.
- DYSON F., 1993. *Początki życia*. PIW, Warszawa.
- ELLIOT H., 1914. *Introduction to English translation of Zoological Philosophy by J.M. Lamarck*. Macmillan, London.
- FINE P. E. M., 1979. *Lamarckian ironies in contemporary biology*. The Lancet 2, 1181-1182.
- FITCH W. M., 1982. *The challenges to darwinism since the last centennial and the impact of molecular studies*. Evolution 6, 1133-1143.
- GAJEWSKI W., 1987. *Transpozony i inne ruchome elementy genetyczne*. [W:] Biologia molekularna. Informacja genetyczna. T. II. Opr. zb. pod red. LASOTY Z., PWN, Warszawa, 434-461.
- GAJEWSKI W., 1983. *Genetyka ogólna i molekularna*. PWN, Warszawa.
- GNIADDECKI R., 1989. *Molekularne podstawy syntezy immunoglobulin oraz receptora limfocytów T*. Post. Biol. Kom. 16, 125-164.
- GOULD S. J., 1991. *Cienie Lamarcka*. [W:] Niewczesny pogrzeb Darwina. GOULD S. J., PWN, Warszawa, 150-159.
- GOULD S. J., ELDRIDGE N., 1977. *Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered*. Paleobiology 3, 115-151.
- HOFFMAN A., 1987. *Punktualizm i gradualizm: obecny stan dyskusji*. Kosmos 36, 517-527.
- HUEBNER H., MORDALSKA A., BŁASZCZYK A., 1993. *Genomowy imprinting*. Post. Biol. Kom. 20, 143-154.
- JAKUBOWICZ M., AUGUSTYNIAK J., 1992. *Homologie pomiędzy genomem jądrowym i genomami organelowymi roślin*. Post. Biol. Kom. 19, 2779-291.
- KING J. L., JUKES T. H., 1969. *Non-Darwinian evolution*. Science 164, 788-798.
- KUŹNICKI L., 1987. *Rola endosymbiozy w ewolucji eukariota*. Kosmos 36, 529-544.
- KUŹNICKI L., URBANEK A., 1970. *Zasady nauki o ewolucji*. T. 2. PWN, Warszawa.
- KWIATKOWSKI Z. A., 1992. *Oporność bakterii na antybiotyki*. PWN, Warszawa.
- LAMARCK J. B., 1960. *Filozofia zoologii*. PWN, Warszawa.
- LAMBOWITZ A. M., BELFORT M., 1993. *Introns as mobile genetic elements*. Annu.Rev. Biochem. 62, 587-622.
- LAMOND A. I. 1993. *The spliceosome*. BioEssays 15, 595-603.
- LANDMAN O. E., 1993a. *Dziedziczenie cech nabytych*. Świat Nauki 5, 96.
- LANDMAN O. E., 1993b. *Inheritance of acquired characteristics*. BioScience 43, 696-705.
- LANDMAN O. E., 1991. *The inheritance of acquired characteristics*. Annu. Rev. Genet. 25, 1-20.
- MARKIEWICZ Z., 1991. *Zmiany w białkach wiążących penicylinę jako jeden z mechanizmów bakteryjnej oporności na antybiotyki beta-laktamowe*. Post. Mikrobiol. 30, 269-279.
- MAYR E., 1974. *Populacje, gatunki i ewolucja*. WP, Warszawa.
- MCDONALD J.F., 1990. *Macroevolution and retroviral elements*. BioScience 40, 183-191.
- MORDEN C. W., DELWICHE C. F., KUHSSEL M., PALMER J. D., 1992. *Gene phylogenies and the endosymbiotic origin of plastids*. BioSystems 28, 75-90.
- NELSON N. 1992. *Evolution of organellar proton-ATPases*. Biochim. Biophys. Acta 1100, 109-124.
- OHNO S., 1970. *Evolution by gene duplication*. Springer-Verlag, Berlin.
- PLYTYCZ B., 1982. *Odrodzenie lamarkizmu w immunologii*. Kosmos 31, 133-136.
- PORANKIEWICZ J., GWÓDŹ E. A., 1993. *Białka szoku termicznego i ich rola w komórkach roślinnych*. Post. Biol. Kom. 20, 155-170.
- PTAK W., 1987. *Podstawy immunologii*. PZWL, Warszawa.
- REANNEY D., 1976. *Extrachromosomal elements as possible agents of adaptation and development*. Bact. Rev. 40, 552-590.
- RENNIE J., 1993. *Nowe sztuczki DNA*. Świat Nauki 5, 72-81.
- ROGER A. J., DOOLITTLE W. F., 1993. *Why intron-in-pieces?* Nature 364, 289-290.

- SAIER M. H. Jr., 1994. *Convergence and divergence in the evolution of transport proteins*. BioEssays 16, 23-29.
- SMITH J. M., 1989. *Evolutionary genetics*. Oxford University Press, New York.
- SMITH J. M., DAWSON C. G., SPRATT B. G., 1991. *Localized sex in bacteria*. Nature 349, 29-31
- STOLTZFUS A., DOOLITTLE W. F., 1993. *Slippery introns and gene globin evolution*. Curr. Biol. 3, 215-217.
- SUBRAMANIAN A. R., 1993. *Molecular genetics of chloroplast ribosomal proteins*. Trends Biochem. Sci. 18, 177-181.
- SZARSKI H., 1986. *Mechanizmy ewolucji*. PWN, Warszawa.
- TAYLOR R. B., 1980. *Lamarckist revival in immunology*. Nature 286, 837-838.
- URBANEK A., 1991. *Współczesne niekonwencjonalne teorie ewolucji*. Kosmos 40, 123-144.
- URBANEK A., 1987. *Współczesne poglądy na makroewolucję*. Kosmos 36, 469-515.
- URBANEK A., 1971. *Rozwój teorii ewolucyjnych*. [W:] Biologia XX wieku. T. I. Opr. zb. pod red. SKOWRONA S., OSTROWSKIEGO W. TEJCHMY A., WP, Warszawa 9-57
- VON HEIJNE G., 1986. *Why mitochondria need a genome*. FEBS Lett. 198, 1-4.
- YANG D., OYAZU Y., OYAZU Y., OLSEN G. J., WOESE C. R., 1985. *Mitochondrial origins*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 82, 4443-4447.
- ŻEKANOWSKI C., 1993. *Redagowanie RNA*. Post. Bioch. 38, 156-163.

BORYS WRÓBEL

*VIII Liceum Ogólnokształcące im. Komisji Edukacji Narodowej w Gdańsku,
Kartuska 128, 80-136 Gdańsk
Studenckie Koło Naukowe Biologów Uniwersytetu Gdańskiego,
Sekcja Biologii Molekularnej, Katedra Biologii Molekularnej Uniwersytetu
Gdańskiego,
Kładki 24, 80-822 Gdańsk*

PAMIĘĆ NA POZIOMIE KOMÓRKOWYM I MOLEKULARNYM

WSTĘP

Zagadnienie biochemicznych podstaw pamięci należy do nowej dziedziny wiedzy, leżącej na pograniczu neurofizjologii, biologii molekularnej i psychologii procesów poznawczych. Być może pozwoli ona znaleźć wiele odpowiedzi na pytania od dawna frapujące ludzi, pytania o naturę ludzkiej osobowości, której podstawą jest pamięć (PÖPPEL 1989) — zdolność organizmu do zachowania się w sposób, który został zmodyfikowany uprzednim doświadczeniem (ŻYDOWO 1968).

Wysuwano hipotezę, przez analogię do zapisu informacji genetycznej, że istnieje w komórkach nerwowych jakaś elementarna jednostka pamięci, prawdopodobnie heteropolimer — na przykład białko lub kwas nukleinowy. Istnieje od dawna obserwowany związek między biosyntezą białka w komórkach nerwowych a procesami zapamiętywania (doświadczenia polegające na iniekcji do mózgów zwierząt inhibitorów translacji; FLEXNER i współaut. 1963, AGRANOFF i KLINGER 1964). Jednak to, że ciągła biosynteza i degradacja białka jest niezbędna do prawidłowego funkcjonowania pamięci nie oznacza przecież, że mechanizm zapamiętywania polega na dokonywaniu zapisu w postaci odpowiedniego uszeregowania aminokwasów lub nukleotydów. Trudno sobie przy tym wyobrazić, jak dokładnie miałyby być kodowana i dekodowana tak zapisana informacja.

PAMIĘĆ POWYŻEJ POZIOMU KOMÓRKOWEGO

Powstała więc druga hipoteza, umieszczająca swoistość zapisu pamięciowego na poziomie komórkowym. Uważa się, że do wpisania jednostkowego śladu pamięciowego (engramu) są wytwarzane swoiste sieci określonych komórek układu nerwowego. Takie czynne połączenie istnieje tak długo, jak długo trwa ten ślad.

Pamięć krótkotrwała (świeża, short-term memory) polega na przechowywaniu śladów po działającym bodźcu dzięki krażeniu impulsów przez wieloneuronalne łańcuchy (obejmujące układ siatkowaty, wzgórze, krąg limbiczno-śródmózgowiowy, w szczególności hipokamp, ciało migdałowate i podwzgórze oraz korę mózgową; TRACZYK 1992). Zakłada się, że pamięć krótkotrwała wykorzystuje sieci neuronalne już istniejące w mózgu.

Natomiast pamięć długotrwała (long-term memory) powstaje w wyniku wielokrotnego w krótkim odcinku czasu przejścia przez te same synapsy krażących w wieloneuronalnych łańcuchach impulsów, na skutek czego następuje utowrowanie drogi dla tych impulsów, co zostaje utrwalone w postaci zmian w metabolizmie neuronu (*ibid.*).

Obustronne usunięcie środkowych części płatów skroniowych prowadzi do utraty zdolności przenoszenia świeżych śladów pamięciowych do pamięci długotrwałej (przypadek Henry'ego M., PÖPPEL 1989, MILNER i współaut. 1968, patrz też SUZUKI i współaut. 1993, ALVAREZ-ROYO i współaut. 1992) z wyjątkiem nabywania nowych umiejętności ruchowych. Uważa się więc, że ze strukturami płata skroniowego jest związany jeden z dwóch znanych psychologii rodzajów pamięci — pamięć deklaratywna, świadoma (declarative, explicit memory; DESIMONE 1992), pamięć poszczególnych faktów i zdarzeń. Podczas uczenia się deklaratywnego są wychwytywane podobieństwa z poprzednimi zdarzeniami (*ibid.*). W przypadkach podobnych do Henry'ego M. nie zostaje natomiast uszkodzone uczenie się proceduralne, utajone (non-declarative, implicit learning), inaczej odruchowe, polegające na gromadzeniu związków między kolejnymi bodźcami (*ibid.*). Zjawiska pamięci nie ograniczają się więc tylko do hipokampa, jednak struktury płata skroniowego, gdzie zachodzi konwergencja zarówno bodźców środowiskowych, jak i ich kontekstu behawioralnego, są miejscem szczególnie predestynowanym do zachodzenia procesów związanych z formowaniem się długotrwałej pamięci deklaratywnej, która jest rezultatem działania wielu różnych bodźców (*ibid.*). Można powiedzieć, że struktury te grają rolę bufora przed ostatecznym zmagazynowaniem engramów (*ibid.*). Usunięcie hipokampa nie zaburza przypominania wcześniejszych wydarzeń (PÖPPEL 1989).

Natomiast pamięć proceduralna angażuje prawdopodobnie podkorowe ośrodki czucia i ruchu (DESIMONE 1992). Nawet proste bezkręgowce wykazują zdolność do uczenia się odruchowego, dlatego są dobrym modelem.

PAMIĘĆ ŚREDNIOTRWAŁA NA POZIOMIE KOMÓRKOWYM I MOLEKULARNYM

Istnieją dwa teoretyczne modele komórkowe związane z mechanizmami tworzenia pamięci. Istotnie, siłę połączenia synaptycznego można zmienić na co najmniej dwa sposoby:

a) zmniejszając próg pobudzenia po stronie postsynaptycznej, do czego w hipotetycznym mechanizmie hebbowskim (HEBB 1949) sygnałem jest jednocześnie pobudzenie neuronu pre- i postsynaptycznego (pre-post associative mechanism) lub

b) zwiększając ilość uwalnianego neuroprzekaźnika, do czego według mechanizmu niehebbowskiego (kandelowskiego; KANDEL i TAUC 1963) jest konieczne

jednoczesne pobudzenie neuronu presynaptycznego oraz modulującego, połączonego z neuronem presynaptycznym synapsą aksono-aksonalną (pre-modulatory associative mechanism; KANDEL i HAWKINS 1992).

Badania nad tymi mechanizmami są podstawą hipotezy głoszącej, że wszystkie skomplikowane mechanizmy bardziej złożonych typów uczenia się są tylko modyfikacją lub kombinacją najprostszych mechanizmów.

MECHANIZM HEBBOWSKI

Zjawiska zachodzące w hipokampie, szczególnie więc uczenie się deklaratywne, opiera się na pre-post associative mechanism — w hipokampie brak synaps aksono-aksonalnych (LYNCH i BAUNDRY 1984). W tej strukturze wykryto zjawisko długotrwałego wzmocnienia synaptycznego (long-term potentiation, LTP¹; BLISS i LOMO 1973). Bezpośredni związek LTP z pamięcią, z początku tylko hipotetyczny, jest już coraz lepiej udokumentowany (SILVA i współaut. 1992a i b, GRANT i współaut. 1993, ROMAN i współaut. 1993).

Bliss i Lomo stwierdzili, że wywołanie krótkiej serii potencjałów czynnościowych o wysokiej częstotliwości (100–400 Hz przez kilkadziesiąt milisekund) na wejściu aferentnym powoduje wzrost siły połączenia synaptycznego (BROWN i współaut. 1988). LTP powstaje zgodnie z hebbowską zasadą kojarzenia: jest konieczna jednoczesna aktywacja neuronu pre- i postsynaptycznego, żeby powstało wzmocnienie. Stan ten utrzymuje się przez okres nawet do kilku tygodni. Wzmocnienie synaptyczne mierzy się jako wzrost amplitudy EPSP wywołanego pojedynczą stymulacją o małej częstotliwości neuronu presynaptycznego (ibid.).

LTP w żadnym razie nie jest czymś charakterystycznym czy szczególnym dla hipokampa. Zjawiska LTP stwierdzono w różnych rejonach mózgu (ESPOSITO i PULVIRENTI 1992), między innymi w jądrze migdałowatym (SHINDOU i współaut. 1993, GEAN i współaut. 1993) i w neocortex (ARONIADOU i TEYLER 1992, BEAR i KIRKWOOD 1993, KANTER i HABERLY 1993, ROMAN i współaut. 1993). Wiele różnych mechanizmów może brać udział w powstawaniu zjawisk, które łącznie nazywamy LTP (BROWN i współaut. 1988), chociaż wykazują one znaczne podobieństwo; zachodzący w hipokampie LTP zależny od receptorów NMDA jest przypadkiem szczególnym i modelowym.

Receptory NMDA są jednym z rodzajów receptorów dla glutaminianu w synapsach między hipokampalnymi neuronami CA3 a CA1, oprócz L-glutaminianu może się z nimi wiązać *N*-metylo-D-asparaginian (NMDA, stąd nazwa), co nie zachodzi w przypadku receptorów nie-NMDA (wiązących AMPA; KREBS 1992).

¹Stosowane skróty: AMPA, kwas alfa-amino-3-hydroksy-5-metylo-4-izoksazolopropionowy; CaMKII, zależna od Ca²⁺ i kalmoduliny kinaza białkowa II; cAMP, 3',5'-monofosforan adenozyliny; EPSP, postsynaptyczny potencjał pobudzający (excitatory postsynaptic potential); brama AND, realizująca funkcję koniunkcji; GABA, kwas gamma-aminomasłowy (gamma-aminobutyric acid); *IEG*, geny wczesne (immediate early genes); LTP, długotrwałe wzmocnienie synaptyczne (long-term potentiation); L-LTP, zależna od syntezy białek faza LTP; mGluR, metabotropowe receptory dla L-glutaminianu; NMDA, *N*-metylo-D-asparaginian; PKA, zależna od cAMP kinaza białkowa A (protein kinase A); PKC, kinaza białkowa C (protein kinase C).

Podczas przekąźnictwa synaptycznego o małej częstotliwości kanał jonowy z receptorem NMDA jest zablokowany przez jon magnezowy. Efekt tej blokady jest zwiększony przez hiperpolaryzacyjne działanie GABA (COLLINGRIDGE i współaut. 1992). W tych warunkach przewodnictwo synaptyczne odbywa się przez kanały nie-NMDA (AMPA).

Kiedy natomiast neuron postsynaptyczny ulegnie depolaryzacji na skutek przekąźnictwa wysokiej częstotliwości (ibid.; KANDEL i O'DELL 1992), blokada Mg^{2+} zostaje usunięta i kanał NMDA otwiera się (KANDEL i O'DELL 1992). Efektem tego jest wpływ jonów wapniowych powodujący uruchomienie kaskady wtórnych przekąźników i powstanie LTP. Kanał NMDA zachowuje się więc jak bramka AND (DAW i współaut. 1993): do jego otwarcia jest konieczna jednoczesna depolaryzacja komórki postsynaptycznej (usunięcie blokady Mg^{2+}) i presynaptycznej (obecność L-glutaminianu).

Odpowiednia do usunięcia jonów magnezowych depolaryzacja jest osiągnięta tylko wtedy, gdy jest aktywna odpowiednia ilość neuronów presynaptycznych (KANDEL i O'DELL 1992). Stąd modulujący wpływ na powstawanie LTP ma aktywność innych receptorów, nie tylko dla glutaminianu (AMPA i mGluR; BASHIR i współaut. 1993, TOCCO i współaut. 1992, SHORS i THOMPSON 1992, KATSUKI i współaut. 1992), ale też na przykład dla GABA (MOTT i LEWIS 1992, KANTER i HABERLY 1993, OLDS i ALKON 1993), acetylocholinu (OLDS i ALKON 1993, KATSUKI i współaut. 1992) i noradrenaliny (ibid.; IZUMI i współaut. 1992).

ZALEŻNE OD AKTYWNOŚCI UŁATWIENIE PRESYNAPTYCZNE W LTP

Chociaż powstanie LTP zależy od wpływu jonów wapniowych przez odblokowane receptory NMDA, później dochodzi do wzrostu uwalniania neurotransmitera z komórki presynaptycznej (KANDEL i O'DELL 1992, LIAO i współaut. 1992), a to wymaga przenoszenia do niej informacji z komórki postsynaptycznej. Innymi słowy, wpływające przez otwarte kanały NMDA jony wapniowe lub aktywowane przez nie przekąźniki wtórne powodują uruchomienie mechanizmów uwalnających wsteczny przekąźnik (retrograde messenger) z neuronu postsynaptycznego (KANDEL i O'DELL 1992).

Kandydat na ten przekąźnik musi być przede wszystkim bardzo łatwo dyfundującym związkiem, gdyż błona postsynaptyczna nie dysponuje mechanizmami uwalniania transmittera podobnymi do mechanizmów występujących w błonie presynaptycznej. Różne związki są brane pod uwagę: kwas arachidonowy (ibid.; O'DELL i współaut. 1991a; LYNCH i VOSS 1991), tlenek azotu (NO; KANDEL i O'DELL 1992, O'DELL i współaut. 1991a, MUSLEH i współaut. 1993, ZHUO i współaut. 1993), tlenek węgla (CO; STEVENS i WANG 1993, ZHUO i współaut. 1993).

Stwierdzono na przykład, że zapobiega powstaniu LTP wychwytywanie NO (KANDEL i O'DELL 1992, SCHUMAN i MADISON 1991) i/lub CO (ZHUO i współaut. 1993) względnie zahamowanie ich syntezy w neuronie postsynaptycznym (za pomocą specyficznego inhibitora wrażliwej na Ca^{2+} -kalmodulinę syntetazy NO; KANDEL i O'DELL 1992, O'DELL i współaut. 1991a, SCHUMAN i MADISON 1991, lub oksygenazy hemu 2, enzymu produkującego CO; STEVENS i WANG 1993). Nato-

miast podanie tlenu azotu (co zaobserwowano również dla CO, ZHUO i współaut. 1993) wzmagą spontaniczne uwalnianie neurotransmitera z neuronu postsynaptycznego, być może na drodze aktywacji transferazy ADP-rybozylowej (KANDEL i HAWKINS 1992) lub cykazy guanylanowej (ibid.; CHABRIER i współaut. 1992). Nie wyklucza się możliwości istnienia kilku rodzajów wstecznych przekaźników (KANDEL i O'DELL 1992).

Jak wynika z doświadczeń *in vitro*, tlenek azotu wywołuje LTP tylko wtedy, gdy działa na neuron presynaptyczny w chwili jego pobudzenia (KANDEL i O'DELL 1992). Sugeruje to, że u podstawy tworzenia długotrwałego wzmocnienia synaptycznego leżą dwa nakładające się mechanizmy — oparty na receptorach NMDA i wiążący się z obniżeniem progu pobudliwości po stronie postsynaptycznej — i drugi, oparty na zależnym od aktywności ułatwieniu presynaptycznym, a więc większym uwalnianiu neurotransmitera po stronie presynaptycznej na skutek działania wstecznego przekaźnika (ibid.).

Istnieje hipoteza, że łatwo dyfundujący NO (lub inny wsteczny przekaźnik) może również docierać do sąsiadujących dróg neuronalnych i indukować LTP, o ile tamte neurony presynaptyczne są właśnie zdepolaryzowane (ibid.). Co więcej, stwierdzono, że bodźce wywołujące LTP w aktywnych włóknach hipokampa wywołują LTD (long-term depression; długotrwałe osłabienie synaptyczne) w sąsiednich włóknach (ibid.). Możliwe, że NO powoduje w nieaktywnych lub asynchronicznie pobudzonych aksonach zmniejszenie uwalniania neurotransmitera, a równocześnie zwiększa to uwalnianie w zakończeniach aksonów pobudzonych synchronicznie z pobudzeniem danej komórki (ibid.; DUDEK i BEAR 1992).

KINAZY BIAŁKOWE BIORĄCE UDZIAŁ W POWSTAWANIU LTP

Stwierdzono (KANDEL i O'DELL 1992), że presynaptyczny komponent LTP powstaje w wyniku napływu Ca^{2+} przez odblokowany kanał jonowy z receptorem NMDA. Wydaje się, że prowadzi to do aktywacji proteiny tyrozynowej (kalpainy, patrz niżej; LYNCH i współaut. 1988, DENNY i współaut. 1990) i przynajmniej trzech różnych kinaz białkowych: CaMKII (MALGAROLI i współaut. 1992, SILVA i współaut. 1992b), PKC (MALENKA i współaut. 1988, BEN-ARI i współaut. 1992, MALGAROLI i współaut. 1992) oraz kinazy tyrozynowej (O'DELL i współaut. 1991b) kodowanej przez gen *lyn* (GRANT i współaut. 1992). Ten etap LTP, średniotrwale (1–3 godziny) wzmocnienie synaptyczne (FREY i współaut. 1993), nie wymaga syntezy nowych białek (ibid.), w przeciwieństwie do dłużej trwającego L-LTP, do którego wywołania wydaje się konieczna aktywacja PKA (ibid.).

Także w zależnym od aktywności ułatwieniu presynaptycznym, związanym z działaniem wstecznego przekaźnika, wydają się brać udział PKC i CaMKII (MALGAROLI i współaut. 1992; izozym beta PKC bierze udział w presynaptycznym komponencie LTP, gamma PKC działa postsynaptycznie; COLLEY i ROUTTENBERG 1993).

Do substratów fosforylowanych przez wymienione kinazy białkowe należą: receptory dla glutaminianu (PKA i PKC; WANG i współaut. 1993, RAYMOND i współaut. 1993), kanały sodowe (PKA, LACHOWICZ 1987) i potasowe (PKA; ibid.);

CaMKII, MULLER i współaut. 1992; PKC, inaktywację kanałów potasowych może powodować nie sama PKC, a fosforylowane przez nią białko o masie 20 kDa, patrz niżej; OLDS i ALKON 1993). Ewentualne zahamowanie wypływu jonów potasowych mogłoby przedłużać okres depolaryzacji.

Kinaza białkowa A fosforyluje białka, które być może regulują przemieszczanie neuroprzekazników z pęcherzyków synaptycznych (białko III, LACHOWICZ 1987) czy uwalnianie neurotransmiterów (synapsyna I, *ibid.*). Synapsynę I fosforyluje też CaMKII (*ibid.*; SMITH i współaut. 1993, PARFITT i współaut. 1991, HANSON i SCHULMAN 1992).

Wiadomo też, że substraty PKC odgrywają rolę w magazynowaniu pamięci (białko o masie 20 kDa w dendrytach; OLDS i ALKON 1993, CHAUCHAN i współaut. 1991), przekaznictwie synaptycznym (87 kDa; CHAUCHAN i współaut. 1991) oraz powstawaniu LTP (47 kDa; *ibid.*). Do substratów PKC należy też białko związane z presynaptycznym wzrostem (białko 43; LEAHEY i współaut. 1993).

Powstanie średniotrwałego śladu pamięciowego mogłoby się więc opierać na zmianie właściwości białek na skutek działania kinaz białkowych i/lub ich substratów. Rezultatem byłby albo wzrost uwalniania transmittera po stronie presynaptycznej, albo obniżenie progu pobudliwości po stronie postsynaptycznej. Warto zastanowić się, w jaki sposób tak zapisany engram mógłby się utrzymywać w mózgu.

Możliwe, że zachodzi to na skutek uniezależnienia się kinaz od obecności przekazników drugiego stopnia. W przypadku PKA proces ten polega na dysocjacji połączonych wiązaniami dwusiarczkowymi podjednostek regulatorowych R_I i R_{II} od dwóch podjednostek katalitycznych C po przyłączeniu cAMP. Reasocjacja tetrameru i inaktywacja kinazy jest możliwa po zniszczeniu kompleksu podjednostki R z cAMP na skutek rozłożenia cAMP przez fosfodiesterazę nukleotydową. Autofosforylacja podjednostki R_{II} obniża stopień reasocjacji (LACHOWICZ 1987).

Natomiast aktywacja kinazy białkowej C przez Ca²⁺ i diacylglicerol (wytwarzany przez fosfolipazę) powoduje jej przemieszczenie się z cytozolu do błony komórkowej. To przemieszczenie, jak się wydaje, następuje podczas tworzenia śladów pamięciowych (OLDS i ALKON 1991); aktywność enzymu nie zależy wówczas od obecności wtórnych przekazników (BURGOYNE 1989).

W przypadku CaMKII dodatkowo zachodzi zjawisko regenerującej się kaskady molekularnej (CRICK 1984) pozwalające zachować aktywność enzymu mimo obrotu metabolicznego białek. Gdy wszystkie miejsca fosforylacji tego enzymu są zdefosforylowane, CaMKII jest nieaktywna. Wzrost stężenia Ca²⁺ powoduje jej autofosforylację. Przypuszczalnie wystarczy fosforylacja jednego monomeru z prawdopodobnie dwunastu (SCHULMAN i LOU 1989), by nastąpiła autofosforylacja wszystkich pozostałych i uniezależnienie aktywności enzymu od obecności aktywatorów. Gdy teraz nastąpi degradacja jednego z monomerów, nowe podjednostki zostaną od razu ufosforylowane i aktywność drugiej kinazy nie ulegnie zmianie (*ibid.*; HANSON i SCHULMAN 1992).

Warto zauważyć, że oprócz właściwości białek błonowych po pewnym okresie od aktywacji PKC zmianie ulega mechanizm transportu neuronalnego. Próbuje się to tłumaczyć działaniem jakiegoś układu sygnalizacyjnego pobudzanego przez proteolityczną degradację PKC względnie defosforylację kanałów potaso-

wych lub innych substratów tej kinazy. Rezultatem jest transport nowych cząsteczek PKC i jednego z jej substratów (białka o masie 20 kDa) do zakończeń postsynaptycznych (OLDS i ALKON, 1993).

Oprócz tego wykryto wysoce specyficzne oddziaływanie podjednostki RII PKA i białka MAP-2 (microtubule associated protein 2; LACHOWICZ 1987). Fosforylacja MAP-2 przez PKA zmniejsza współdziałanie mikrotubul z aktyną i neurofilamentami (ibid.).

UDZIAŁ KALPAINY W TWORZENIU ENGRAMÓW W KRESOMÓZGOWIU

Jak wykazano, na skutek wpływu jonów wapniowych do komórki podczas powstawania LTP zostaje zwiększony stopień wiązania glutaminianu, prawdopodobnie na skutek zwiększenia ilości receptorów dla tego przekaźnika (LYNCH i BAUNDRY 1984). Okres półtrwania tego zjawiska jest rzędu 3–6 dni (ibid.). Według LYNCHA i BAUNDRY'EGO (1984) może w tym procesie odgrywać rolę związana z błonami zależna od Ca^{2+} neuronalna proteinaza tiolowa (kalpaina). Do jej substratów mogłyby należeć białka związane z mikrotubulami (microtubule associated proteins, MAP's) oraz dimer fodryny (ibid.). Funkcja tej ostatniej wydaje się polegać na wiązaniu białek transmembranowych do mikrofilamentów aktynowych (ibid.), stąd jej proteoliza mogłaby grać rolę w zmianie kształtu zakończeń postsynaptycznych oraz w modyfikacji rozmieszczenia receptorów dla glutaminianu w błonie postsynaptycznej na skutek ekspozycji zaokludowanych wcześniej receptorów, względnie powstania nowych miejsc dla ich wstawiania (ibid.). Należy zwrócić uwagę, że ze względu na nieodwracalność rozbicia wiązań peptydowych zmiany te są szczególnie trwałe i do ich utrzymania nie jest konieczna dalsza aktywność enzymu.

Wyniki badań sugerują, że kalpaina wpływa na wzrost wiązania glutaminianu jedynie w kresomózgowiu (ibid.), co mogłoby wskazywać na specyficzność tego mechanizmu w procesach tworzenia pamięci deklaratywnej.

Ponadto stwierdzono, że wykryta podczas tworzenia LTP *in vitro* niezależna od Ca^{2+} aktywność kinazy białkowej powstaje w wyniku proteolizy beta PKC przez kalpainę (SUZUKI i współaut. 1992).

ZMIANY W EKSPRESJI GENÓW JAKO PODSTAWA PAMIĘCI DŁUGOTRWAŁEJ

Jak wynika z powyższych rozważań, w wyniku uruchomienia kaskad molekularnych w neuronie podczas zjawisk związanych z tworzeniem pamięci dochodzi prawdopodobnie do zmiany właściwości białek błonowych, a także zmian strukturalnych: reorganizacji cytoskieletu, modyfikacji rozmieszczenia kanałów jonowych i zmian w transporcie komórkowym (OLDS i ALKON 1993, FROEHNER 1993, OTANI i BEN-ARI 1993).

Wysunięto hipotezę (KANDEL i O'DELL 1992), że uruchamiany podczas powstawania LTP wsteczny przekaźnik wpływa również na tworzenie nowych synaps (zmiany anatomiczne). Proponuje się, że osłabienie nieaktywnych połączeń może prowadzić do ich regresji, natomiast wzmocnienie aktywnych — do

ich stabilizacji oraz do wytwarzania całkowicie nowych połączeń synaptycznych przez aktywne aksony (ibid.). Do tak znacznych zmian w metabolizmie neuronu, oprócz modyfikacji w obróbce posttranslacyjnej białek komórkowych, która obejmuje fosforylację, proteolizę (patrz wyżej) czy zmiany w glikozylacji (które zachodzą podczas L-LTP; ANGENSTEIN i współaut. 1992), wydają się konieczne zmiany w syntezie nowych białek. Synteza ta jest niezbędna do powstania L-LTP (p. wyżej; FREY i współaut. 1993, FAZELI i współaut. 1993).

I tak, PKC oraz kinaza białkowa zależna od cAMP fosforyluje białko S6, uczestniczące w wiązaniu mRNA do podjednostki 40S rybosomu i uważane za jej główny składnik (LACHOWICZ 1987). Wyniki doświadczeń sugerują, że niektóre neuroprzekaźniki i inne czynniki podnoszące aktywność cykazy adenylationowej lub obniżające aktywność fosfodiesterazy mogą wywoływać wpływ na funkcje i rozwój obszarów mózgowych właśnie poprzez zmiany w procesie fosforylacji białka rybosomalnego (ibid.). PKC fosforyluje również eukariotyczny czynnik inicjacyjny (eIF-2, ibid.).

Powstające w neuronie wtórne przekaźniki — podobnie jak ma to miejsce, na przykład przy aktywacji komórek w spoczynku do wejścia w cykl komórkowy — mogą przekazywać informację do jądra i powodować tam zmiany w ekspresji genów poprzez fosforylację białek histonowych (PKC i PKA; ibid.), czy bardziej specyficznie — przez aktywację czynników transkrypcyjnych lub wzmożoną ekspresję genów je kodujących (KACZMAREK 1993a, SCHUMAN i LOU 1989, KANDEL i O'DELL 1992).

Stwierdzono, że PKA (PEUNOVA i ENIKOLOPOV 1993) i przypuszczalnie CaMKII (HANSON i SCHULMAN 1992) aktywują przez fosforylację czynnik transkrypcyjny CREB (CAMP responsive elements binding). Wykazano też, że procesom uczenia się (w tym oddziaływaniu glutaminianu podczas LTP; KACZMAREK 1993a) towarzyszy zwiększona synteza czynnika transkrypcyjnego zif/268 (NIKOLAEV i współaut. 1992a, ABRAHAM i współaut. 1991), a także białek z grupy Fos (BIALY i współaut. 1992, NIKOLAEV i współaut. 1991 1992a i b, KACZMAREK 1992 i 1993a i b) i Jun (DEMMER i współaut. 1993), które oddziałują ze sobą, tworząc dimery o aktywności czynnika transkrypcyjnego AP-1 (activatory protein 1, KACZMAREK 1993a). Nie są znane geny efektorowe, których transkrypcję regulują te czynniki transkrypcyjne podczas tworzenia długotrwałego śladu pamięciowego. Możliwe, że należą do nich membranowe glikoproteiny, które mogłyby zmieniać właściwości błon synaptycznych (ibid.).

Wysunięto hipotezę (KACZMAREK 1993a i b), że pobudzanie w neuronach różnych systemów przekaźnictwa wewnątrzkomórkowego na skutek działania różnych neuroprzekaźników mogłoby prowadzić do aktywacji różnych czynników transkrypcyjnych, jednak tylko obecność całego ich zestawu zapewniałaby wydajną ekspresję białek, które mogłyby wpływać na wzrost przekaźnictwa synaptycznego (ibid.), czy nawet powstawanie nowych połączeń. Innymi słowy, aby mogły zajść energochłonne zmiany w neuronie musiałoby według tego modelu dojść do w miarę jednoczesnego wielokrotnego pobudzenia danej komórki (ibid.) przez różnego rodzaju bodźce. Warto zauważyć, że taka konwergencja zachodzi w hipokampie podczas uczenia się deklaratywnego.

Czynniki transkrypcyjne są kodowane przez geny należące do klasy genów wczesnych (immediate-early genes, IEG), wykazujących gwałtowny, przemijają-

cy i niezależny od syntezy białek wzrost ekspresji na skutek działania takich sygnałów, jak czynniki wzrostowe czy neuroprzekazniki (ABRAHAM i współaut. 1991). Oprócz czynników transkrypcyjnych do białek kodowanych przez IEG należy, na przykład tkankowy aktywator plazminogenu (tissue plasminogen activator, tPA), którego wzmoczoną syntezę zaobserwowano podczas tworzenia LTP (QIAN i współaut. 1993). Jako że tPA odgrywa rolę w różnicowaniu morfologicznym, może to mieć związek ze zmianami strukturalnym i związanymi z zależną od aktywności plastycznością synaptyczną (ibid.).

Nie stwierdzono wprawdzie podczas tworzenia LTP wzrostu syntezy neuronalnego czynnika wzrostu (neuronal growth factor, NGF; PATTERSON i współaut. 1992), ale w tych warunkach wzrasta w hipokampie poziom neurotrofin (NT-3) i BDNF (brain derived neurotrophic factor; czynnik neurotroficzny pochodzenia mózgowego; ibid.), wywołujących przypuszczalnie podobny do NGF efekt: wzrost wydzielania neuroprzekazników, zmianę właściwości kanałów sodowych i powstawanie nowych odgałęzień aksonów (ibid.).

UWAGI KOŃCOWE

Tworzenie się bardzo długotrwałego śladu pamięciowego — śladu, który trwa aż do śmierci, zaangażowanych neuronów — ma, jak się przypuszcza, wiele wspólnego z mechanizmami innych długotrwałych zmian w funkcjonowaniu komórek, związanych z cyklem komórkowym czy różnicowaniem (KANDEL i O'DELL 1992, KACZMAREK 1993a). Tak więc, badania nad biochemicznymi podstawami pamięci leżą w centrum zainteresowania biologii molekularnej człowieka.

Badania te pozwolą być może zrozumieć przyczyny utraty pamięci na skutek dysfunkcji neurologicznej (HARISSON i ALGER 1993 stwierdzili, że przepłukiwanie skrawków hipokampa roztworem o wysokim stężeniu K^+ i glutaminianu powoduje cofnięcie się LTP) czy redukcji zdolności poznawczych na skutek ekspozycji na niskie stężenia Pb^{2+} (który blokuje kompletnie powstawanie LTP przy stężeniu 10mM, wykluczono działanie na receptory NMDA; HORI i współaut. 1993). Ujemnie na pamięć może też wpływać kokaina w wysokich stężeniach, obniżając fosforylację synapsyny I przez CaMKII (SMITH i współaut. 1993). W wysokich stężeniach białko beta amyloidu jest inhibitorem PKC, co może być źródłem zmniejszenia zdolności do zapamiętywania w chorobie Alzheimerera (CHAUHAN i współaut. 1991). U pacjentów z tym schorzeniem radykalnie spada też wydzielanie NO (REBECK i współaut. 1993).

Dzięki użyciu modeli komórkowych, do których należy LTP, uda się być może otrzymać związek polepszający zdolności poznawcze, dzięki stwierdzeniu, że polepsza zdolność do tworzenia LTP, tak jak zastosowana przez MILLERA i współpracowników (1992) pochodna 1,2,3-triazolu (MDL 26,479). Takie właściwości wykazują też niektóre steroidy, prawdopodobnie wpływając na transkrypcję IEG (FLOOD i współaut. 1992).

Możliwe, że procesy tworzenia pamięci są podobne do procesów uzależniania się od alkoholu (który działa na receptory NMDA i receptory A dla GABA;

TERENIUS 1991) i narkotyków (ibid.). Dokładne ich poznanie może pomóc w leczeniu tych chorób.

Należy jednak zaznaczyć, że większość wyników doświadczalnych wskazujących na udział określonych procesów w powstawaniu engramów jest uzyskiwanych w eksperymentach wykonywanych na bardzo prostych układach modelowych, stąd omówione powyżej mechanizmy są w przeważającej części hipotetyczne. Trzeba więc być szczególnie ostrożnym w wyciąganiu w tym zakresie daleko idących wniosków. Ludzki mózg to przecież jeden z najbardziej złożonych układów w przyrodzie.

Dziękuję Pani Magister Danucie Gil, Panu Doktorowi Ireneuszowi Florczykowi, Panu Docentowi Doktorowi Habilitowanemu Leszkowi Kaczmarkowi, Doktorom Bogdanowi Lange i Grzegorzowi Węgrzynowi oraz Docentowi Doktorowi Habilitowanemu Andrzejowi Wiśniewskiemu za życzliwość i cierpliwość.

MEMORY AT CELLULAR AND MOLECULAR LEVEL

Summary

Several cellular models of neuronal plasticity are presented and hypothetical pre- and postsynaptic molecular mechanisms of one of them, the widely studied hippocampal long-term potentiation (LTP), are reviewed in detail. LTP seems to act as an AND gate: to be induced, it requires activation of NMDA receptors by synaptically released L-glutamate, concomitant with postsynaptic depolarization. The rise in $[Ca^{2+}]$ in dendritic spine triggers activation of two serine-tyrosine kinases (CaMKII and PKC), a tyrosine kinase and a thiol proteinase (calpain). The maintenance of LTP seems also to involve a transfer of information to the presynaptic terminal by a retrograde messenger.

The induction of the mechanisms discussed apparently causes changes in gene expression at the level of posttranslational modifications (phosphorylation, proteolysis, glycosylation), translation and transcription, and could eventually lead in alterations to properties of synaptic membranes and vesicles, rearrangements of the cytoskeleton, changes in neuronal transport and even to development of new synapses.

Other phenomena similar to hippocampal LTP are thought to be common in the brain and to be responsible for formation of both explicit and implicit memory.

LITERATURA

- ABRAHAM W. C., DRAGUNOW M., TATE W. P., 1991. *The role of immediate early genes in the stabilization of long-term potentiation*. Mol. Neurobiol. 5, 297-314.
- AGRANOFF B. W., KLINGER W., 1964. *Puromycin effect on memory fixation in goldfish*. Science 146, 952-954.
- ALVAREZ-ROYO P., ZOLA-MORGAN S., SQUIRE L. R., 1992. *Impairment of long-term memory and sparing of short-term memory in monkeys with medial temporal lobe lesions: a response to Ringo*. Behav. Brain Res. 52, 1-5.
- ANGENSTEIN F., MATTHIES H., STAECK S., REYMANN K. G., STAAK S., 1992. *The maintenance of hippocampal long-term potentiation is paralleled by a dopamine-dependent increase in glycoprotein fucosylation*. Neurochem. Int. 21, 403-408.
- ARONIADOU V. A., TEYLER T. J., 1992. *Induction of NMDA receptor-independent long-term potentiation (LTP) in visual cortex of adult rats*. Brain Res. 584, 169-73.

- BASHIR Z. I., BORTOLOTTO Z. A., DAVIES C. H., BERRETTA N., IRVING A. J., SEAL A. J., HENLEY J. M., JANE D. E., WATKINS J. C., COLLINGRIDGE G. L., 1993. *Induction of LTP in the hippocampus needs synaptic activation of glutamate metabotropic receptors*. *Nature* 363, 347–50.
- BEAR M. F., KIRKWOOD A., 1993. *Neocortical long-term potentiation*. *Curr. Opin. Neurobiol.* 3, 197–202.
- BEN-ARI Y., ANIKSZTEJN L., BREGESTOVSKI P., 1992 Sep. *Protein kinase C modulation of NMDA currents: an important link for LTP induction*. *Trends Neurosci.* 15, 333–339.
- BIALY M., NIKOLAEV E., BECK J., KACZMAREK L., 1992. *Delayed c-fos expression in sensory cortex following sexual learning in male rats*. *Brain Res. Mol. Brain Res.* 14, 352–356.
- BLISS T. V. P., LOMO T. J., 1973. *Long lasting-potentiation of synaptic transmission in the dentate area of the anaesthetized rabbit following stimulation of the perforant path*. *J. Physiol. (London)* 232, 331–358.
- BROWN T. H., CHAPMAN P. F., KAIRISS E. W., KEENAN C. L., 1988. *Long-term synaptic potentiation*. *Science* 242, 724–728.
- BURGOYNE R. D., 1989. *A role for membrane inserted protein kinase C in celllural memory?* *TIBS* 14, 87–89.
- CHABRIER P. E., DEMERLE-PALLARDY C., BRAQUET P., 1992. *Potential physiological and pathophysiological roles of nitric oxide in the brain*. *Patol. Fiziol. Eksp. Ter.* 4, 31–33.
- CHAUHAN A., CHAUHAN V. P., BROCKERHOFF H., WISNIEWSKI H. M., 1991. *Action of amyloid beta-protein on protein kinase C activity*. *Life Sci.* 49, 1555–1562.
- COLLEY P. A., ROTTENBERG A., 1993. *Long-term potentiation as synaptic dialogue*. *Brain Res. Brain Res. Rev.* 18, 115–122.
- COLLINGRIDGE G. L., RANDALL A. D., DAVIES C. H., ALFORD S., 1992. *The synaptic activation of NMDA receptors and Ca²⁺ signalling in neurons*. *Ciba Found Symp.* 164, 162–171.
- CRICK F., 1984. *Memory and molecular turnover*. *Nature* 312, 101.
- DAW N. W., STEIN P. S., FOX K., 1993. *The role of NMDA receptors in information processing*. *Annu. Rev. Neurosci.* 16, 207–222.
- DEMMEER J., DRAGUNOW M., LAWLOR P. A., MASON S. E., LEAH J. D., ABRAHAM W. C., TATE W. P., 1993. *Differential expression of immediate early genes after hippocampal long-term potentiation in awake rats*. *Brain Res. Mol. Brain Res.* 17, 279–286.
- DENNY J.B., POLAN-CURTAIN J., GHUMAN A., WAYNER M.J., ARMSTRONG D.L., 1990. *Calpain inhibitors block long-term potentiation*. *Brain Res.* 534, 317–320
- DESIMONE R., 1992. *The physiology of memory: recordings of things past*. *Science* 258, 245–246.
- DUDEK S. M., BEAR M. F., 1992. *Homosynaptic long-term depression in area CA1 of hippocampus and effects of N-methyl-D-aspartate receptor blockade*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89, 4363–4367.
- ESPOSITO E., PULVIRENTI L., 1992. *Physiological significance of long-term potentiation*. *Funct. Neurol.* 7, 243–247.
- FAZELI M. S., CORBET J., DUNN M. J., DOLPHIN A. C., BLISS T. V., 1993. *Changes in protein synthesis accompanying long-term potentiation in the dentate gyrus in vivo*. *J. Neurosci.* 13, 1346–1353.
- FLEXNER J. B., FLEXNER L. B., STELLAR E., 1963. *Memory in mice affected by Intraneural Puromycin*. *Science* 141, 57–59.
- FLOOD J. F., MORLEY J. E., ROBERTS E., 1992. *Memory-enhancing effects in male mice of pregnenolone and steroids metabolically derived from it*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89, 1567–1571.
- FREY U., HUANG Y. Y., KANDEL E. R., 1993. *Effects of cAMP simulate a late stage of LTP in hippocampal CA1 neurons*. *Science* 260, 1661–1664.
- FROEHNER S. C., 1993. *Regulation of ion channel distribution at synapses*. *Annu. Rev. Neurosci.* 16, 347–348.
- GEAN P. W., CHANG F. C., HUNG C. R., 1993. *Use-dependent modification of a slow NMDA receptor-mediated synaptic potential in rat amygdalar slices*. *J. Neurosci. Res.* 34, 635–341.
- GRANT S. G. N., O'DELL T. J., KARL K. A., STEIN P. L., SORIANO P., KANDEL E. R., 1992. *Impaired Long-term Potentiation Spatial Learning and Hippocampal Development in fyn Mutant Mice*. *Science* 258, 1903–1910.
- HANSON P. I., SCHULMAN H., 1992. *Neuronal Ca²⁺/calmodulin-dependent protein kinases*. *Annu. Rev. Biochem.* 61, 559–601.
- HARRISON C. M., ALGER B. E., 1993. *Perfusion with high potassium plus glutamate can cause LTP erasure or persistent loss of neuronal responsiveness in the CA1 region of the hippocampal slice*. *Brain Res.* 602, 175–179.
- HEBB D. O., 1949. *The organization and behavior*. Wiley New York str. 62 (cyt. za BROWN 1 wspólaut. 1988).

- HORI N., BUSSELBERG D., MATTHEWS M. R., PARSONS P. J., CARPENTER D. O. 1993. *Lead blocks LTP by an action not at NMDA receptors*. *Exp. Neurol.* 119, 192-197.
- IZUMI Y., CLIFFORD D. B., ZORUMSKI C. F., 1992. *Norepinephrine reverses N-methyl-D-aspartate-mediated inhibition of long-term potentiation in rat hippocampal slices*. *Neurosci. Lett.* 142, 163-166.
- KACZMAREK L., 1992. *Expression of c-fos and other genes encoding transcription factors in long-term potentiation*. *Behav. Neural. Biol.* 57, 263-266.
- KACZMAREK L., 1993a. *Glutamate receptor-driven gene expression in learning*. *Acta Neurobiol. Exp.* 53, 187-196.
- KACZMAREK L., 1993b. *Molecular biology of vertebrate learning: is c-fos a new beginning?* *J. Neurosci. Res.* 34, 377-381.
- KANDEL E. R., HAWKINS R. D., 1992 Sep. *The biological basis of learning and individuality*. *Sci. Am.* 267, 78-89.
- KANDEL E. R., O'DELL T. J., 1992. *Are Adult Learning Mechanisms Also Used for Development?* *Science* 258, 242-245.
- KANDEL E. R., TAUC L., 1963. *J. Physiol. (Paris)* 55, 271-283 (cyt. za KANDEL i HAWKINS 1992).
- KANTER E. D., HABERLY L. B., 1993. *Associative long-term potentiation in piriform cortex slices requires GABAA blockade*. *J. Neurosci.* 13, 2477-2482.
- KATSUKI H., SAITO H., SATOH M., 1992. *The involvement of muscarinic beta-adrenergic and metabotropic glutamate receptors in long-term potentiation in the fimbria-CA3 pathway of the hippocampus*. *Neurosci. Lett.* 142, 249-252.
- KREBS M. O., 1992. *Acides amines excitateurs une nouvelle classe de neurotransmetteurs*. *Pharmacologie et proprietes fonctionnelles*. *Encephale* 18, 271-279.
- LACHOWICZ L., 1987. *Kinazy biakowe mzgowiea aktywowane przez cAMP*. *Post. Bioch.* 33, 277-294.
- LEAHY J. C., LUO Y., KENT C. S., MEIRI K. F., VALLANO M. L., 1993. *Demonstration of presynaptic protein kinase C activation following long-term potentiation in rat hippocampal slices*. *Neuroscience* 52, 563-574.
- LIAO D., JONES A., MALINOW R., 1992. *Direct measurement of quantal changes underlying long-term potentiation in CA1 hippocampus*. *Neuron* 9, 1089-1097.
- LYNCH G., BAUDRY M., 1984. *The biochemistry of memory: a new and specific hypothesis*. *Science* 224, 1057-1063.
- LYNCH G., MULLER D., SEUBERT P., LARSON J., 1988. *Long-term potentiation: persisting problems and recent results*. *Brain Res. Bull.* 21, 363-372.
- LYNCH M. A., VOSS K. L., 1991. *Presynaptic changes in long-term potentiation: elevated synaptosomal calcium concentration and basal phosphoinositide turnover in dentate gyrus*. *J. Neurochem.* 56, 113-118.
- MALENKA R. C., KAUER J. A., PERKEL D. J., MAUK M. D., KELLY P. T., NICOLL R. A., WAXHAM M. N., 1989. *An essential role for postsynaptic calmodulin and protein kinase in long-term potentiation*. *Nature* 340, 554-556.
- MALGAROLI A., MALINOW R., SCHULMAN H., TSIEN R. W., 1992. *Persistent signalling and changes in presynaptic function in long-term potentiation*. *Ciba Found Symp.* 164, 176-191.
- MILLER J. A., DUDLEY M. W., KEHNE J. H., SORENSEN S. M., KANE J. M., 1992. *MDL 26, 479: a potential cognition enhancer with benzodiazepine inverse agonist-like properties*. *Br. J. Pharmacol.* 107, 78-86.
- MILNER B., CORKIN S., TEUBER H. L., 1968. *Further analysis of the hippocampal amnesia syndrome: 14-year followup study of H. M.* *Neuropsychologia* 6, 215-222.
- MOTT D. D., LEWIS D. V., 1992. *GABAB receptors mediate disinhibition and facilitate long-term potentiation in the dentate gyrus*. *Epilepsy. Res. Suppl.* 7, 119-134.
- MULLER W., PETROZZINO J. J., GRIFFITH L. C., DANHO W., CONNOR J. A., 1992. *Specific involvement of Ca²⁺-calmodulin kinase II in cholinergic modulation of neuronal responsiveness*. *J. Neurophysiol.* 68, 2264-2269.
- MUSLEH W. Y., SHAHI K., BAUDRY M., 1993. *Further studies concerning the role of nitric oxide in LTP induction and maintenance*. *Synapse* 13, 370-375.
- NIKOLAEV E., TISCHMEYER W., KRUG M., MATTHIES H., KACZMAREK L., 1991. *c-fos Protooncogene expression in rat hippocampus and entorhinal cortex following tetanic stimulation of the perforant path*. *Brain Res.* 560, 346-349.
- NIKOLAEV E., KAMINSKA B., TISCHMEYER W., MATTHIES H., KACZMAREK L., 1992a. *Induction of expression of genes encoding transcription factors in the rat brain elicited by behavioral training*. *Brain Res. Bull.* 28, 479-484.

- NIKOLAEV E., WERKA T., KACZMAREK L., 1992b. *c-fos Protooncogene expression in rat brain after long-term training of two-way active avoidance reaction*. Behav. Brain Res. 48, 91–94.
- O'DELL T. J., HAWKINS R. D., KANDEL E. R., ARANCIO O., 1991a. *Tests of the roles of two diffusible substances in long-term potentiation: evidence for nitric oxide as a possible early retrograde messenger*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 88, 11285–11289.
- O'DELL T. J., KANDEL E. R., GRANT S. G. N., 1991b. *Long-term potentiation in the hippocampus is blocked by tyrosine kinase inhibitors*. Nature 353, 558–560.
- OLDS J. L., ALKON D. L., 1991. *A role for protein kinase C in associative learning*. New Biol. 3, 27–35.
- OLDS J. L., ALKON D. L., 1993. *Protein kinase C: a nexus in the biochemical events that underline associative learning*. Acta Neurobiol. Exp. 53, 199–207.
- OTANI S., BEN-ARI Y., 1993. *Biochemical correlates of long-term potentiation in hippocampal synapses*. Int. Rev. Neurobiol. 35, 1–41.
- PARFITT K. D., HOFFER B. J., BROWNING M. D., 1991. *Norepinephrine and isoproterenol increase the phosphorylation of synapsin I and synapsin II in dentate slices of young but not aged Fisher 344 rats*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 88, 2361–2365.
- PATTERSON S. L., GROVER L. M., SCHWARTZKROIN P. A., BOTHWELL M., 1992. *Neurotrophin expression in rat hippocampal slices: a stimulus paradigm inducing LTP in CA1 evokes increases in BDNF and NT-3 mRNAs*. Neuron 9, 1081–1088.
- PEUNOVA N., ENIKOLOPOV G., 1993. *Amplification of calcium-induced gene transcription by nitric oxide in neuronal cells*. Nature 364, 450–453.
- PÖPPEL E., (1989) *Granice świadomości*. PIW Warszawa str. 97–106 (przek. z niem.).
- QIAN Z., GILBERT M. E., COLICOS M. A., KANDEL E. R., KUHL D., 1993. *Tissue-plasminogen activator is induced as an immediate-early gene during seizure kindling and long-term potentiation*. Nature 361, 453–457.
- RAYMOND L. A., BLACKSTONE C. D., HUGANIR R. L., 1993. *Phosphorylation and modulation of recombinant GluR6 glutamate receptors by cAMP-dependent protein kinase*. Nature 361, 637–641.
- REBECK G. W., MARZLOFF K., HYMAN B. T., 1993. *The pattern of NADPH-iphorase staining a marker of nitric oxide synthase activity is altered in the perforant pathway terminal zone in Alzheimer's disease*. Neurosci. Lett. 152, 165–168.
- ROMAN F. S., CHAILLAN F. A., SOUMIREU-MOURAT B., 1993. *Long-term potentiation in rat piriform cortex following discrimination learning*. Brain Res. 601, 265–272.
- SCHULMAN H., LOU L. L., 1989. *Multifunctional Ca²⁺/calmodulin-dependent protein kinase: domain structure and regulation*. TIBS 14, 62–66.
- SCHUMAN E. M., MADISON D. V., 1991. *A requirement for the intercellular messenger nitric oxide in long-term potentiation*. Science 254, 1503–1506.
- SHINDOU T., WATANABE S., YAMAMOTO K., NAKANISHI H., 1993. *NMDA receptor-dependent formation of long-term potentiation in the rat medial amygdala neuron in an in vitro slice preparation*. Brain Res. Bull. 31, 667–672.
- SHORS T. J., THOMPSON R. F., 1992. *Acute stress impairs (or induces) synaptic long-term potentiation (LTP) but does not affect paired-pulse facilitation in the stratum radiatum of rat hippocampus*. Synapse 11, 262–265.
- SILVA A. J., PAYLOR R., WEHNER J. M., TONEGAWA S., 1992a. *Impaired spatial learning in α -calcium-calmodulin kinase II mutant mice*. Science 257, 206–211.
- SILVA A. J., STEVENS C. F., TONEGAWA S., WANG Y., 1992b. *Deficient hippocampal long-term potentiation in α -calcium-calmodulin kinase II mutant mice*. Science 257, 201–205.
- SMITH D. A., BROWNING M., DUNWIDDIE T. V., 1993. *Cocaine inhibits hippocampal long-term potentiation*. Brain Res. 608, 259–265.
- STEVENS C. F., WANG Y., 1993. *Reversal of long-term potentiation by inhibitors of haem oxygenase*. Nature 364, 147–149.
- SUZUKI T., OKUMURA-NOJI K., OGURA A., TANAKA R., NAKAMURA K., KUDO Y., 1992. *Calpain may produce a Ca²⁺ independent form of kinase C in long-term potentiation*. Biochem. Biophys. Res. Commun. 189, 1515–1520.
- SUZUKI W. A., ZOLA-MORGAN S., SQUIRE L. R., AMARAL D. G., 1993. *Lesions of the perirhinal and parahippocampal cortices in the monkey produce long-lasting memory impairment in the visual and tactual modalities*. J. Neurosci. 13, 2430–2451.
- TERENIUS L., 1991. *Molekylär neurobiologisk forskning i kampen mot missbruk*. Lakartidningen 88, 2526–2530.
- TOCCO G., MAREN S., SHORS T. J., BAUDRY M., THOMPSON R. F., 1992. *Long-term potentiation is associated with increased [3H]AMPA binding in rat hippocampus*. Brain Res. 573, 228–234.

- TRACZYK Z., 1992. *Fizjologia człowieka w zarysie*. PZWL Warszawa str. 169–170.
- WANG L. Y., TAVERNA F. A., HUANG X. P., MACDONALD J. F., HAMPSON D. R., 1993. *Phosphorylation and modulation of a kainate receptor (GluR6) by cAMP-dependent protein kinase*. Science 259, 1173–1175.
- ZHUO M., SMALL S. A., KANDEL E. R., HAWKINS R. D., 1993. *Nitric oxide and carbon monoxide produce activity-dependent long-term synaptic enhancement in hippocampus*. Science 260, 1946–1950.
- ŻYDOWO M., 1968. *Poglądy na biochemiczną istotę pamięci i uczenia się*. Psychiatri. Pol. 2, 449–456.

ROMAN KARCZMARCZUK

Sienkiewicza 92 m. 8,
50-349 Wrocław

KUKURYDZA — PRASTARE ZBOŻE INDIAN

Najczęściej przyjmuje się, że w skład rodzaju *Zea* L. wchodzi tylko jeden gatunek — kukurydza zwyczajna (*Zea mays* L.), jednoroczna roślina zielna, która wywodzi się z Mezoameryki i należy do rodziny traw (*Poaceae*, dawniej *Gramineae*). Źródłosłów nazwy zaczerpnięto z języka hiszpańskiego — maiz (w języku caribe — mahis, w języku portugalskim — milho). W Ameryce Łacińskiej istnieje wiele różnych terminów miejscowych, na przykład w północnej Argentynie i Paragwaju — abati (w języku guarani), w Chile — hua lub gua (mapuche), w Peru i Boliwii — sara (keczua), a w Meksyku — cuatequill (w języku azteckim, SKOCZEK 1979). We Francji i Anglii określano ją dawniej jako zboże hiszpańskie, rzymskie lub tureckie, we Włoszech — grano turco, w Turcji — zboże egipskie, zaś w Egipcie syryjską durra, czyli sorgo. Używana w Polsce i w kilku innych krajach nazwa kukurydza (kukuruz) została zapożyczona z języka tureckiego, a rumuńska — porumb oznacza również gołębia i wiąże się z Krzysztofem Kolumbem, Colombo — po włosku gołąb (KOSTROWICKI 1973).

Jej sztywne źdźbło o grubości 3–5 cm osiąga wysokość 3 m, a korzenie wiązkowe, których ogólną długość szacuje się na 12 km, tkwią przede wszystkim w górnej warstwie gleby, ale niekiedy ograniczona ich liczba może docierać nawet do głębokości kilku metrów. Blaszki liściowe dochodzą do 120 cm długości, od 40 do 120 mm szerokości i wykazują nieznaczne bruzdkowanie. W jednym cm² liścia stwierdzono około 17 tysięcy szparek, a na powierzchni całej rośliny jest ich średnio 100 milionów (CHOCHŁACZOW 1989).

Kolejną cechą omawianego taksonu są kwiaty rozdzielнопłciowe rozlokowane na tej samej roślinie, lecz zebrane osobno: męskie w oddzielnych wiechach szczytowych, a żeńskie w kwiatostanach kolboksztaltnych (tzw. kolbach) rozmieszczonych wzdłuż pędów. Czasem jednak kwiaty męskie mogą występować w „kolbach”, zaś żeńskie w wiechach.

Kukurydza należy do roślin obcocyfnych i jest zapylana przez wiatr. Kwitnienie wiechy następuje kilka dni przed ukazaniem się znamion i takie zjawisko, polegające na wcześniejszym dojrzewaniu pręcików, nazywany protandrią (greckie protos — pierwszy i aner, dp. andros — mężczyzna). Niekiedy mamy do czynienia z protogynią (proto i gyne — kobieta), to znaczy że wcześniej dojrzewają znamiona. Po zapłodnieniu zaczynają powstawać w kolbie ziarniaki, których wielkość i ciężar wykazują pewną zmienność, ale znacznie mniejszą aniżeli między różnymi formami.

Zboże Indian charakteryzuje się ponadto wysokim stopniem wykorzystywania energii słonecznej; w czasie optymalnego wzrostu dochodzi do 7,3%. Oprócz tego ma spośród traw najwyższy dobowy przyrost suchej masy (na jedną roślinę wypada 18,3 g). Nie znosi gleb kwaśnych i zasolonych, a kielkuje wówczas, gdy podłoże jest nagrzane do temperatury 10^o–12^oC. Chłody wiosenne, podczas których temperatura nie spada poniżej 0^oC powodują zahamowanie wzrostu i uszkodzenie membran komórkowych. Jeżeli utrzymują się przez dłuższy czas to rośliny mogą zginąć. Natomiast pojawiające się wiosną przymrozki niszczą zupełnie liście rosnące nad powierzchnią ziemi. Niemniej jednak rośliny mogą odbić, bo stożki wzrostu są poniżej poziomu gruntu. Przymrozki jesienne unicestwiają tkanki wegetatywne i niszczą całkowicie rośliny, a mrozy jesienne mogą nawet zniweczyć kiełkowanie, jeżeli przyjdą wówczas, gdy zarodki zawierają jeszcze sporo wody.

Szczególnie intensywnie rośnie w lecie, gdy ciepłota nie spada poniżej 16^oC. Zawiera pokażne ilości chlorofilu — około 1000 mg %, a barwniki antocyjanowe mogą występować w kwiatostanach i pochwach liściowych. Na uwagę zasługuje też wysoka ilość węglowodanów rozpuszczalnych, dochodząca do 23%, w tym około 9% cukrów redukujących, co zwiększa wydatnie smakowitość roślin. Największe stężenie celulozy (węglowodanu strukturalnego) stwierdzono w łodygach (35%), podczas gdy w liściach nie przekracza ono 29%, a w kwiatostanach męskich 22% (*Trawy polskie* 1982).

Ustalenie pochodzenia kukurydzy jest niezwykle trudne, bo dotychczas nie znaleziono protoplastów dzisiejszych form. Według poglądów niektórych badaczy amerykańskich mogła powstać jako mutant z nie istniejącej już formy o ziarnie oplewionym i kruchej osi „kolby”, a rodzaje *Zea*, *Euchlaena* i *Tripsacum* wywodzą się od wspólnego przodka. Były też przypuszczenia zakładające, że kukurydza pochodzi od dzikiej formy oplewionej (var. *tunicata*). Jednak najprawdopodobniej jej bezpośrednim przodkiem była dzika trawa teosinte (*Euchlaena mexicana*) występująca w Meksyku, Gwatemali i Hondurasie. W przeciwieństwie do kukurydzy posiada kilka łodyg, które wyrastają u podstawy, a trójkątne ziarno tworzy się w pojedynczych rzędach — żeńskich kłosach. W czasach prekolumbijskich ziarna teosinte mielono na żarnach lub podgrzewano przed spożyciem, bo pękały one tak, jak obecny popcorn (ssp. *everta*). Uczony amerykański, W. C. Galinat, badał kopalne „kolby” meksykańskiej kukurydzy i doszedł do wniosku, że są one klasycznym przykładem stopniowej ewolucji od teosinte do kukurydzy. Zadziwiająca jest również etymologia wyrazu „teosinte” wywodząca się od azteckiego słowa „teocentli” boski kłos kukurydzy. Poza tym teosinte jest znane w Meksyku jako „madre de maíz” — matka kukurydzy (SULEWSKA 1985).

Warto jeszcze przypomnieć o pracach studenta uniwersytetu w Guadalajara (Meksyk), Rafaela Guzmana, który odkrył w 1978 roku jeszcze jedną dziką formę kukurydzy *Zea diploperennis*. Zawiera geny odporności na wiele różnych chorób wirusowych, będących zmorą plantacji w Stanach Zjednoczonych Ameryki Północnej. Jest obecnie używana do krzyżówek z kukurydzą jednoroczną i są prowadzone eksperymenty zmierzające do wyhodowania kukurydzy wieloletniej (RAVEN i współaut. 1992)

Jakkolwiek dziś już nikt nie kwestionuje pochodzenia prezentowanego zboża z kontynentu amerykańskiego, to jednak jeszcze w niedalekiej przeszłości nie-

którzy poważni autorzy wyrażali przypuszczenie, że jego ojczyzną może być również Azja. Należy do nich między innymi badacz amerykański, E. Anderson, który znalazł w Asamie (Indie) kukurydzę o drobnych kolbach. Wysuwano też wprost niewiarygodne tezy o powstaniu kukurydzy w Azji lub w Afryce przez skrzyżowanie sorga z trawą indyjską — łzawicą ogrodową (*Coix lacryma jobi*). Inni, jak na przykład M. Jeffreys, usiłowali dowieść, że uprawiano ją w Afryce Południowej już w XIV wieku. Powoływano się przy tym na znalezione zapiski w starych kronikach portugalskich. Zasluga Arabów miało być jej wprowadzenie na wschodnie wybrzeże Afryki jeszcze przed wyprawą Krzysztofa Kolumba do Ameryki, skąd dotarła do Kraju Przyładkowego (NOWIŃSKI 1970).

Również współczesny biolog indyjski, D. Ashraf, sądzi, że na długo przed epoką wielkich odkryć geograficznych istniały kontakty między ludnością Ameryki Południowej a Indianami. Na niektórych rzeźbach indyjskich ze stuleci VIII–X są podobizny ananasa i kukurydzy. Na sesji naukowej w Delhi poinformował o zebranych o znalezieniu w Asamie jednego z najstarszych gatunków kukurydzy wieku epoki kamienia (CHOCHŁACZOW 1989).

Analizując wyniki poszukiwań archeologicznych oraz innych prac stwierdzono, że za centrum domestykacji kukurydzy można uważać obszar dzisiejszego Meksyku i południowo-zachodniej części USA, a ośrodek wtórny znajdował się w Peru. Na podstawie pomiarów radioaktywności dobrze zachowanych kolb odkrytych w Meksyku określono ich wiek na około 4500 lat, zaś z podobnych wykopalisk w Peru wydzielono egzemplarze liczące w przybliżeniu 2600 lat. Dalsze znaleziska meksykańskie, dotyczące pyłku kwiatowego kukurydzy sprzed 60 tysięcy lat, posłużyły za dowód, że jej uprawa nie została tam wprowadzona z form dzikich (*Nutzpflanzen der Tropen und Subtropen* 1984). Prawdopodobnie udomowiono ją siedem tysięcy lat temu. Wskazują na to skamieniałe kolby odkryte w „Grocie Nietoperzowej” (Bat Cave) w Nowym Meksyku. Osiągają zaledwie 2 cm długości i mają bardzo małe ziarna. W przeciwieństwie do dzisiejszej kukurydzy kłos z kwiatami męskimi występował na szczycie kolby (HÖST 1978).

Bardzo wartościowe były również badania prowadzone w dolinie Tehuacán w Meksyku. Natrafiono tam na wiele osiedli przedhistorycznych z różnych epok, dzięki którym udało się prześledzić ewolucję kultur. Analiza znalezionych szczątków pozwoliła wysnuć wniosek, że uprawa kukurydzy rozpoczęła się na tym obszarze około 5 tysięcy lat p.n.e., a w okresach późniejszych dokonywał się przy współudziale człowieka jej rozwój od form prymitywnych do coraz bardziej doskonałych. Jest rzeczą znaną, iż najeźdźcy hiszpańscy zastali w Meksyku i w Peru wiele ras kukurydzy nie tylko podobnych do obecnych, lecz również pierwotnych, uprawianych już w ostatnim tysiącleciu p.n.e., tak zwanych Nal-Tel i Chapalote o połowie ziarn w kolbie barwy brunatnej, połowie zaś pomarańczowej. Ten typ rozpowszechnił się najbardziej w Ameryce przyczyniając się walcie do szybkiego rozwoju rolnictwa na tych ogromnych obszarach (NOWIŃSKI 1970).

Od najdawniejszych czasów człowiek starał się wybierać najlepszy materiał siewny i w ten sposób dokonywał pewnej selekcji. Tak powstały między innymi odmiany o grubym ziarnie i wielkich kolbach. Wiązało się to często z różnymi obrzędami religijnymi. Po dojrzaniu nasion kukurydzy Indianie wychodzili

w pole, aby znaleźć największe żółte kolby symbolizujące „ojca” i białe uosabiające „matkę”. Zawiazywali je parami i kładli do koszyków na „łoże małżeńskie”. Swoją rolę w pracy selekcyjnej miały również kobiety, wybierały lepsze kolby nazywane „dziećmi” i czekały w domach na przyście mężczyzn z „rodzicami”. Następnie wszystkie kolby rozmieszczano na tacach tak, aby wierzchołkiem były zwrócone na wschód i rozpoczynano tańce oraz śpiewy rytualne. Przy końcu uroczystości kolby obsypywano mąką ofiarną i wynoszono jako materiał siewny na miejsce przechowywania (CHOCHŁACZOW 1989).

W dniu święta bogini kukurydzy, Chicome Coutal, dziewice przynosiły jej w darze siedem kolb przeznaczonych następnie do siewu. Jest rzeczą oczywistą, że dla tak wzniosłego celu wybierano najdorodniejsze okazy przyczyniając się tym samym do otrzymywania najlepszego materiału siewnego. W ciągu kilkuset lat tych poczynań osiągnięto ogromne sukcesy hodowlane (SULEWSKA 1985).

Jeszcze przed pojawieniem się Europejczyków, w Ameryce wytworzono setki odmian o kolbach różnych rozmiarów i barw. Niektóre ze względu na swe właściwości budzą podziw i w naszych czasach. Wystarczy wspomnieć o odmianie „Cuzco” posiadającej tak wielkie ziarna, że w jednym kilogramie mieściło się zaledwie 1000 sztuk! Dotychczas nie udało się nikomu osiągnąć podobnego sukcesu, a dowodem powodzenia są jedynie okazy muzealne w Meksyku (CHOCHŁACZOW 1989).

Wśród aborygenów Ameryki istnieje wiele legend odnoszących się do pochodzenia kukurydzy. Jedną z nich głosi, że czternastoletni Indianin Dakota w czasie swego obrzędowego postu ujrzał wystrojonego młodzieńca, który wyzwiał go na pojedynek. Chłopiec odniósł zwycięstwo i zagrzebał przeciwnika w ziemi, a podczas snu otrzymał rozkaz, aby milczeć o tym wydarzeniu. Na miejscu stoczonej walki wyrosła roślina o liściach przypominających pióra, z dekoracyjną wiechą i złotą kolbą. Indianie Taulipang z Gujany wierzą, że kukurydza przysłała do nich z nieba, z domu papug, który odwiedził pewien heros kulturowy. Zabrał ziarno i ukrył w ustach, a następnie ofiarował szczepowi Taulipang. Można jeszcze zaznaczyć, iż Indianie znad Wielkich Jezior są przekonani, że pewnego razu siły manito wcieliły się w postać uroczej niewiasty, z której śladów szlachtetnych stóp wyrosła kukurydza (LIPS 1971).

Sporo informacji o obyczajach Majów można zaczerpnąć z ich kroniki Popol Vuh przetłumaczonej w XVII wieku przez hiszpańskiego misjonarza z języka quiche na język hiszpański. Jest w niej mowa o tym, jak Wielki Ojciec i Wielka Matka tworząc świat próbowali najpierw ulepić człowieka z gliny, a później z drewna, ale wszelkie wysiłki były daremne. W ostateczności uformowali czterech mężczyzn i cztery kobiety ze zmielonych ziaren kukurydzy, dając w ten sposób początek rodzajowi ludzkiemu. Spośród licznych bogów meksykańskich szczególne znaczenie miał Chinteotl, którego imię powstało z miejscowej nazwy kukurydzy. Stanowił on jakby męskie uosobienie tej najważniejszej rośliny uprawnej. Natomiast Aztekowie utrzymywali, że Bóg Xochipilli po stworzeniu pierwszej kobiety zaopatrzył ją w ziarna kukurydzy celem nakarmienia wszystkich ludzkich pokoleń. O boskiej czci oddawanej temu zbożu świadczy również fakt, że w czasie trzęsienia ziemi Indianie padali na kolana przed półmiskiem ze złotymi ziarnami i prosili kukurydzę, aby nie bała się i nie opuszczała swych gospodarzy. Uwieczniano ją często w postaci rytów i malowideł na skałach,

urnach i sprzęcie domowym. Mistrzowsko wykonane jej wizerunki zdobiły świątynie i postumenty bóstw. W jednej z sal Muzeum Antropologicznego w Meksyku, poświęconej historii i sztuce miasta bogów — Teotihuacán, widnieje posąg bogini wody pitnej — Chalchiuhtli, dla której uczczenia zbudowano główną świątynię miasta. Dzierży ona w dłoniach kolby kukurydzy. Można jeszcze dodać, że aztecka bogini rolnictwa była również przedstawiana z dwiema kolbami w lewej ręce i z naczyniem w prawej (CHOCHŁACZOW 1989).

Wszystkie czynności związane z uprawą podlegały ceremoniom rytualnym. Modlono się do nasion, gleby i żywiolów. „Słuchaj siostrze — zwracano się do nasienia kukurydzy — nie zapomnij, że jesteś naszą żywicielką, a ty dostojna glebo, której powierzamy naszą siostrę, utrzymującą nas przy życiu, uważaj byś nie uczyniła jej krzywdy”. Zanoszono modły podczas wegetacji roślin a bogom ofiarowywano dary ze świec, wonnej żywicy oraz indyków. Spożywanie pierwszych ziaren łączono z podziękowaniem „bardzo staremu” bogu ognia Xiuhtecutli, czczonego od epoki łowieckiej (BĄTY 1962).

Gdy dawni mieszkańcy Ameryki grzebali swych wodzów, pamiętali również o dostarczeniu im na miejsce wiecznego spoczynku naczyń z poświęconą kukurydzą, zaś Indianie z półwyspu Jukatan odcinając nowo narodzonemu dziecku pępowinę postępowali tak, aby krople krwi spadły na kolbę kukurydzy, gdyż wierzono, że jest to gwarancja długiego i szczęśliwego życia oraz zapowiedź obfitego urodzaju. Z początkiem XVII wieku odkryto w Peru rękopis indiańskiego kronikarza, Guaman Poma de Ayala (1585–1613), odzwierciedlający historię imperium Inków „od czasów rajskich do zawojowania przez Hiszpanów”. Dokument ten wkrótce zaginął i dopiero w 1908 roku odnaleziono go w jednym z kopenhaskich archiwów. Zawiera szczegółowe informacje o sposobach uprawy kukurydzy, a ponadto daje pojęcie o jej znaczeniu, skoro monarcha własnoręcznie rozkopywał ziemię, sadił nasiona rozpoczynając tym samym początek prac polowych. W krajach przedkolumbijskiej Ameryki istniały różne odmiany tego zboża, na przykład Majowie uprawiali formy z wielką kolbą o nazwie „starucha” dojrzewające po sześciu miesiącach, małe, tak zwane „dziewczynki”, zbierali już po trzech i odmiany określane jako „pieśń koguta” — gotowe do zbioru po 60 dniach (CHOCHŁACZOW 1989).

Szczególnie wyraziście zaznaczył się wpływ kukurydzy na kulturę i obyczaje Indian Pueblo z części południowej stanu Utah oraz z Kolorado, Arizony i Nowego Meksyku. Oseski są tam błogosławione mączką kukurydzianą, a w czasie sakralnych obrzędów płodności maski z kukurydzy zdobią obowiązkowo twarze Indian. Natomiast wznoszone ołtarze są dekorowane pędami i kolbami kukurydzy. Boginią kukurydzy w Meksyku jest Xilonen, opiekująca się nią przez cały okres trwania rozwoju. Jej święto obchodzą uroczystości w lipcu, kiedy to odbywają się wspaniałe tańce, śpiewy i zabawy. W tym samym miesiącu czczono w Peru bóstwo Tocori, czuwające nad urządzeniami sztucznego nawadniania. Składano mu w ofierze tysiąc świnek morskich zebranych ze wszystkich prowincji państwa Inków, aby zapewnić sobie przychylność siły mrozu, powietrza, wody i słońca. Do największych uroczystości rozpowszechnionych wśród Indian Ameryki Północnej należy święto dojrzewającej kukurydzy. Jest to czas pojednania, przebaczenia i wyzbycia się wrogości. Cały program tego fascynującego i uroczajnego widowiska trwa osiem dni. Najpierw należy doprowadzić do wzoro-

wego porządku miejsce kultu, a następnie przygotowuje się oszalałający „czarny napój” z bielunia i rozpala archaicznym sposobem święty ogień pośrodku czterech polan symbolizujących strony świata. Z kolei odbywa się pozorowany taniec indyków, po czym czterej mężczyźni i cztery kobiety odprawiają obrzędowe płasy ryb głowaczy. Później Indianie nacierają swe ciała popiołem ze świętego ognia, dokonują ablucji w rzece i powracają na plac centralny. Po przyrządzeniu młodej kukurydzy rozcierają ziarna i smarują nimi twarz oraz piersi. W trzecim dniu tylko mężczyźni mogą przebywać w miejscu obrzędów, a w dniu następnym kobiety czczą swoje ogniska domowe płomieniem świętego ognia i powtarzają czynności oczyszczenia. Mężczyźni przygotowują papkę z kredy, a cztery dziewczynki pastę z popiołu spalonych kolb kukurydzy i z pędów jodłowych. Są to leki uważane za niezbędne dla spotęgowania płodności (LIPS 1971).

Młoda soczysta kukurydza stanowi największy przysmak Indian. Jedzą ją z namaszczeniem składając przy tym hołd i ofiary Wielkiemu Duchowi. Wierzą, że skoro okazał im tak wielką łaskę i szczodrość, to należy mu podziękować. Opróżniają więc żołądki i przygotowują się do tych uroczystości. W dniu ustalonym przez czarownika mieszkańcy wsi gromadzą się na placu wokół wiszącego nad ogniem kotła z kukurydzą przeznaczoną dla Wielkiego Ducha. Dopiero po tej ceremonii będą mogli posilić się ludzie. W czasie pierwszego gotowania kolb czterech czarowników umazanych na biało tańczy dokoła dzierżąc w jednej ręce łodygę kukurydzy, a w drugiej grzechotkę (LIPS 1971).

Tubylcy Nowego Świata nie wypiekali chleba, a konsumowane przez nich ciasta były znane Hiszpanom jako „tortilla”. Sporządzano je w ten sposób, że ziarna kukurydzy gotowano w wodzie z domieszką wapna celem zmiękczenia. Następnie po wysuszeniu ścierano je między dwoma kamieniami, a z uformowanego ciasta zasilonego roślinnymi przyprawami pieczono placki spożywane na gorąco. Z mąki gotowanej na wodzie wyrabiano bryje, zwaną atolli, zaś inny zwyczaj użytkowania kukurydzy polegał na tym, że do rozgrzanego piasku wrzucano ziarna, a gdy popękały, rozcierano je na mąkę. Ze względu na wyjątkowe zachowanie świeżości można było ją przechowywać przez wiele lat. Indianie piekli też niedojrzałe ziarno, które następnie rozbijali w moździerz, zawijali w liście i gotowali. Do rozluźniania twardej łuski kukurydzy używali mleka wapiennego lub ługu, później mełli ziarno i sporządzali polewki. Ta powszechnie spożywana słodka potrawa cieszyła się wielkim powodzeniem. Ponadto przygotowywali różne bryje i placki z dodatkiem siekanego mięsa, orzechów, jagód i ziół (MAURIZIO 1926).

W państwie Inków uprawiano kukurydę wszędzie tam, gdzie pozwalały na to warunki środowiskowe. Wystarczy wspomnieć, że na przykład w kotlinach otaczających największe jezioro Ameryki Południowej, Titicaca, przekraczała ona nawet wysokość 3500 m n.p.m. W dawnym Peru istniało wiele jej odmian o różnej barwie, kształcie, wielkości i twardości nasion. Najdelikatniejsze i najsmaczniejsze — capya służyły do wyrobu potraw na dworze królewskim, zaś lud zadowalał się odmianą poślednią — murcuchu. Na co dzień jadano zwykle, gorące placki — tautu, a w okresie świąt doskonalsze — huminta. Natomiast placki obrzędowe — zancu zaprawiano krwią zwierząt składanych bogom na ofiarę. Warto wspomnieć, że z przeżutych ziaren kukurydzy produkowano szeroko rozpowszechniony napój alkoholowy, chichę. Niewiastom biorącym udział w przeżuwananiu

nasion nie wolno było spożywać niektórych pokarmów i utrzymywać w tym czasie stosunków płciowych. W tak niebywale „apetyczny” sposób zmiążdżone ziarna zalewano wodą i poddawano fermentacji, a gotowy napój cedzono przez tkaninę bawełnianą. Należy jeszcze przypomnieć o wykorzystywaniu kukurydzy w różnych zabiegach magicznych. Przy jej współudziale czarownicy mogli jakoby kontaktować się z duchami informującymi ich o mających nastąpić nieszczęściach i klęskach. Inne zabiegi były związane z leczeniem chorób, rzucaniem uroków, miłosnych czarów i innych. Wrózenie z ziaren kukurydzy znano nie tylko w Peru, lecz również w Meksyku (FRANKOWSKA 1967).

Historia kukurydzy na półkuli wschodniej rozpoczęła się od odkrycia Ameryki przez Krzysztofa Kolumba. Najpierw dotarła ona do Hiszpanii i Portugalii, a następnie na obszar Włoch, gdzie w 1494 roku ujrzała światło dzienne niewielka broszura zawierająca krótki opis tego zamorskiego zboża. Pierwsi w Europie zaczęli ją uprawiać u stóp Pirenejów Baskowie, którzy po dzień dzisiejszy cenią należycie walory tej rośliny. Zwycięski pochod kukurydzy datuje się od XVI stulecia, gdy zaczęła się rozpowszechniać w umiarkowanych i subtropikalnych połaciach globu ziemskiego. W zielniku Włocha, G. Gibo, pojawił się w 1532 roku okaz kukurydzy uprawianej na terytorium Italii, a w dziesięć lat później najładniejszy egzemplarz botaniczny tej rośliny ozdobił herbarium niemieckiego botanika, L. Fuchsa. W połowie XVI wieku zaczynają się w Portugalii i we Francji, gdzie wchodzi na stałe do jadłospisu ludności wiejskiej. Wkrótce powstaje we Włoszech kasza „polenta”, a w Szwajcarii wspaniała „turecka zacierka”. Niebawem kukurydza zaczęła zajmować należne jej miejsce wśród tradycyjnych upraw rolniczych w Europie. Przeniknęła na Półwysep Bałkański, stamtąd do Turcji i na Kaukaz. W 1574 roku ukazał się w zielniku augsburskiego lekarza i podróżnika, L. Rauwolfa, egzemplarz znaleziony w Azji Mniejszej z adnotacją „pszenica Indian, zwana kukurydzą (Mais)”. Jeszcze wcześniej, bo z początkiem XVI wieku Portugalczycy zawieźli nasiona kukurydzy do swych posiadłości na wybrzeżu Afryki oraz Indii. W 1516 roku dotarła ona dzięki Hiszpanom do Chin, a w latach 1573–1578 kupcy arabscy przesłali ją również przez Azję Środkową i Tybet do chińskiej prowincji Syczuan. W tym samym czasie, lecz innymi drogami, dostała się do Filipin oraz Indii Wschodnich. W XVII wieku wietnamski poseł na dworze cesarza chińskiego wywiózł potajemnie nasiona do swego kraju, a do Rosji przeniknęła z Kaukazu. Tam najpierw zetknęli się z nią Lasowie zamieszkujący południowo-wschodnie wybrzeże Morza Czarnego oraz częściowo obszary nad rzeką Czoroch, którzy w XVII stuleciu otrzymali nasiona od kupców włoskich. Nie możemy zapominać, że wówczas istniały już ożywione stosunki handlowe między Gruzją, Abchazją, Megrelią i Gurią a państwami zachodnimi, takimi jak Hiszpania, Włochy i Francja. Jest rzeczą znamionną, iż utrzymującą się na Kaukazie starą miejscową nazwę mąki „simindali” przeniesiono na nowo wprowadzoną roślinę i zaczęto tak określać mąkę kukurydzianą. W słowniku języka gruzińskiego z ostatniej ćwierci XVII wieku istnieje już wyraz brzmiący w tłumaczeniu jako mąka kukurydziana lub kukurydza (CHOCHŁACZOW 1989).

Znaczenie gospodarcze kukurydzy było i jest ogromne. Stanowiła podstawowy produkt spożywczy Indian, a jej rozpowszechnienie na całym obszarze obu Ameryk wiąże się w dużej mierze ze znaczną plennością i łatwością uprawy.

U schyłku XV wieku osiągnęła wysoki poziom uszlachetnienia, a zasiewy rozpocierały się od Ziemi Ognistej do Wielkich Jezior i od Wybrzeża Oceanu Spokojnego po Nizinę Atlantycką (CHOCHŁACZOW 1989).

Aby należycie ocenić jej rolę, wystarczy podkreślić, że po podbiciu walecznych Irokezów Francuzi celem ich ostatecznego ujarznienia przystąpili w pierwszym rządzie do unicestwienia podstawy egzystencji tych plemion. W ciągu tygodnia żołnierze najeźdźców zniszczyli w czterech tylko irokeskich wioskach milion buszli kukurydzy (bu — jednostka objętości ciał sypkich w krajach anglosaskich, bu amerykański — 35,24 dm³), co świadczy o bogactwie zbiorów tego zboża. Natomiast założenie oraz istnienie kolonii Jamestown (1607) w Wirginii opierało się przede wszystkim na rekwizycji indiańskiej kukurydzy nakazanej przez Johna Smitha (LIPS 1971).

Również w Starym Świecie oceniono prawidłowo jej nieprzeciętne zalety. W południowo-zachodniej części Francji weszła do uprawy na miejsce żyta ozimego, a w okresie Wielkiej Rewolucji Francuskiej (1789–1799) uratowała ludność przed klęską głodu i to zadecydowało o jej dalszym rozpowszechnieniu (KOSTROWICKI 1973).

Wprowadzenie kukurydzy do księstw Mołdawii i Wołoszczyzny w XVII wieku nie spotkało się z życzliwym przyjęciem tamtejszych mieszkańców. Dopiero dzięki energii księcia Maurocordato rozprzestrzeniła się na tych obszarach i zajęła w przybliżeniu 9/10 powierzchni pól uprawnych, dając znaczne nadwyżki. A trzeba pamiętać, że w przeszłości ten żyzny kraj z powodu wyjątkowej niefrasośliwości swych obywateli był często narażony na niedobór żywności i emigrację ludzi do krajów ościennych, między innymi do Polski i Węgier (CHOCHŁACZOW 1989).

Po 500 latach od czasu przywiezienia nasion kukurydzy do Europy uprawia się ją na ogromnych połaciach globu zlokalizowanych między 56° szerokości geograficznej północnej w Kanadzie i Rosji a 48° szerokości geograficznej południowej w Argentynie i Afryce Południowej. Zajmuje trzecie miejsce wśród wszystkich zbóż, po pszenicy i ryżu, zarówno pod względem powierzchni zasiewów, jak i wielkości zbiorów. Obecnie z obszaru 129 milionów ha zbiera się na naszej planecie około 470 milionów ton ziarna, z czego 40,7% przypada na USA, 16,1% — Chiny i 9,9% — Brazylię (*Rocznik Statystyki Międzynarodowej* 1992). W Stanach Zjednoczonych największa część produkcji pochodzi z tak zwanego Pasa Kukurydzy (Corn Belt) rozciągającego się w dorzeczu Missisipi, Missouri i Ohio, w stanach Minnesota, Iowa, Montana, Wisconsin, Illinois, Indiana, Ohio i Nebraska. W tym najpotężniejszym mocarstwie świata kukurydza zajmowała największą powierzchnię w 1920 roku (50,5 mln ha). Z czasem ulegała ona zmniejszeniu, lecz wydajność stale wzrastała. W 1989 roku skurczyła się nawet do 27223 tysięcy ha, co nie przeszkodziło w osiągnięciu 191197 tysięcy ton ziarna (*Rocznik Statystyki Międzynarodowej* 1992). Dla uzmysłowienia możliwości dalszych sukcesów wystarczy zaznaczyć, że w 1986 roku pewien farmer ze stanu Illinois otrzymał z hektara 248 kwintali, a przeciętne plony szacowano tam na 163 kwintali z hektara. Celem lepszego zrozumienia roli tego zboża w ekonomice USA będzie przypomnienie, iż już na początku XX stulecia roczna wartość zbioru kukurydzy była tam równa łącznym zasobom złota wszystkich

banków kraju, a w 1982 roku amerykańscy rolnicy otrzymali z jej sprzedaży 13,4 miliarda dolarów (CHOCHŁACZOW 1989).

Po drugiej wojnie światowej jedno z najważniejszych dokonań w rolnictwie polegało na przesunięciu zasięgu uprawy kukurydzy na północ. Ten sukces osiągnięto dzięki wyhodowaniu plennych i wczesnych mieszańców, konstrukcji nowocześniejszych maszyn, zwłaszcza siewników punktowych i kombajnów oraz wynalezieniu herbicydów. Nastąpiły tak wielkie zmiany w technologii uprawy kukurydzy, że przestano ją zaliczać do grupy okopowych i zaczęto uprawiać tak jak zboże.

Dla należytego pojęcia kierunku dalszych prac trzeba przypomnieć, że w 1909 roku amerykański genetyk, G. H. Shull, zajmując się badaniem kukurydzy opisał i zdefiniował zjawiska depresji wsobnej oraz bujności mieszańców, a następnie wprowadził termin heterozja i ustalił zasady otrzymywania mieszańców. Było to niezwykle ważne odkrycie, ponieważ wpłynęło decydująco na metodę hodowli różnych innych gatunków, w tym też zwierząt domowych. Jakkolwiek kukurydza dostarcza sporo paszy węglowodanowej o ogromnej wartości energetycznej, to jednak nie może być uważana za pokarm pełnowartościowy, bo zawiera mało białka, które w dodatku jest pozbawione kilku ważnych aminokwasów — przede wszystkim lizyny i tryptofanu. Niemniej jednak, nadzieję budzi fakt wykrycia w USA (1963 r.) mutanta zawierającego o wiele więcej lizyny, aniżeli kukurydza normalna. Oznacza to zwiększenie wartości odżywczej rośliny i dlatego prowadzi się obecnie badania zmierzające do przeniesienia przez krzyżowanie cechy wysokiej zawartości lizyny do uprawianych mieszańców. Najważniejsze zadanie polega na otrzymywaniu linii wsobnych celem tworzenia hybrydów. Możemy je uzyskiwać w trakcie kilkuletniego zapyłania danej rośliny jej własnym pyłkiem oraz dzięki zjawisku monoploidalności. Chów wsobny powoduje najczęściej ograniczenie wigoru roślin. Plon zmniejsza się stale aż do czasu otrzymania homozygot i od tej pory następuje trwałe dziedziczenie wszystkich właściwości decydujących o ustaleniu się plenności. Pochodzące z chowu wsobnego linie są obiektem selekcji podczas rozmnażania. Eliminujemy rośliny zdegenerowane, chore i o nieodpowiednich cechach morfologicznych. Najważniejszy jest dobór całych linii, bo zmienność genetyczna osobników w obrębie linii zmniejsza się poważnie już po kilku pokoleniach. Po wzajemnym skrzyżowaniu homozygotycznych linii wsobnych otrzymujemy pierwsze pokolenie mieszańcowe, mogące wykazać zjawisko heterozji zapewniające wysoką plenność. Ponadto takie populacje charakteryzują się znaczną jednolitością morfologiczną, która jest niezmiernie ważna przy uprawie i mechanicznym zbiorze. Reprodukacja homozygotycznych linii wsobnych umożliwia otrzymywanie rokrocznie analogicznych mieszańców. Uzyskiwanie linii wsobnych trwa bardzo długo, bo od 7 do 10 lat i dlatego są czynione starania o przyspieszenie tego procesu. Można to uzyskać między innymi przez wyszukiwanie haploidalnych osobników, które dzięki duplikacji liczby chromosomów dadzą diploidalne homozygoty (*Szczegółowa uprawa roślin 1971*)

W ziarniakach zboża Indian stwierdzono między innymi od 62% do 83% skrobi oraz 6,0%–14,75% białka. Można je spożywać bezpośrednio po ugotowaniu lub konserwować w puszkach. Ponadto są cennym surowcem użytym na wielką skalę w przemyśle. Podczas procesu przeróbki (tzw. przemiał na

mokro) wyodrębnia się z ziaren kukurydzy skrobię, białko i olej. Skrobia służy do wyrobu krochmalu, a poza tym wytwarza się z niej w cukrowniach syrop, który odgrywa wielką rolę w przetwórstwie spożywczym. Jadalny olej ma również zastosowanie przy wyrobie farb i kauczuku syntetycznego, a pozostałe makuchy i inne odpady są wartościową paszą dla zwierząt. Łodygi i liście nadają się do wyrobu papieru, płyt izolacyjnych oraz spirytusu butylowego. Oprócz tego liście okrywowe ze względu na znaczną trwałość mogą być użyte do wypełniania materaców zastępując z powodzeniem kosztowną trawę morską (*Zostera marina* L., *Rośliny użytkowe* 1961).

W ostatnich latach zaczęto w różnych krajach używać częściej w produkcji pieczywa pszennego wysokofruktozowe syropy kukurydziane. W ich skład wchodzi 42% fruktozy, 52% glukozy i 6% innych cukrów. Zastąpienie sacharozy wzmiankowanym syropem jest bardzo korzystne, gdyż fruktoza i glukoza są szybko i w pełni fermentowane przez drożdże piekarskie. Dzięki powstawaniu aldehydów, eterów i kwasów chleb z dodatkiem syropu osiąga lepszy aromat i smak. Poza tym fruktoza ulega pewnym reakcjom chemicznym i dlatego wypiek z domieszką syropu charakteryzuje się barwą rumiano-brązową, a ponadto zachowuje przez dłuższy czas świeżość. Pieczywo zawierające syrop uzyskuje przy wypieku złocistą barwę i dlatego nadaje się do wyrobu tostów. Syrop kukurydziany o dużej ilości fruktozy może być też używany zamiast miodu i przetworzonego cukru do produkcji ciasta bez dodatku drożdży (*Zastosowanie w przemyśle piekarskim syropów kukurydzianych o wysokiej wartości fruktozy* 1984).

Do najważniejszych form uprawnych kukurydzy należą: koński ząb (*Zea mays* ssp. *indentata* STURT.), szklista czyli rogowata (*Zea mays* ssp. *indurata* STURT.) i cukrowa (*Zea mays* ssp. *evarta* STURT.). Największy obszar zajmuje koński ząb, natomiast kukurydza cukrowa nie jest rośliną rolniczą lecz warzywną. Niezależnie od tego w strefie marginalnej, między innymi w amerykańskim stanie Dakota Północna oraz w południowej części stanu Wisconsin a na terenie Europy w Niemczech, Francji i w Polsce dominują mieszańce złożone z linii szklistych i zębokształtnych.

Do naszego kraju kukurydza dotarła u schyłku XVIII wieku prawdopodobnie z Półwyspu Bałkańskiego. Rozpowszechniała się powoli, a przed drugą wojną światową jej uprawa była skoncentrowana głównie na Pokuciu w województwie stanisławowskim, gdzie zajmowała ponad 20% areалу pól zbożowych. W mniejszych ilościach kultywowano ją w województwie tarnopolskim i lwowskim, a co najciekawsze — także w poznańskim (w 1936 roku na 1774 ha). Trzeba jednak dodać, że przy końcu XIX stulecia była rozprzestrzeniona w wymienionym województwie na obszarze 7000 ha (SROKOWSKI 1939). Powierzchnia zasiewów kukurydzy wynosiła u nas w 1937 roku 92 tysiące ha, a zbiory szacowano na 1031 tysiące kwintali przy wydajności 11,2 kwintala z hektara (*Mały Rocznik Statystyczny* 1938).

W dwudziestoleciu niepodległości prof. Tadeusz Olbrycht (1891–1964) i docent Władysław Nadwyczawski (1914–1972) rozpoczęli uprawę kisonkowych odmian amerykańskich. Udało się je w znacznej mierze zaaklimatyzować i dzięki temu służyły po okupacji jako wartościowy materiał wyjściowy do dalszej hodowli. Później przystąpiono do produkcji mieszańców odmianowych, wśród

których szczególnie cenny był hybryd kukurydzy zwykłej Wielkopolanka z odmianą pastewną Wigor, występujący pod nazwą Wiel-Wi. Okazał się bowiem o wiele plenniejszy od odmian populacyjnych. Następnie zosał wprowadzony na pola jeszcze plenniejszy podwójny mieszańiec międzyliniowy tworzony przez wykorzystywanie męskiej nieplodności, a wyhodowany w Stacji Hodowli Roślin ZHRiN w Kobierzycach jako Kb 260. Wykorzystywane są również mieszańce uzyskane w Stacji Hodowlano-Badawczej IHAR w Smolicach. Uruchomienie specjalnej suszarni w Kobierzycach pozwala zaopatrywać rolników w nasiona mieszańcowych odmian kukurydzy wytworzone w Polsce (*Szczegółowa hodowla roślin* 1971).

Kukurydza należy do roślin najplenniejszych, a pod względem wydajności jednostek pastewnych z hektara dorównują jej u nas tylko buraki. W sprzyjających warunkach można otrzymać 10 ton ziarna, a w uprawie na kiszonkę od 40 do 60 ton świeżej masy, czyli 12–16 jednostek owsianych z hektara (*Szczegółowa uprawa roślin* 1986). Stopień jej wykorzystania w naszym kraju nie jest duży w stosunku do możliwości, mimo że na przestrzeni lat siedemdziesiątych powierzchnia uprawy stale wzrastała — ze 161 tysięcy hektarów w 1970 roku do 637 tysięcy hektarów w 1977 i do 668 tysięcy hektarów w 1980 roku. W okresie późniejszym nastąpił poważny regres — zmniejszenie areału do 251 tysięcy hektarów w 1991 roku, ale zaczęto zbierać coraz więcej ziarna — w 1989 roku 244 tysiące ton, a w rok później 290 tysięcy ton (*Rocznik Statystyczny* 1992). Najbardziej wartościowa i poszukiwana jest pasza w postaci kiszonki, natomiast zielonka i susz nie odgrywają większej roli. Należy jeszcze zaznaczyć, że kiszonka nie nadaje się do tuczu świń i dlatego w tym celu stosuje się najczęściej ziarno suche albo kiszone bez zasuszenia lub kiszoną śrutę z kolb, tak zwane CCM (corn-cob mix).

Rozszerzenie zasięgu uprawy tej cennej rośliny pastewnej, jadalnej i przemysłowej oraz jej racjonalne spożytkowanie nie powinno natrafiać na opory, zwłaszcza że produkujemy dobre ziarno siewne, które pokrywa w znacznym stopniu zapotrzebowanie. Aby łatwiej pojąć znaczenie kukurydzy pastewnej wystarczy przypomnieć, że opiera się na niej w wielkim stopniu żywienie bydła, świń i drobiu w USA i innych krajach, a poza tym nie zapomnieliśmy jeszcze o załamaniu się naszego drobiarstwa w latach siedemdziesiątych na skutek wstrzymania importu kukurydzy z USA.

Dość dużym popytem na świecie cieszy się również kukurydza cukrowa i pękająca. Wzmianki o pierwszej odnotowano w Ameryce Północnej przy końcu XVIII wieku. W sto lat później dotarła do Polski, ale zdobywała rynek powoli i dziś nie jest też szeroko rozpowszechniona. W USA zajmuje powierzchnię 300 tysięcy hektarów, czyli 20 ogólnego areału przeznaczanego pod uprawę warzyw. Poza tym odgrywa dość znaczną rolę w krajach bałkańskich oraz we Francji, Holandii i w Niemczech, stanowiąc ważny surowiec dla przemysłu przetwórczego. U nas uprawiamy obecnie pięć odmian krajowych kukurydzy cukrowej, w tym trzy mieszańcowe F¹ o wysokiej wydajności i dobrym smaku. Ziarniaki można spożywać zarówno w stanie świeżym, jak i przetworzonym. Najczęściej są konserwowane całe lub rozdrobnione w słono-słodkiej zalewie. W ich skład w fazie dojrzałości mlecznej wchodzi od 2,5% do 8,5% cukrów, 3%–20% skrobi, 1,1%–2,7% tłuszczów, 2,1%–4,5% białka i 0,9%–1,9% błonnika. Oprócz tego

wykryto w 100 g świeżych ziaren 9–12 mg witaminy C, 0,06 mg witaminy A, 0,17 mg witaminy B₂, 300 mg potasu, 48 mg magnezu oraz 114 mg fosforu. Wartość energetyczna ziarniaków jest znaczna — 100 g świeżej masy dostarcza od 90 do 100 kalorii. Należy je konsumować bezpośrednio po zbiorze, bo szybko tracą smak i wartość odżywczą. Natomiast schłodzone do temperatury 0° C mogą być przechowywane przez pięć dni. Ugotowane ziarna są doskonałym dodatkiem do sałatek warzywnych, a ponadto smakują wybornie polane mlekiem lub sosem (FELCZYŃSKI 1985).

Kukurydza pękająca charakteryzuje się tym, że podczas prażenia ziarna pękają i tworzą bryłki o nieregularnych kształtach. Uprawia się ją głównie w USA, w Bułgarii, Rumunii, Jugosławii i Turcji. W dojrzałych ziarniakach odnotowano około 15% białka, 60% węglowodanów oraz wiele składników mineralnych. Podobnie jak kukurydza cukrowa nie zawiera glutenu i dlatego jest wartościowym pokarmem dla dzieci wymagających diety bezglutenowej (FELCZYŃSKI 1985). Nadaje się też do wyrobu płatków, które są bardzo pożywne, bo zawierają 78% węglowodanów, a poza tym odznaczają się pokaźną ilością chloru i sodu — pierwiastków warunkujących prawidłową gospodarkę wodną i regulację ciśnienia osmotycznego ustroju (GAŚSOROWSKA i KOWALEWSKI 1992).

Przedstawiając Czytelnikom dzieje i walory prastarego zboża Indian warto na zakończenie wspomnieć o miejscu kukurydzy w farmakoterapii. Największe znaczenie mają znamiona Stigma Maydis zawierające od 0,1% do 0,2% olejku eterycznego, około 3% związków saponinowych, 4% garbników katechinowych, około 2,3% żywic, 4,15% cukrów redukujących oraz alantoinę, glikozyd goryczowy, fitosterole, witaminę K i sole mineralne.

Ekstrakty ze znamion kukurydzy obniżają napięcie mięśni gładkich dróg moczowych, powodując zwiększone wydalanie moczu, a wraz z nim usuwanie moczanów, fosforanów i szczawianów. Działają też przeciwzapalnie na drogi moczowe, w tym szczególnie na pęcherz. Zwiększają również wytwarzanie żółci, a zmniejszając napięcie mięśni gładkich dróg żółciowych umożliwiają jej lepszy przepływ do dwunastnicy. Ze względu na swe właściwości znamiona kukurydzy są doskonałym lekiem moczopędnym, przeciwzapalnym i rozkurczowym. Stosuje się je również przy zapaleniach miedniczek nerkowych i pęcherza oraz w obrzękach spowodowanych upośledzonym krążeniem. Są też doskonałym środkiem żółciopędnym, a niekiedy znajdują zastosowanie w początkach cukrzycy, otyłości oraz skłonności do krwawień spowodowanych obniżeniem krzepliwości krwi. W medycynie ludowej używa się je dla wzmoczenia popędu płciowego i w unormowaniu menstruacji (OŻAROWSKI i JARONIEWSKI 1987).

THE MAIZE — AN ANCIENT INDIAN CORN

Summary

This essay describes the origin, domestication, cultivation, artificial selection and economic importance of the maize, from the oldest times till the present day.

Several legends of South-American Indians claim the divine origin of this plant and reflect its crucial importance for the development of the culture and customs of those people. Later history of maize spreading across the Old World, and its subsequent role in transforming the European agriculture is also briefly reported. Very high crop production, extreme adaptability and diversity of

local varieties of this plant species lay at the foundations of this success. High economic value of maize stems not only from its excellent nutritious properties, but also from the fairly complex chemical composition of its seeds.

The later serve as the source of the extracts used in medicine (e.g. extracts from the maize stigmata) applied among others to reduce the tension of smooth muscles of the uretal tracts and thus to allowe better removal of ureate, phosphate and oxolate compounds from human body.

LITERATURA

- BAITY E. Ch., 1962. *Ameryka przed Kolumbem*, 44, 117, 136, Nasza Księgarnia, Warszawa,
- CHOCHŁACZOW W. W., 1989. *Driewniejszj znak. Izd. Urożaj*, 5-6, 21, 23-25, 46, 48-50, 52-53, 58, 65, 101, 124-126, 165, Kijew.
- FELCZYŃSKI K., 1985. *Goście z południa: kukurydza, karczoch, kard.*, 4-6, 8, 10, 11, 12, 14, 15, 20-23, 26, 27, PWRiL, Warszawa.
- FRANKOWSKA M., 1967. *Podstawy gospodarki wiejskiej w Peru w ostatnim okresie panowania Inków i pierwszym stuleciu po konkwiscie, wiek XVI i pierwsza połowa XVII w.* Wyd. Uniwersytetu Poznańskiego, Poznań, 66-67, 69-70, 72, 169-170, 172.
- GĄSIOROWSKA T., KOWALEWSKI W., 1992. *Płatki zbożowe w produktach śniadaniowych*, Przegląd Zbożowo-Młynarski 7, 8-9.
- HÖST O., 1978. *Früchte und Gemüse aus Tropen und Mittelmeerraum*, Kosmos, Stuttgart, 10, 15.
- KOSTROWICKI J., 1973. *Zarys geografii rolnictwa*, 281-282, 452, PWN, Warszawa,
- LIPS E., 1971. *Księga Indian*. Wyd. II. Wiedza Powszechna, Warszawa, 104, 116, 173, 273-279, 359, 360.
- Mały Rocznik Statystyczny*, 1938. GUS, Warszawa, 76,80.
- MAURIZIO A., 1926. *Pożywienie roślinne w rozwoju dziejowym*. Wydane z zasiłku MWRiOśw. Publ., Warszawa, 178-181.
- NOWIŃSKI M., 1970. *Dzieje upraw i roślin uprawnych*. PWRiL, Warszawa, 46, 134, 136-138, 193-194, 196-197.
- Nutzpflanzen der Tropen und Subtropen*, 1984. Band II, 4 Auflage. S. Hirzel Verlag, Leipzig. Praca zbiorowa pod redakcją prof. dra GUNTHER FRANKE, 70.
- OŻAROWSKI AL., JARONIEWSKI W., 1987. *Rośliny lecznicze i ich praktyczne zastosowanie*. Instytut Wydawniczy Związków Zawodowych, Warszawa, 219-221.
- RAVEN P. H., R. F. EVERT, S. E. EICHORN, 1992. *Biology of Plante*. Fifth Edition. Worth Publishers Inc. New York, 693.
- Rocznik Statystyczny Międzynarodowej*, 1991. GUS, Warszawa, 231, 238.
- Rocznik Statystyczny*, 1992. GUS, Warszawa, 319, 334.
- Rośliny użytkowe*, 1961. Praca zbiorowa pod redakcją dra T. GORCZYŃSKIEGO, WP, Warszawa, 135-193.
- SKOCZEK M., 1979. *Kukurydza*. [W:] *Słownik terminów geograficznych Ameryki Łacińskiej*. WP, Warszawa, 193.
- SROKOWSKI S., 1939. *Geografia gospodarcza Polski*. Nakład Instytutu Społecznego, Warszawa, 162-163.
- SULEWSKA H., 1985. *Zboże Indian jego przeszłość i terażniejszość*. *Wszechświat* 2, 36-39.
- Szczegółowa uprawa roślin*, 1986. Praca zbiorowa pod red. J. HERSEGO. Wyd. VI, PWN, Warszawa, 144-149.
- Szczegółowa hodowla roślin*, 1971. Praca zbiorowa pod redakcją prof. dra T. RUEBENBAUERA. Wyd. II, PWRiL, 135, 138, 140-141, 145, 146.
- Trawy polskie*, 1982. Praca zbiorowa pod redakcją prof. dra M. FALKOWSKIEGO, PWRiL, Warszawa, 442-445.
- Zastosowanie w przemyśle piekarskim syropów kukurydzianych o wysokiej wartości fruktozy (brak autora)*. [W:] *Zagadnienia Piekarstwa*. Społem, Warszawa, zes. 1, 27.

MAREK KLOSS, IZABELA WILPISZEWSKA

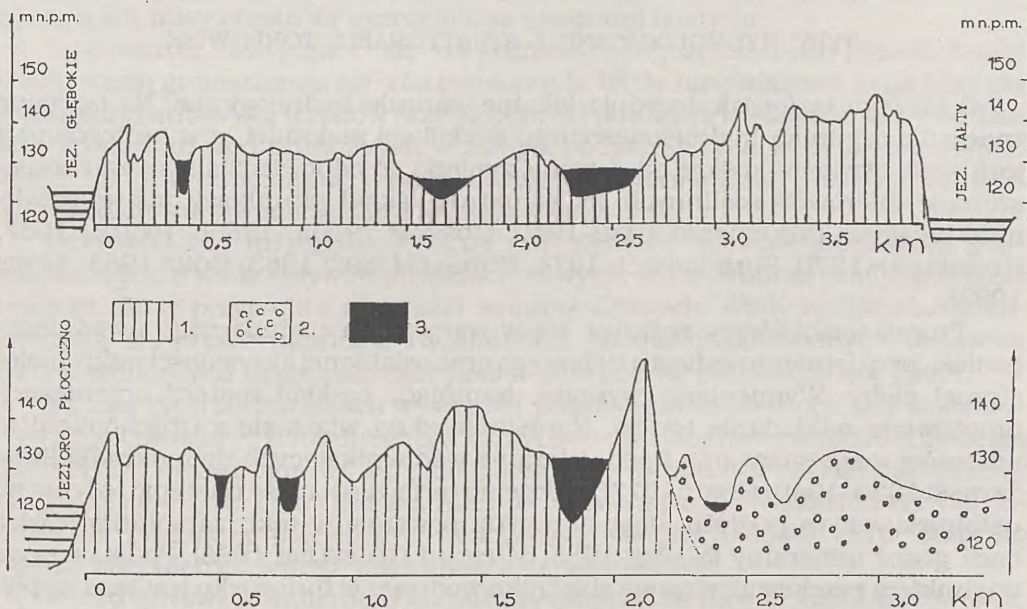
Zakład Ekologii Roślin
Instytut Ekologii PAN
Dziekanów Leśny, 05-092 Łomianki

UWAGI O ROZWOJU I FUNKCJONOWANIU EKOSYSTEMÓW TORFOWISKOWYCH W ZAGŁĘBIENIACH BEZODPŁYWOWYCH NA POJEZIERZU MAZURSKIM

WSTĘP

Region Pojezierza Mazurskiego charakteryzuje się urozmaiconym krajobrazem młodogłacialnym. Wśród licznych pagórków równie licznie występują jeziora oraz bezodpływowe zagłębienia w większości pochodzenia wytopiskowego. Wiele z nich jest wypełniona przez torfowiska (rys. 1).

Stwierdza się duże zróżnicowanie morfometryczne zagłębień bezodpływowych. Największe osiągają kilkadziesiąt hektarów powierzchni (do około 70 ha),



Rys. 1. Przekroje topograficzne: 1— glina morenowa, 2— piasek i żwir sandrowy, 3 — torfowiska.

najmniejsze nie przekraczają 0,5 ha. Podobnie jest zróżnicowana powierzchnia torfowisk, gdyż waha się od kilku arów do kilkudziesięciu hektarów. Blisko 90% spenetrowanych mokradeł to obiekty małe, o powierzchni poniżej 1 ha (KLOSS i współaut. 1987).

Silnie urozmaicona rzeźba badanego terenu determinuje bardzo zróżnicowany charakter zarastania omawianych zagłębień roślinnością. Na terenie o powierzchni 3147 ha, położonym w środkowej części Pojezierza Mazurskiego zinwentaryzowano 238 mokradeł (KLOSS i współaut. 1987). W zależności od stosunków wodnych, żyzności siedliska i stopnia ingerencji człowieka w zagłębieniach wykształciły się różne zbiorowiska roślinne. Na podstawie zdjęć fitosocjologicznych, wykonanych w naturalnych (bądź mało zmniejszonych) fitocenozach zidentyfikowano 16 zespołów i jedno zbiorowisko roślinne (KLOSS i WILPISZEWSKA 1983, 1985, KLOSS 1992). Są tu reprezentowane: szuwały wodne i błotne (klasa *Phragmitetea*), torfowiska przejściowe (klasa *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*), torfowiska wysokie (klasa *Oxycocco-Sphagnetea*) oraz łąsy i zarośla na torfach (klasy: *Vaccinio-Piceetea* i *Alnetea glutinosae*).

Najczęściej spotykanym w zagłębieniach zbiorowiskiem roślinnym jest łożowisko *Salicetum pentandro-cinereae*. Wykształca się w około 60% zbadanych zagłębień, a przy tym ma najmniejszą średnią powierzchnię, to jest około 0,4 ha (KLOSS i współaut. 1987).

Trzeba zaznaczyć, że aktualny stan roślinności mokradeł jest wypadkową jej rozwoju od momentu powstania zagłębień bezodpływowych. Duża różnorodność florystyczna odzwierciedla różne fazy zarastania mokradeł. Są one w większości także różnymi stadiami ładowacenia zbiorników wodnych i jezior (KLOSS i współaut. 1987).

TYPY HYDROLOGICZNE I STRATYGRAFIA TORFOWISK

O rozwoju torfowisk decydują lokalne warunki hydrologiczne. Na ogromne znaczenie czynnika hydrochemicznego w ekologii mokradeł, a w szczególności torfowisk zwracano uwagę od dawna. Czynniono go odpowiedzialnym za rozmieszczenie zbiorowisk roślinnych, ich strukturę i skład gatunkowy, jak też zasobność siedliska (KULCZYŃSKI 1939–1940, GORHAM 1956a, 1956b, INGRAM 1967, HEINSELMAN 1970, SUMMERFIELD 1974, BOTCH i MASING 1983, GORE 1983, SJÖRS 1983).

Proces torfotwórczy realizuje się w warunkach nadmiernego uwodnienia podłoża przy istnieniu deficytu tlenowego oraz osłabionej aktywności mikrobiologicznej gleby. Wymienione czynniki, hamujące rozkład materii organicznej, umożliwiają odkładanie torfów. Narastanie złoża wiąże się z uruchomieniem procesów magazynowania i podpiętrzania wód wnিকających do mokradła (KULCZYŃSKI 1939–1940, OŚWIT 1977). Założenie torfowiska może nastąpić jedynie na ustabilizowanym podłożu. Jest nim gytia powstała w toku zarastania jeziora bądź grunt mineralny (MAREK 1965, MITSCH i GOSSELINK 1986). Podstawowym warunkiem przekształcenia się zbiornika wodnego w torfowisko jest jego wypływanie (MAREK 1982). W przypadku badanych obiektów proces ten był powodowany przede wszystkim przez: zasypywanie erozyjnym materiałem mineralnym

pochodzącym z najbliższego otoczenia, odkładanie obumarłego materiału roślinnego i zwierzęcego w postaci gytii organicznej, wytrącanie i osadzanie soli słabo rozpuszczalnych w wodzie.

Na 11 wybranych torfowiskach przeprowadzono szczegółowe badania hydrogeologiczne (KLOSS 1992). Obejmowały one określenie warunków wodnych, stratygrafii złóż, budowy geologicznej zlewni. Rozeznania te pozwoliły na identyfikację 2 zasadniczych typów hydrologicznych torfowisk występujących w zagłębieniach bezodpływowych: ombrotroficznych i minerotroficznych.

Torfowiska ombrotroficzne występują w rejonach wododziałowych i na obszarach bezodpływowych. Są zasilane opadami atmosferycznymi. Rozwijają się na wodach nieruchomych (stagnujących), pozbawionych dopływu podziemnego. Ich bardzo mała zlewnia własna determinuje znikome zasilanie dopływem powierzchniowym. Powyższe warunki wodne przyczyniają się do silnej oligotrofizacji tych siedlisk.

Na torfowiskach ombrotroficznych rozwijają się mszary wysokie, rzadziej przejściowe (*Oxycocco-Sphagneteta*, *Scheuchzerietalia palustris*). Spotykamy tu także bory bagienne *Vaccinio uliginosi-Pinetum*. W budowie złóż omawianego typu torfowisk dominują torfy mszarne wysokie, na ogół kwaśne i niskopopielne (rys.2). Leżą one często na jeziornych osadach gytii. Są to przeważnie gytie organiczne — detrytusowe.

Narastanie torfowisk ombrotroficznych następuje dzięki magazynowaniu i piętrzeniu wód opadowych. Odprowadzenie wody następuje przede wszystkim przez ewapotranspirację.

Wśród torfowisk ombrotroficznych wyróżniono dwa rodzaje:

a. Izolowane (zamknięte), rozwijające się w izolacji od wód gruntowych terenów przyległych. Torfowiska te leżą wśród gruntów trudno przepuszczalnych, a ich misy często są uszczelnione utworami ilastymi.

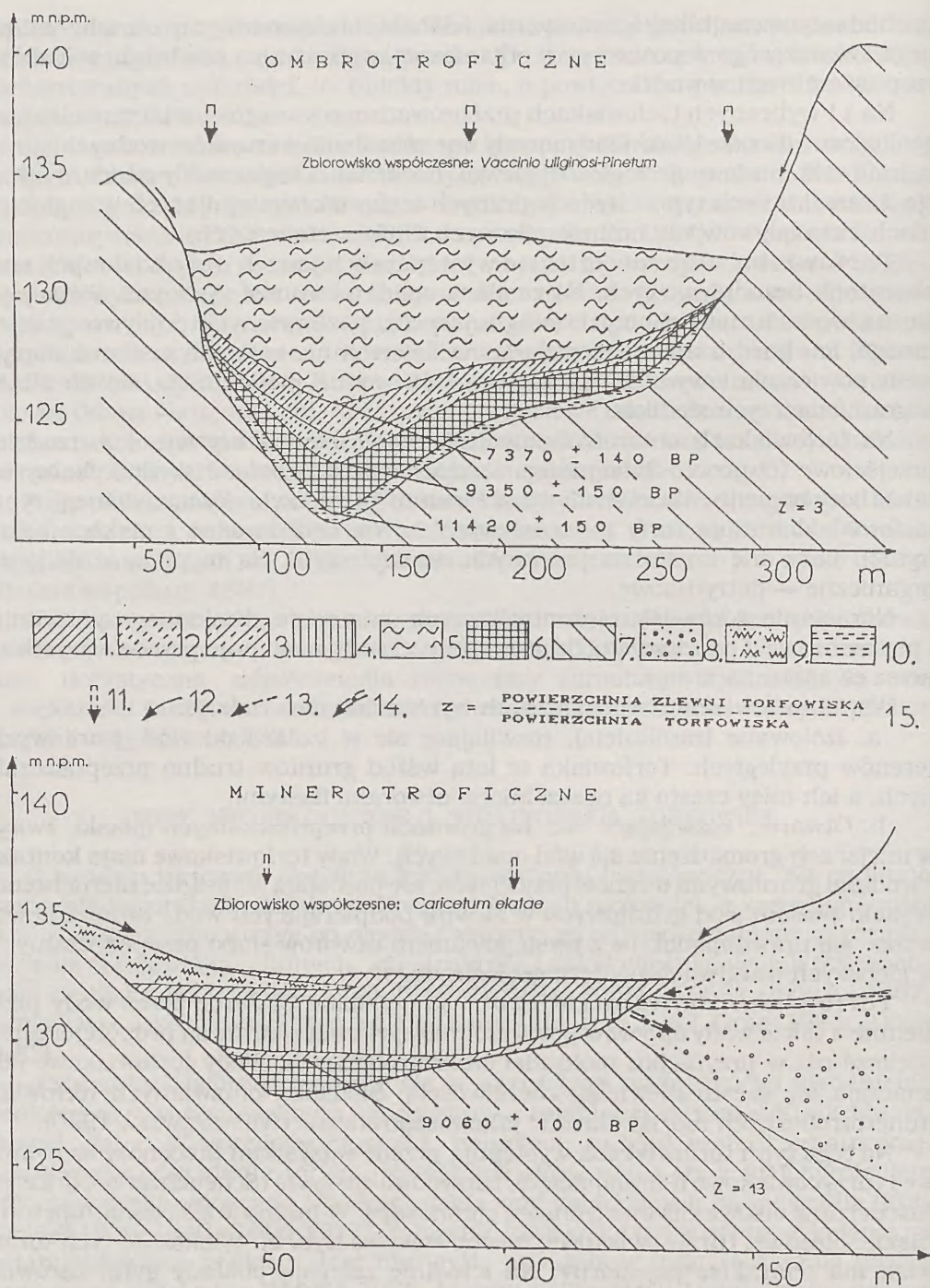
b. Otwarte, rozwijające się na gruntach przepuszczalnych (piaski, żwiry) w miejscach gromadzenia się wód opadowych. Wody torfowiskowe mają kontakt z wodami gruntowymi terenów przyległych, ale pozostają w zasadzie nieruchome. Wysoki poziom wód gruntowych w zlewni, podpierających wody torfowiskowe, wiąże się prawdopodobnie z występowaniem utworów słabo przepuszczalnych w głębszych warstwach podłoża geologicznego.

Torfowiska minerotroficzne są zasilane głównie przez wody podziemne a także wody spływów powierzchniowych. Ich zlewnie są proporcjonalnie większe niż w przypadku mokradeł ombrotroficznych. Wody torfowiskowe odznaczają się często niewielką ruchliwością. Siedliska omawianych torfowisk minerotroficznych można określić jako mezotroficzne (WILPISZEWSKA 1990).

Na tego typu torfowiskach występują przede wszystkim fitocenozy szuwarowe i turzycowiskowe (*Phragmiteteta*), turzycowo-mszyste (*Scheuchzerio-Caricetea fuscae*) oraz olsowe i łożowe (*Alnetea glutinosae*). W budowie złóż dominują torfy niskie: olesowe, turzycowiskowe, mechowiskowe (rys. 2). Większość tych torfowisk ma charakter pojeziorny. Na ich dnie zalegają pokłady gytii, zarówno organicznej (detrytusowej), jak i mineralnej (wapiennej).

Wśród torfowisk minerotroficznych wyodrębniono (KLOSS 1992) torfowiska:

a. Spływowo-zalewne, występujące na podłożu trudno przepuszczalnym i odznaczające się proporcjonalnie bardzo dużą zlewnią własną. Warunkuje ona



Rys. 2. Profile stratygraficzne torfowiska ombrotroficznego i minerotroficznego: 1—torf turzycowy; 2—torf mszysty; 3—torf turzycowo-mszysty; 4—torf olesowy; 5—torf mszarny wysoki; 6—gyttja; 7—głina morenowa; 8—piasek, żwir; 9—utwór deluwialny; 10—ił; 11—opad atmosferyczny; 12—wody dopływu powierzchniowego; 13—wody dopływu podziemnego; 14—odpływy wód podziemnych.

okresowo intensywne zasilanie wodami spływu powierzchniowego i śródpokrywowego. Wody te wnoszą na obszar mokradła duży zapas składników mineralnych. Złoże torfowe, przeważnie w strefie brzeżnej, jest przykryte warstwą namulów deluwialnych różnej miąższości.

b. Podsiąkowe otwarte, rozwijające się wśród utworów łatwo przepuszczalnych przy istnieniu wspólnego poziomu wód gruntowych w torfowisku i terenie otaczającym. Torfowiska te również odznaczają się proporcjonalnie dużą zlewnią. Wilgotność wierzchnich warstw złoża zależy od podsiąku kapilarnego z „podziemnego” zbiornika zasilanego głównie wodami gruntowymi.

c. Podsiąkowe izolowane (zamknięte), rozwijające się w izolacji od wód gruntowych terenów przyległych na trudno przepuszczalnych obszarach morenowych. Torfowiska te odznaczają się dużą głębokością i proporcjonalnie niewielką zlewnią (ale większą niż w przypadku zatorfień ombrotroficznych). Wilgotność warstwy stropowej jest zależna przede wszystkim od podsiąku kapilarnego, ale w jej zasilaniu zaznacza się wyraźnie „oligotrofizujący” wpływ wód opadowych. Rodzaj ten stanowi formę łącznikową między torfowiskami ombro- i minerotroficznymi.

MECHANIZM WZROSTU TORFOWISK W ZAGŁĘBIENIACH BEZODPŁYWOWYCH

Do torfowisk położonych w bezodpływowych nieckach dopływają wody różnego rodzaju. Mogą to być wody: opadowe, spływów powierzchniowych oraz śródpokrywowych, wierzchówkowe a także pierwszego poziomu wodonośnego. W zależności od dominującego źródła zasilania rozwijają się torfowiska ombrotroficzne bądź minerotroficzne, ale mechanizm ich wzrostu jest podobny.

Dopływające do zagłębień wody, wobec braku naturalnych form odpływu, przyczyniają się do zabagnienia siedliska (w fazie inicjalnej gytii lub podłoża mineralnego) i zapewniają warunki trwałego uwodnienia sprzyjające akumulacji torfów. Przyrost masy torfowej, magazynującej coraz to większe ilości wód zasilających, wywołuje stałe, stopniowe podnoszenie poziomu wód torfowiskowych. Z kolei równoległe do postępującego ich spiętrzenia przebiega proces narastania torfowiska na grubość.

Kształtowanie się poziomu wód na torfowiskach, zależne od intensywności piętrzenia wód dopływających, ulegało w trakcie wzrostu złóż modyfikacjom wywołanym przez różne czynniki. Z przyczyn ogólnych należy wymienić zmiany klimatyczne, jakie miały miejsce w holocenie. Natomiast przyczynami lokalnymi były między innymi: usytuowanie w rzeźbie terenu, różnice w wielkości zlewni i w jej spadkach, możliwość odpływu podziemnego, zmiany w retencji torfowisk.

W skrajnych przypadkach spadku lustra wód i zmniejszenia zabagnienia następowało ograniczenie a nawet zahamowanie procesu torfotwórczego i przyrostu złoża. Współcześnie do czynników destabilizujących wzrost torfowisk i radykalnie zmieniających stosunki hydrologiczne doszły osuszające melioracje (zarówno samych mokradeł, jak i terenów przyległych) oraz w mniejszym stopniu eksploatacja torfu i inne formy antropopresji (KLOSS i współaut. 1987).

W nawiązaniu do literatury, mechanizm wzrostu torfowisk w zagłębieniach bezodpływowych można nazwać pokładowym (TOŁPA 1947, 1960, MAREK i PAŁ-

CZYŃSKI 1962, PACOWSKI 1967, WÓJCIKIEWICZ 1979). Złoża torfowe są tu bowiem zbudowane z nałożonych na siebie pokładów, które w miarę rozwoju zatorfień były kolejnymi warstwami kreacyjnymi tak zwanego kompleksu wzrostowego.

Należy podkreślić duże znaczenie wód spływowych (powierzchniowych oraz śródpokrywowych) zarówno w rozwoju zatorfień w zagłębieniach bezodpływowych, jak i w kształtowaniu na ich powierzchni warunków ekologicznych (porównaj OŚWIT 1977). Wody te, docierając okresowo do złóż, wnoszą na ich obszar pewną ilość składników mineralnych i tym samym wpływają na trofność siedlisk. Ilość wody a wraz z nią pula pierwiastków, która tą drogą dostaje się do torfowiska, jest skorelowana z wielkością zlewni. W przypadku torfowisk minerotroficznych spływowo-zalewnych, odznaczających się proporcjonalnie dużą zlewnią, dopływy powierzchniowe i śródpokrywowe warunkują wysoką żyzność siedlisk. Eliminacja wpływu wód spływowych pogłębia oligotrofizację podłoża i sprzyja rozwojowi zbiorowisk mszarów wysokich, wskutek czego tworzą się torfowiska ombrotroficzne.

PRZEMIANY ROŚLINNOŚCI NA TORFOWISKACH

Sukcesje roślinności na torfowiskach w zagłębieniach bezodpływowych zrekonstruowano w oparciu o analizy składu botanicznego torfów (KLOSS 1992).

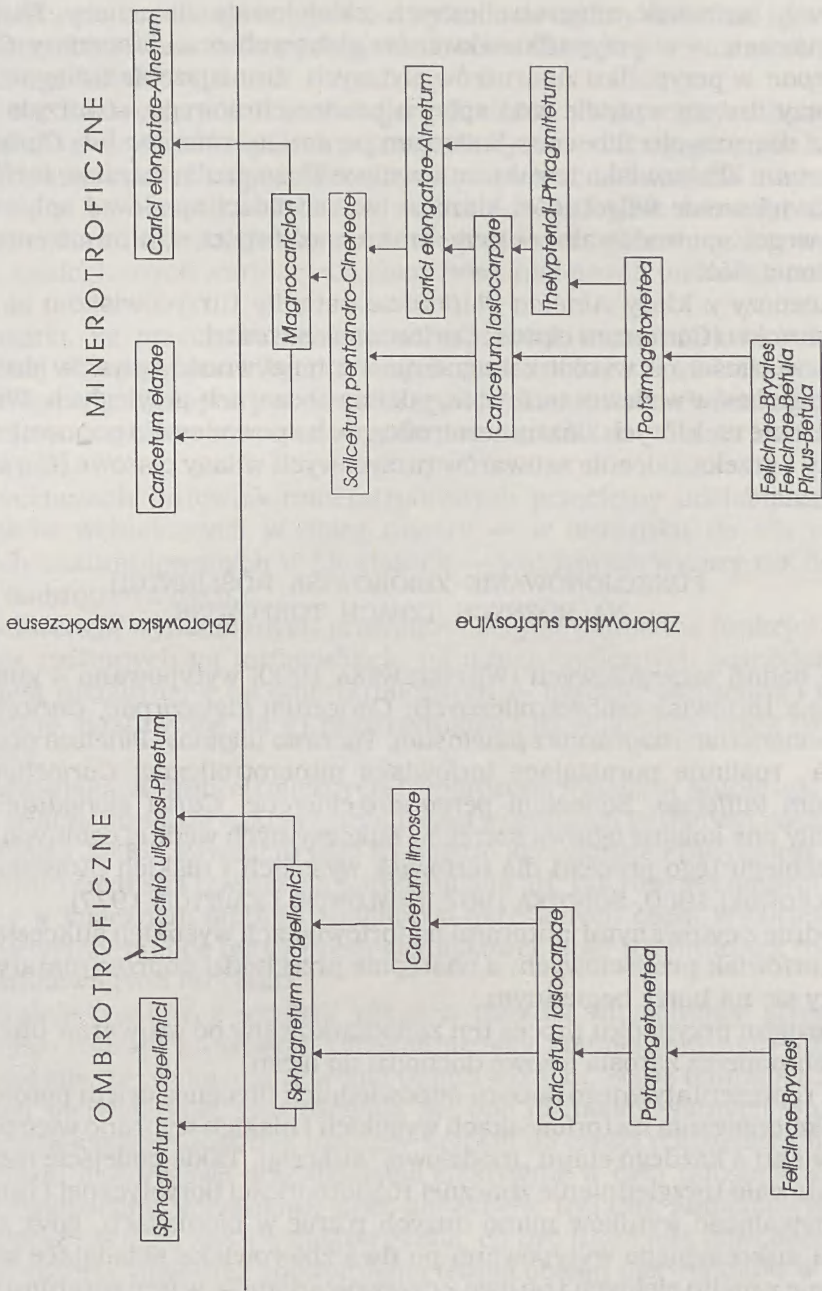
Na 11 badanych stratygraficznie torfowiskach wykonano około 300 analiz makroszczazków, które pozwoliły na zidentyfikowanie subfosylnych zbiorowisk roślinnych biorących udział w rozwoju zatorfień. Wiek torfów określono metodą radiowęglą C^{14} .

W badanych zagłębieniach początki procesów torfotwórczych sięgają późnego glacjału. Z Allerödu pochodzą utwory organiczne zawierające szczątki subfosylnych zbiorowisk roślinnych: *Filicinae-Bryales*, *Filicinae-Betula* (rys.3). Ich wiek określono na 11420 ± 150 lat BP. Po ustąpieniu lodowca i stopieniu się zagrzebanych w podłożu brył martwego lodu, torfy te zapadły się na dno wytopiska i zostały zalane wodą.

Do początku holocenu te drobne zbiorniki wodne wypełniły się osadami gytii. W procesie tym ważną rolę odegrała roślinność z klasy *Potamogetonetea*. Początki zatorfienia wypłyconych zbiorników wodnych przypadają głównie na okres preborealny (9350 ± 180 , 9060 ± 100 lat BP).

Fitocenozy mszyste, reprezentujące subfosylny zespół *Caricetum lasiocarpae* (rys.3), były zbiorowiskami, które zainicjowały w holocenie rozwój torfowisk ombrotroficznych.

W warunkach ombrogennej gospodarki wodnej fitocenozy *Caricetum lasiocarpae* ustąpiły miejsca fitocenzom *Caricetum limosae*, bądź bezpośrednio *Sphagnetum magellanici*. Mszary wysokie stopniowo opanowały cały obszar torfowisk. Rozwój ich rozpoczął się od połowy okresu atlantyckiego (7378 ± 140 lat BP) i trwa po czasy współczesne. W zależności od uwilgotnienia wierzchniej warstwy złoża asocjacja ta była reprezentowana przez różne podzespoły, jak: *Sphagnetum magellanici sphagnetosum fallacis*, *Sphagnetum magellanici typicum*, *Sphagnetum magellanici sphagnetosum fuscae*, *Sphagnetum magellanici eriophoretosum*, *Sphagnetum magellanici pinetosum*. Aktualnie torfowiska, na



Rys. 3. Przemiany roślinności na 2 typach torfowisk (uogólniony model na podstawie przebadanych profilu stratygraficznych).

których nastąpiło podsuszenie, zostały opanowane przez bory *Vaccinio uliginosi-Pinetum*.

Rozwój torfowisk minerotroficznych zainicjowały fitocenozy *Thelypteridi-Phragmitetum* — w przypadku akwenów głębszych oraz fitocenozy *Caricetum lasiocarpae* w przypadku zbiorników płytszych. Zmniejszenie zabagnienia siedliska, przy dużym wpływie wód spływu powierzchniowego, stworzyło dogodne warunki dla rozwoju fitocenoz *Salicetum pentandro-cinereae* lub *Carici elongatae-Alnetum*. Zbiorowiska te zakumulowały w złożu grubą warstwę torfów olesowych. Zwiększenie wilgotności klimatu (wzrost ilości opadów i spływu powierzchniowego) spowodowało — przy braku możliwości odprowadzenia wód — podtopienie złóż.

Fitocenozy z klasy *Alnetea glutinosae* ustąpiły turzycowiskom ze związku *Magnocaricion* (*Caricetum elatae*, *Caricetum vesicariae*).

W przeszłości na wzrost zabagnienia i intensywność spływów duży wpływ miał wyrąb lasów w zlewni torfowisk, jak i na obszarach przyległych. Współczesne osuszenie niektórych złóż minerotroficznych spowodowało ponowne wkroczenie olszy i przekształcenie szuwarów turzycowych w lasy olszowe (*Carici elongatae-Alnetum*).

FUNKCJONOWANIE ZBIOROWISK ROŚLINNYCH NA RÓŻNYCH TYPAH TORFOWISK

Do badań szczegółowych (WILPISZEWSKA 1990) wytypowano 4 zbiorowiska roślinne z torfowisk ombrotroficznych: *Caricetum lasiocarpae*, *Caricetum limosae*, *Sphagnetum magellanici pinetosum*, *Vaccinio uliginosi-Pinetum* oraz 4 zbiorowiska roślinne porastające torfowiska minerotroficzne: *Caricetum elatae*, *Typhetum latifoliae*, *Salicetum pentandro-cinereae*, *Carici elongatae-Alnetum*. Stanowiły one kolejne ogniwa szeregów sukcesyjnych według ogólnych schematów przebiegu tego procesu dla torfowisk wysokich i niskich (KOBENDZA 1930, PODBIELKOWSKI 1960, SOBOTKA 1967, PAWŁOWSKI i ZARZYCKI 1977).

Zgodnie z cytowanymi autorami na torfowiskach wysokich sukcesja zaczyna się od torfowisk przejściowych, a następnie przechodzi poprzez mszary wysokie i kończy się na borze bagiennym.

W drugim przypadku proces ten zapoczątkowany od szuwarów błotnych lub wodnych poprzez zarośla łozowe dochodzi do olesu.

Dla reprezentatywnego doboru odpowiednich fitocenoz celem porównywania ich funkcjonowania na torfowiskach wysokich i niskich wybrano więc po jednym zbiorowisku z każdego etapu „modelowej” sukcesji. Takie podejście metodyczne gwarantowało uwzględnienie znacznej różnorodności florystycznej i umożliwiło porównywalność wyników mimo dużych różnic w biomasach, gdyż z każdego szeregu sukcesyjnego wytypowano po dwa zbiorowiska składające się niemal wyłącznie z roślin zielnych i po dwa z drzewostanami — w tym ostatnim wypadku z zastrzeżeniem iż *Salix cinerea* głównie budująca zbiorowisko *Salicetum pentandro-cinereae* jest krzewem drzewiastym.

Następnie w każdej z wymienionych powyżej 8 fitocenoz określono ich biomasę, produkcję pierwotną, skład chemiczny oraz akumulację przez nie

pierwiastków (N, P, K, Ca, Mg, Na, S) w fitomasie, wydajność ich produkcji, retencję przez nie materii.

Na podstawie uzyskanych wyników wykonano ogólny schemat (rys.4) funkcjonowania zbiorowisk roślinnych na torfowiskach ombro- i minerotroficznych (WILPISZEWSKA 1990).

Zarówno biomasy, jak i produkcja pierwotna zbiorowisk roślinnych na torfowiskach minerotroficznych są przeciętnie wyższe od analogicznych wartości dla torfowisk ombrotroficznych. Przeciętna zawartość składników mineralnych związanych w biomasach zbiorowisk roślinnych torfowisk minerotroficznych (zarówno w standing crop jak i w produkcji pierwotnej) jest wyższa w porównaniu do analogicznych wartości dla zbiorowisk roślinnych torfowisk ombrotroficznych.

Wykazano, że przeciętna wydajność produkcji (rozumiana tu jako ilość wytworzonej fitomasy na 1 kg pobranych nutrientów) zbiorowisk roślinnych torfowisk ombrotroficznych jest wyższa, a w ich drzewostanach retencja materii jest silniejsza w porównaniu z analogicznymi wartościami dla torfowisk minerotroficznych.

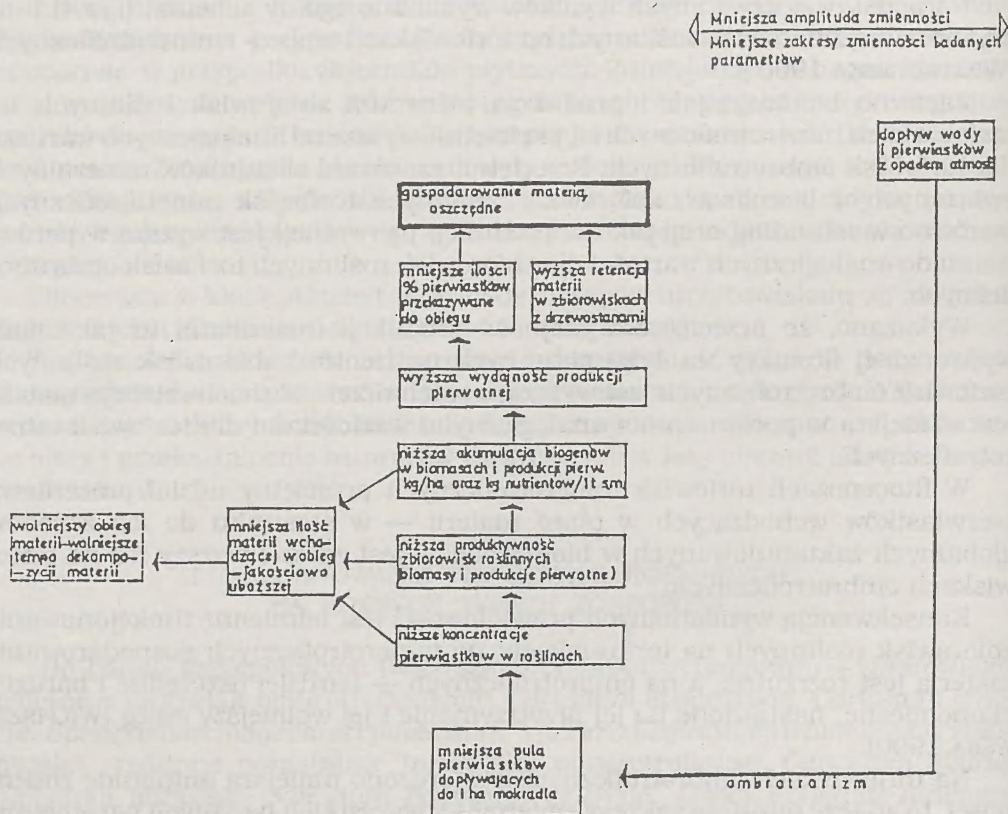
W fitocenozach torfowisk minerotroficznych przeciętny udział procentowy pierwiastków wchodzących w obieg materii — w stosunku do ich zasobów globalnych zakumulowanych w biomasach — jest zawsze wyższy niż na torfowiskach ombrotroficznych.

Konsekwencją wymienianych prawidłowości jest odmienne funkcjonowanie zbiorowisk roślinnych na torfowiskach: na minerotroficznych gospodarowanie materia jest rozrzutne, a na ombrotroficznych — bardziej oszczędne i bardziej ekonomiczne, nastawione na jej przytrzymanie i jej wolniejszy obieg (WILPISZEWSKA 1990).

Na torfowiskach ombrotroficznych stwierdzono mniejszą amplitudę zmienności, to znaczy mniejsze zakresy zmienności wszystkich badanych parametrów (WILPISZEWSKA 1990). Powodem tego są bardzo specyficzne i radykalnie drastyczne warunki siedliska (zwłaszcza bardzo niskie pH, jak również ombrotrofizm), limitujące w znacznym stopniu zmienność określonych cech. Wykluczają one rośliny niewytrzymujące takiej presji siedliskowej, stąd też mniejsza różnorodność gatunkowa tych fitocenozy.

Generalnie, rośliny z siedlisk ubogich tolerują nutrientowy stres dzięki szczególnego rodzaju strategiom i mechanizmom kompensacyjnym (CHAPIN III 1980). Rośliny te wykazują powolne tempo wzrostu, słabe tempo fotosyntezy i absorpcji pierwiastków. Dostosowują się one do niekorzystnych warunków siedliska zwiększając stosunek biomasy korzeni do części nadziemnych, łącząc się w związki mikoryzowe oraz działając efektywnie w celu udostępnienia nutrientów (wydzieliny korzeniowe oraz aktywność fosfatyzacji korzeniowych). Ich korzenie oraz liście są zwykle długowieczne, co być może jest powodem niskiej zdolności absorpcyjnej oraz spowolnienia tempa obiegu pierwiastków w obrębie ich tkanek. Roczne wymagania odżywcze tych roślin są niskie, co jest spowodowane przede wszystkim wolnym tempem produkcji biomasy oraz relatywnie niskimi stratami pierwiastków — zarówno w wyniku starzenia się liści (bardzo intensywne wycofywanie jesienne lub też liście wiecznie zielone), jak i wypłukiwania (liście zdrewniałe bądź z dobrze rozwiniętą kutikulą, itp.). Wszystkie te

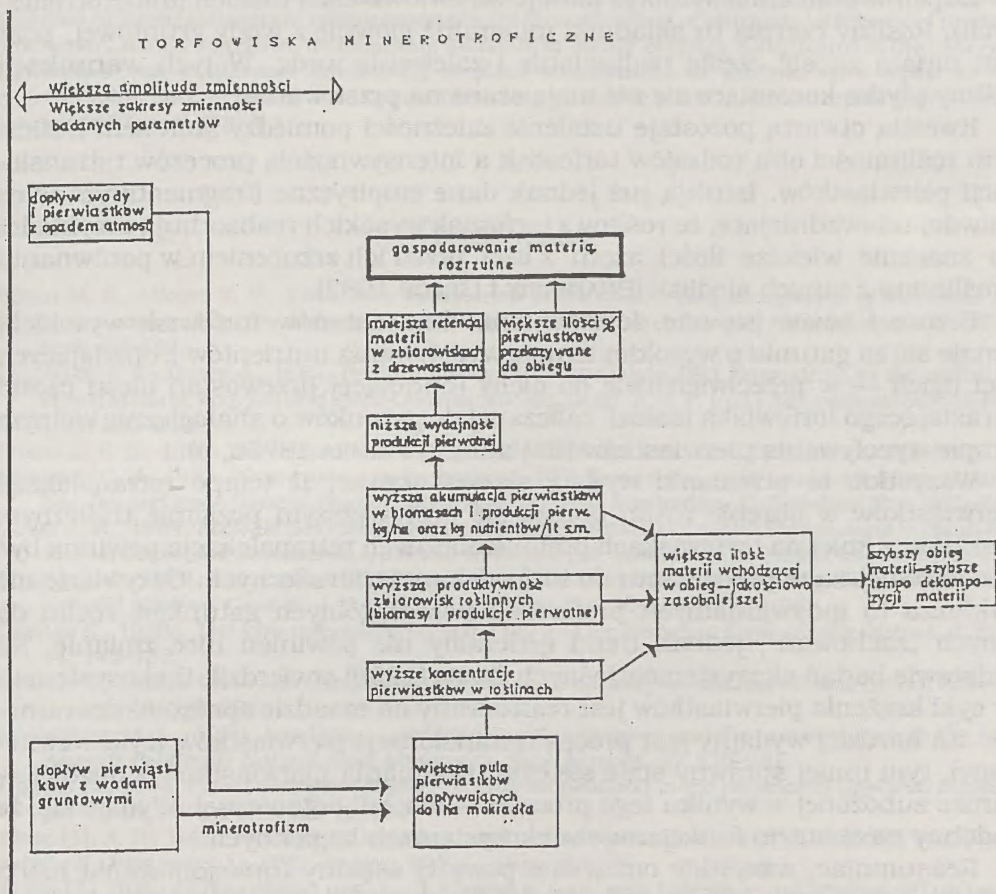
TORFOWISKA OMBROTROFICZNE



Rys. 4 (rozieszczony na stronach 268 i 269). Funkcjonowanie zbiorowisk roślinnych w 2 typach torfowisk.

mechanizmy według CHAPINA III (1980) wyjaśniają sukces wolnorosnących gatunków na ubogich siedliskach oraz gwarantują im normalną efektywność metaboliczną.

Inny badacz, DICKINSON (1983), analizował problem mikoryzowych związków. Wykazał, że rośliny bytujące na torfowiskach są pod regularnym oddziaływaniem różnego rodzaju grzybów mikoryzujących (m.in. takie jak: *Pinus* spp., *Betula pubescens*, *Empetrum nigrum*, *Andromeda polifolia*, *Calluna vulgaris*, *Erica* spp., *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium oxycoccos*, *Vaccinium vitis-idaea*). Należy stwierdzić, że wymieniane przez niego rośliny to gatunki budujące fitocenozy torfowisk ombrotroficznych i w tym fakcie trzeba chyba upatrywać główną przyczynę wyższej wydajności produkcji tych zbiorowisk roślinnych w porównaniu z sytuacją na torfowiskach minerotroficznych. Z kolei u licznych reprezentantów rodzin *Cyperaceae* i *Juncaceae* mikoryz nie zaobserwowano (DICKINSON 1983), a przecież to one właśnie budują fitocenozy torfowisk minerotroficznych.



Rys. 4 (ciąg dalszy rysunku ze strony 268). Funkcjonowanie zbiorowisk roślinnych w 2 typach torfowisk.

Inną cechą różnicującą roślinność torfowisk ombrotroficznych i minerotroficznych jest ich system korzeniowy. Rośliny torfowisk wysokich (ombrotroficznych) albo nie mają wcale korzeni (torfowce), albo ich system korzeniowy wykształca się bardzo płytko w powierzchniowych warstwach gleby (KARNEY i PAWŁOWICZ 1952, HOLMEN 1964, VAKUROV 1973, GOBAT 1984). Wyjątkiem jest *Eriophorum vaginatum*, której korzenie mogą sięgać do 1 m (DICKINSON 1983).

Rośliny torfowisk minerotroficznych korzeniami się znacznie głębiej (HOLMEN 1964, GOBAT 1984). Jest to kolejna konsekwencja różnych typów zasilania wodnego oraz trofizmu zbiorowisk roślinnych.

Rośliny torfowisk ombrotroficznych pobierają pierwiastki pokarmowe i wodę głównie z opadu atmosferycznego. Powierzchnia tych torfowisk nie ulega zalewom powierzchniowym. W tym kontekście system korzeniowy jest roślinom w zasadzie niepotrzebny, bądź wykształcany jest tylko w powierzchniowych warstwach, gdzie zawarte w deszczu i pyle pierwiastki są najintensywniej przechwytywane.

Zupełnie odmienna sytuacja panuje na torfowiskach niskich (minerotroficznych). Rośliny czerpią tu składniki mineralne głównie z wody gruntowej, poza tym muszą znosić częste podtapianie i zalewanie wodą. W tych warunkach rośliny płytko korzeniące się nie mają szans na przetrwanie.

Kwestią otwartą pozostaje ustalenie zależności pomiędzy statusem troficznym roślinności obu rodzajów torfowisk a intensywnością procesów retranslokacji pierwiastków. Istnieją już jednak dane empiryczne (fragmentaryczne co prawda) udowadniające, że rośliny z torfowisk wysokich reabsorbują przykładowo znacznie większe ilości azotu z liści przed ich zrzuceniem w porównaniu z roślinami z innych siedlisk (BRADBURY i GRACE 1983).

Brzozę i sosnę (są one dominantami drzewostanów torfowisk wysokich) uznaje się za gatunki o wysokim tempie wycofywania nutrientów z opadających liści (igieł) — w przeciwieństwie do olchy (budującej drzewostan olesu często porastającego torfowiska niskie) zaliczanej do gatunków o analogicznie wolnym tempie wycofywania pierwiastków (STACHURSKI i ZIMKA 1975a, b).

Wszystkie te przesłanki wydają się wskazywać, iż tempo retranslokacji pierwiastków w obrębie roślin obniża się przy wyższym poziomie troficznym siedliska, z kolei na torfowiskach ombrotroficznych retranslokacja powinna być intensywniejsza w porównaniu do torfowisk minerotroficznych. Oczywiście nie wyklucza to indywidualnych preferencji poszczególnych gatunków roślin do innych „zachowań”, jednak trend generalny nie powinien ulec zmianie. Na podstawie badań ekosystemów leśnych ZIMKA (1989) stwierdził, iż ekosystemalny cykl krążenia pierwiastków jest realizowany na zasadzie sprzężenia zwrotnego: im bardziej wydajny jest proces retranslokacji pierwiastków (cykl wewnętrzny), tym mniej sprawny staje się cykl uwalniania pierwiastków z opadłej — bardzo zubożonej w wyniku tego procesu — materii organicznej. Wydaje się, że podobny mechanizm funkcjonuje w ekosystemach bagiennych.

Reasumując, wszystkie omawiane powyżej aspekty funkcjonowania roślin oraz fitocenoz w warunkach ombrotrofii i minerotrofii potwierdzają przedstawiony ogólny schemat funkcjonowania zbiorowisk roślinnych (rys. 4) — przeciwny dla torfowisk wysokich (ombrotroficznych) i niskich (minerotroficznych).

SOME REMARKS ON DEVELOPMENT AND FUNCTIONING OF MIRE ECOSYSTEMS IN HOLLOWES WITHOUT RUN-OFF IN THE MASURIAN LAKELAND

Summary

The studies were carried out on 238 peatlands located at the bottom of hollows without surface run-off in young glacial landscape in northeastern Poland. On the basis of phytosociological examinations phytocoenoses of 16 plant associations were identified. There were represented: reedbed and tall sedge communities, sedge and sphagnum moss communities; raised bog communities; forest and shrub communities of the class *Alnetea glutinosae*, bog coniferous forest communities of the class *Vaccinio-Piceetea*.

Two types of peatlands were found (ombrotrophic, minerotrophic) characterized by different water supply. The stratigraphic structure of chosen peat deposits is presented (Fig. 2). Reconstruction of subfossil plant communities participating in formation of peat deposits was made on the basis of detailed analyses of plant macro-remains (Fig. 3).

In actual plant communities overgrowing ombrotrophic and minerotrophic peatlands there were observed different manners of matter management (accumulation of nutrients, efficiency of primary production, matter retention, transmitting elements to matter cycling). An outcome of the observed regularities was a different functioning of plant communities in the two mire types: in the minerotrophic mire — matter management was less economic while in ombrotrophic one — more sparing and frugal (Fig. 4).

LITERATURA

- BOTCH M. S., MASING V. V., 1983. *Mire ecosystems in the USSR*. [W:] *Ecosystems of the world 4B. Mires: swamp, bog, fen and moor. Regional Studies*. GORE A. J. P. (red.). Amsterdam-Oxford-New York, 95–152.
- BRADBURY J. K., GRACE J., 1983. *Primary production in wetlands*. [W:] *Ecosystems in the world 4A. Mires: swamp, bog, fen and moor. General Studies*. GORE A. J. P. (red.) Amsterdam-Oxford-New York, 285–310.
- CHAPIN III F. S., 1980. *The mineral nutrition of wild plants*. An. Rev. Ecol. System. 11, 233–260.
- DICKINSON C. H., 1983. *Micro-organisms in peatlands*. [W:] *Ecosystems of the world. 4A. Mires: swamp, bog, fen and moor. General Studies*. GORE A. J. P. (red.). Amsterdam-Oxford-New York, 225–245.
- GOBAT J. M., 1984. *Écologie des contacts entre tourbières acides et marais alcalins dans le Haut-Jura Suisse*, Université de Neuchâtel, Institut de Botanique, Suisse. Ph. D. THESIS, manuscript, 255.
- GORE A. J. P., 1983. *Introduction*. [W:] *Ecosystems of the world 4A. Mires: swamp, bog, fen and moor. General Studies*, GORE A. J. P. (red.). Amsterdam-Oxford-New York, 1–34.
- GORHAM E., 1956a. *The ionic composition of some bog and fen waters in English Lake District*. J. Ecol. 44, 142–152.
- GORHAM E., 1956b. *On the chemical composition of some waters from the Moor House Nature Reserve*. J. Ecol. 44, 375–382.
- HEINSELMAN M. L., 1970. *Landscape, evolution, peatlands types and the environment in the Lake Agassiz Peatlands Natural Area*. Minnesota, Ecol. Monogr. 40, 235–261.
- HOLMEN H., 1964. *Forest ecological studies on drained peatland in the province of Uppland, Sweden*, parts I–III, Stud. For. suec. 16, 303.
- INGRAM H. A. P., 1967. *Problems of hydrology and plant distribution in mires*. J. Ecol. 55, 711–724.
- KARNEY J., PAWŁOWICZ A., 1952. *Brzoza*, PWRiL, Warszawa, 86.
- KLOSS M., 1992. *Differentiation and development of peatlands in hollows without run-off on young glacial terrains*. Pol. ecol. Stud. 19, 115–219.
- KLOSS M., KRUK M., WILPISZEWSKA I., 1987. *Geneza, charakterystyka przyrodnicza i przekształcenia antropogeniczne zagłębień bezodpływowych we współczesnym krajobrazie Poj. Mazurskiego*. Kosmos 36, 621–641.
- KLOSS M., WILPISZEWSKA I., 1983. *O roślinności niewielkich zagłębień bezodpływowych okolic Miłkołajek i potrzebie ich ochrony*. Chrońmy Przyrodę Ojczystą 4, 25–29.
- KLOSS M., WILPISZEWSKA I., 1985. *Vegetation of hollows without run-off in the Jorka River watershed*. Pol. ecol. Stud. 11, 209–214.
- KOBENDZA R., 1930. *Stosunki fitosocjologiczne Puszczy Kampinoskiej*. Warszawa, Nakładem Towarzystwa Naukowego Warszawskiego, 200.
- KULCZYŃSKI S., 1939–1940. *Torfowiska Polesia*. t. I i II, Kraków, 777.
- MAREK S., 1965. *Biologia i stratygrafia torfowisk olszynowych w Polsce*. Zesz. Probl. Post. Nauk roln. 57, 5–303.
- MAREK S., 1982. *Przekształcanie jezior w torfowiska*. Spraw. Wroc. Tow. Nauk. 37B, 27–30.
- MAREK S., PALCZYŃSKI A., 1962. *Torfowiska wysokie w Bieszczadach Zachodnich*. Zesz. Probl. Post. Nauk roln. 34, 255–299.
- MITSCH W. J., GOSSELINK J. G., 1986. *Wetlands*. Van Nostrand Reinhold, New York, 537.
- OŚWIT J., 1977. *Naturalne siedliska torfotwórcze jako podstawa wyróżniania jednostek przyrodniczych*. Roczn. Nauk roln., F.79, 29–50.
- PACOWSKI R., 1967. *Biologia i stratygrafia torfowiska wysokiego Wieliszewo na Pomorzu Zachodnim*. Zesz. Post. Nauk roln. 76, 100–196.
- PAWŁOWSKI B., ZARZYCKI K., 1977. *Dynamika zbiorowisk roślinnych*. [W:] *Szata roślinna Polski*. SZAFER W. i ZARZYCKI K., (red.). PWN, Warszawa. t. I, 481–502.

- PODBIELKOWSKI Z., 1960. *Zarastanie dołów potorfowych*. Monogr. Bot. 10, 1–46.
- Sjörs H., 1983. *Mires of Sweden*. [W:] *Ecosystems of the world*. 4B. *Mires: swamp, bog, fen and moor*. Regional Studies. GORE A. J. P. (red.). Amsterdam–Oxford–New York, 69–94.
- SOBOTKA D., 1967. *Roślinność strefy zarastania bezodpływowych jezior Suwałszczyzny*. Monogr. Bot. 23, 175–258.
- STACHURSKI A., ZIMKA J., 1975a. *Leaf fall and the rate of litter decay in some forest habitats*. Ekol. pol. 23, 103–108.
- STACHURSKI A., ZIMKA J., 1975b. *Methods of studying forest ecosystems: leaf area, leaf production and withdrawal of nutrients from leaves of trees*. Ekol. pol. 23, 637–648.
- SUMMERFIELD R. J., 1974. *The reliability of mire water chemical analysis data as an index of plant nutrient availability*. Plant Soil. 40, 97–106.
- TOLPA S., 1947. *Biologia torfowiska wysokiego Mchy Jelnieńskie koło Dzisny na Wilenszczyźnie*. Roczn. Łąk. i Torf. 3, 1–62.
- TOLPA S., 1960. *Przyczyny i mechanizm rozwoju torfowisk przejściowych i wysokich w północno-wschodniej części Polski*. Zesz. Probl. Post. Nauk roln. 25, 79–98.
- VAKUROV A. D., 1973. *Osobennosti rosta sosny v nekotorych sfagnovykh bolotach Bassejna r. Onega*. Lesovedenie, 6, 31–37.
- WILPISZEWSKA I., 1990. *Productivity and chemical valorization of mire vegetation in postglacial agricultural landscape*. Ekol. pol. 38, 3–72.
- WÓJCIKIEWICZ M., 1979. *Stratygrafia torfowiska Bór na Czerwonem z uwzględnieniem zespołów subsosynnych oraz rozmieszczenia i zróżnicowania współczesnych zbiorowisk roślinnych*. I. Budowa stratygraficzna torfowiska. II. Charakterystyka szaty roślinnej torfowiska. Zesz. Nauk. AR Krak. 153, 133–193.
- ZIMKA J., R., 1989. *Analysis of processes of element transfer in forest ecosystems*, Pol. col. Stud. 15, 135–212.

MARIA PAPROCKA

Instytut Immunologii i Terapii Eksperymentalnej PAN
Czerska 12, 53-114 Wrocław

PRZECIWCIAŁA MONOKLONALNE*

W 1975 roku w angielskim czasopiśmie *Nature* ukazała się praca G. Köhlera i C. Milsteina pt. *Continuous cultures of fused cells secreting antibody of predefined specificity*, która stała się prawdziwym przełomem w immunologii i w 1984 roku przyniosła autorom Nagrodę Nobla. Naukowcy ci przedstawili metodę, dzięki której można było „unieśmiertelnić” limfocyty B, zmuszając je do nieograniczonej produkcji przeciwciał o wymaganej swoistości (KÖHLER i MILSTEIN 1975).

W tamtym czasie była znana od dawna zdolność komórek nowotworowych do nieograniczonej proliferacji w warunkach hodowli *in vitro*. Wiedzano także, że pojedynczy limfocyt B może produkować tylko jeden rodzaj przeciwciała (NOSSAL i LEDERBERG 1958). Köhler i Milstein założyli, że przez połączenie (fuzję) dwu różnych komórek o wymienionych wyżej właściwościach, będzie można otrzymać jedną komórkę hybrydową, która zachowa właściwości komórek, z których powstała.

Aby w pełni zrozumieć na czym polegała wartość opisanej metody, trzeba wyjaśnić, że otrzymanie dobrej surowicy poliklonalnej (przeciwciała poliklonalnego) było, i pozostaje nadal, jedną z bardziej żmudnych i niewdzięcznych prac laboratoryjnych. Najpierw należy przygotować — to znaczy jak najlepiej oczyścić — antygen. (Jeśli nie oczyści się dobrze antygen, otrzymuje się surowicę o wielu swoistościach, a likwidowanie niepożądanych swoistości prowadzi zwykle do obniżenia aktywności tej surowicy). Następnie trzeba wielokrotnie immunizować małe zwierzęta laboratoryjne — myszy, szczury, króliki, lub, jeśli ma to być na przykład przeciwbakteryjna surowica odpornościowa, duże zwierzęta, takie jak kozy, owce czy konie.

W przypadku większości antygenów używanych do immunizacji otrzymuje się pozytywne rezultaty, ale częste są też sytuacje, gdy zwierzę nie odpowiada produkcją przeciwciał na immunizację, nie wiadomo z jakiego powodu lub odpowiada bardzo słabo. Dodatkowo w trakcie immunizacji zmienia się specyficzność, powinowactwo i miano przeciwciał w surowicy. Surowica konwencjonalna jest bowiem produktem poliklonalnej stymulacji limfocytów B. Otrzymana, nawet po immunizacji dobrze oczyszczonym antygenem, jest mieszaniną prze-

* Artykuł pod takim samym tytułem autorstwa HENRYKI DŁUGOŃSKIEJ i WIESŁAWY RUDNICKIEJ ukazał się w *Kosmosie* 1992, t. 41 nr 4.

ciwiał reagujących z różnymi epitopami (determinantami) jednego antygeny. Poza tym, przeciwciała występujące w surowicy konwencjonalnej różnią się klasą, powinowactwem, mianem i właściwościami efektorowymi, co powoduje, że praktycznie każda surowica od poszczególnego zwierzęcia (a nawet pobrana od jednego zwierzęcia, ale w różnym czasie) jest unikatową mieszaniną różnych przeciwciał. Stężenie żądanych przeciwciał w surowicy rzadko przekracza 10%. Dlatego często trzeba je oczyszczać z innych immunoglobulin normalnie występujących w surowicy (CAMPBELL 1984). Z powodu swojej wewnętrznej heterogenności surowice konwencjonalne często są zbyt mało specyficzne do wykrywania bardziej subtelnych różnic, na przykład do wykrywania antygenów o niskiej ekspresji, czy obecnych tylko na bardzo niewielkiej frakcji komórkowej.

Köhler i Milstein zaproponowali alternatywną metodę otrzymywania przeciwciał. Homogenne przeciwciało, reagujące tylko z jednym determinantem antygenowym, jest produkowane przez klon komórek pochodzący od jednej komórki hybrydowej (stąd nazwa — monoklonalne), która powstała przez fuzję komórki produkującej przeciwciało z nowotworową komórką plazmatyczną. W czasie przygotowywania komórek hybrydowych można prowadzić selekcję klonu komórek tak, aby uzyskać przeciwciało o oczekiwanej swoistości, wybranej klasy lub o innych, wybranych właściwościach biologicznych. Komórki hybrydowe — hybrydoma, można namnażać *in vitro* lub *in vivo*. Daje to możliwość uzyskania praktycznie nieograniczonych ilości monospecyficznego przeciwciała, które może być użyte przykładowo w diagnostyce, w terapii, w badaniach naukowych, a także w detekcji, produkcji i oczyszczaniu różnych białek. Prawie 100% białka w nadsączu z hodowli komórek hybrydowych to interesujące nas przeciwciało, a w płynie wysiękowym, uzyskiwanym z jamy otrzewnowej zwierzęcia można otrzymać bardzo wysokie — 20 mg/ml — stężenie przeciwciała o niewielkiej zawartości zanieczyszczających immunoglobulin mysich (CAMPBELL 1984).

Nie znaczy to jednak, że przeciwciała poliklonalne są w chwili obecnej zupełnie zbędne. Tańsze przeciwciała poliklonalne są często dogodniejsze w użyciu, ponieważ w odróżnieniu od przeciwciał monoklonalnych, łatwo wywołują reakcje immunoprecypitacji i hemaglutynacji. Wyniki takich testów nadają się do odczytania gołym okiem, jako prążki w żelach lub jako zagregowane komórki.

Przeciwciała monoklonalne natomiast mogą być użyte do wykrywania śladowych ilości badanych białek (10 ng/ml), ale testy takie wymagają wysokooczyszczonych, często znakowanych radioaktywnie odczynników oraz specjalistycznego sprzętu do odczytania reakcji. Ostatnio, gdy do immunizacji są używane oczyszczone antygeny i gdy metody oczyszczania immunoglobulin zostały znacznie ulepszone, specyficzność przeciwciał konwencjonalnych została znacznie podwyższona (CATTY 1988). Tak więc w zależności od potrzeb można stosować przeciwciała monoklonalne lub konwencjonalne. Do bardzo szczególnych celów, są stosowane mieszaniny, tak zwane koktaile przeciwciał monoklonalnych, które umożliwiając panowanie nad proporcjami przeciwciał w mieszaninie, łączą zalety przeciwciał monoklonalnych i konwencjonalnych (BRUN DEL RE 1985).

Tabela 1 zawiera zestawienie i porównanie właściwości przeciwciał monoklonalnych i konwencjonalnych.

Tabela 1

Porównanie właściwości przeciwciał konwencjonalnych i monoklonalnych

| Właściwości | Przeciwciała | |
|--|--|---|
| | konwencjonalne | monoklonalne |
| Swoistość | poli-, oligo- lub monoswoiste, reagujące z różnymi determinantami antygenowymi (epitopami) jednego antygeny zmienna (zwierzę, czas) | monoswoiste, reagujące z pojedynczymi determinantami antygenowymi stała, standardowa |
| Powinowactwo | zmienne (zwierzę, czas) | stałe, może być wybrane w czasie selekcji |
| Klasa | mieszanka przeciwciał różnych klas | jedna klasa, może być wybrana w czasie selekcji |
| Zawartość przeciwciała | do 1 mg/ml | do 100 µg/ml w hodowli <i>in vitro</i> do 20 mg/ml w płynie wysiękowym |
| Zanieczyszczające immunoglobuliny | ponad 90% | 0% w hodowli do 10% w płynie wysiękowym |
| Czystość antygeny | im bardziej oczyszczony antygen tym bardziej swoiste przeciwciała | oczyszczenie antygeny wskazane ale niekonieczne |
| Zdolność do precypitacji i aglutynacji | zwykle reaktywne w testach precypitacyjnych i aglutynacyjnych | zwykle nieaktywne w testach precypitacyjnych i aglutynacyjnych |
| Zdolność do aktywizacji komplementu | zwykle cytotoksyczne w reakcji z komplementem | często nie wywołują reakcji cytotoksycznej, zależnej od komplementu |

OTRZYMYWANIE PRZECIWCIAŁ MONOKLONALNYCH

IMMUNIZACJA

Pierwszym etapem pracy prowadzącej do uzyskania przeciwciała monoklonalnego o żądanej swoistości jest immunizacja zwierzęcia, którego komórki, zwykle komórki śledziny, zostaną następnie użyte do fuzji. Etap ten jest podobny do immunizacji zwierząt przeprowadzanej w celu uzyskania surowicy odpornościowej, lecz w tym drugim przypadku uzyskanie surowicy z krwi immunizowanego zwierzęcia kończy proces. Przy produkcji przeciwciał monoklonalnych jest to dopiero początek pracy. Zwierzęta doświadczalne, które będą dawcami „uczulonych” limfocytów B, są wielokrotnie szczepione dootrzewnowo, czasem dożylnie, wybranym antygenem rozpuszczalnym lub komórkowym. W różnych laboratoriach są stosowane z powodzeniem różne schematy immunizacji. Czasem immunizacja trwa bardzo krótko, a czasem jest wydłużona nawet do jednego roku. Zwykle w przypadku immunizacji myszy, ostatnie szczepienie wybranym antygenem jest przeprowadzane 3–4 dni przed pobraniem komórek do fuzji. Przed fuzją należy sprawdzić, czy w surowicy immunizowanego zwierzęcia można wykryć interesujące nas przeciwciała poliklonalne. Wynik pozytywny potwierdza skuteczność immunizacji, ale nie przesądza o pozytywnym wyniku fuzji. Wynik negatywny kwalifikuje zwierzę do dalszej immunizacji. Test

jest przeprowadzany także w celu wypróbowania metody przesiewowej, która będzie następnie użyta do selekcji klonów komórkowych, produkujących przeciwciała o pożądanych swoistościach i innych właściwościach biologicznych.

Najczęściej są produkowane obecnie komórki hybrydoma, w których „uczulona” komórka B pochodzi od myszy lub szczura. Produkcja ludzkich komórek hybrydowych jest hamowana zarówno przez brak dobrych, ludzkich linii plazmocytoza, jak i trudności z uzyskaniem limfocytów B. Limfocyty B pochodzą zwykle z limfocytów krwi obwodowej albo z węzłów lub śledzion pobranych w czasie operacji. Liczba limfocytów B jest jednak stosunkowo niska, ponieważ ze względów etycznych, nie przeprowadza się specjalnej immunizacji dawców komórek B, toteż wydajność fuzji jest bardzo niska. Czasami próbuje się też uczulać *in vitro* ludzkie limfocyty B na różne antygeny. Immunizacja taka trwa 3–5 dni. Wymagane jest do niej bardzo złożone medium, w którego skład wchodzi przynajmniej trzy interleukiny: Il-2, Il-4, Il-6 oraz różne niespecyficzne immunostymulatory, jak na przykład dipeptyd muramylowy. Immunizację taką przeprowadza się używając bardzo niskich stężeń antygeny. Wyniki immunizacji *in vitro* są jednak niepowtarzalne i nieprzewidywalne. Jeśli udaje się „immunizować” komórki B *in vitro* i przeprowadzić fuzję, to znakomita część przeciwciał produkowanych przez komórki hybrydoma jest klasy IgM. Przeciwciała tej klasy sprawiają znaczne kłopoty przy oczyszczaniu i są niedogodne do stosowania w wielu testach immunologicznych (BORREBAECK 1988).

FUZJA

Po uzyskaniu limfocytów B, zdolnych do produkcji przeciwciał reagujących z antygenem użytym do immunizacji, przystępuje się do zasadniczego etapu produkcji przeciwciał monoklonalnych, to jest do połączenia (fuzji) uczulonych limfocytów z komórkami plazmocytoza. W chwili obecnej istnieje wiele mysich i szczurzych linii plazmocytoza, które mogą być używane jako partnerzy do fuzji. Są to linie z defektem genetycznym, zwykle dotyczącym enzymu HGPRT (fosforybozylo transferaza hypoksantynowo-guaninowa). Dodatkową cechą wielu linii plazmocytoza, która kwalifikuje linię jako dobrego partnera do fuzji, jest utrata zdolności produkcji własnych immunoglobulin. (Komórki produkujące własne immunoglobuliny po hybrydyzacji produkują mieszaniny przeciwciał, co wymaga dodatkowego oczyszczenia interesującego nas przeciwciała).

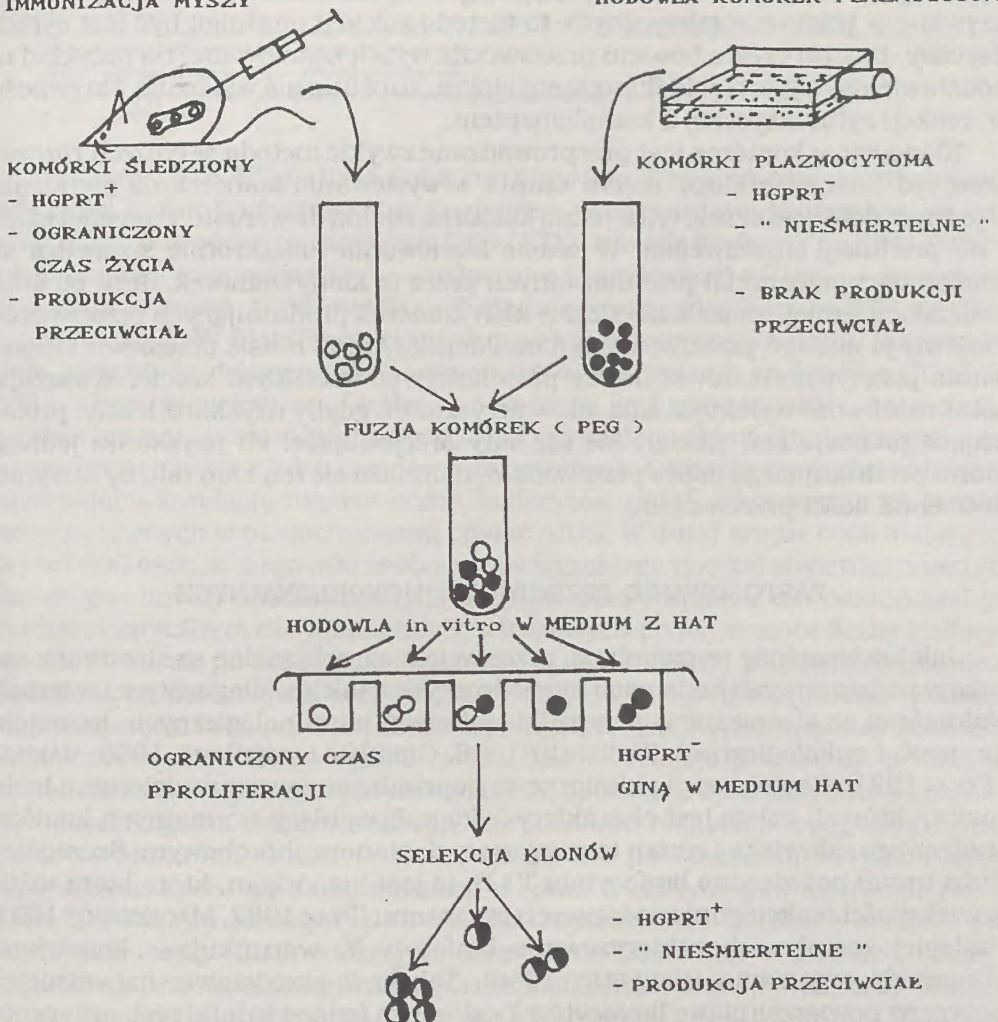
Najczęściej stosowanym czynnikiem wywołującym łączenie się błon komórkowych jest glikol polietylenowy (PEG). Powoduje on sklejanie się błon komórkowych, ale mechanizm jego działania nie jest w pełni poznany. Glikol polietylenowy jest polimerem o masie cząsteczkowej od 200 do 20 000. Do fuzji używa się PEG 600–6000, ale zwykle, także w naszym laboratorium, używany jest PEG 1500. Zwykle reakcję łączenia komórek przeprowadza się używając 50% roztworu PEG w temperaturze 37°C w czasie 1–3 minut. Czasem obniża się stężenie PEG, a wydłuża czas fuzji. Po dokładnym odplukaniu PEG, który jest toksyczny dla komórek przy dłuższym kontakcie, komórki są wysiewane do odpowiednio przygotowanych, plastikowych płytek hodowlanych 24- lub 96-dółkowych. Komórki są hodowane po fuzji w medium hodowlanym wzbogaconym o HAT. Medium HAT (skrót od hypoksantyna, aminopteryna, tymidyna) to medium

selekcjonujące, nie pozwalające na wzrost komórek mających defekt dotyczący enzymu HGPRT. Aminopteryna zawarta w medium HAT jest silnym inhibitorem reduktazy dihydrofoliowej — enzymu używanego przez komórki do produkcji puryn i pirymidyn *de novo*. Normalne komórki wystawione na działanie aminopteryny uruchamiają zastępcze szlaki metaboliczne produkcji pirymidyn, z udziałem kinazy tymidynowej (która używa zawartą w medium HAT tymidynę). Puryny natomiast mogą być produkowane z egzogennej hypoksantyny przy udziale enzymu HGPRT.

Na rysunku 1 zaznaczono, że do fuzji są używane zwykle komórki plazmocyto-
cytoma HGPRT⁻. Komórki te w medium HAT nie mają szansy podjąć proliferacji, jeżeli nie ulegną fuzji z HGPRT⁺ limfocytami B. Z kolei czas życia limfocytów B *in*

IMMUNIZACJA MYSZY

HODOWLA KOMÓREK PLAZMOCYTOMA



Rys.1. Schemat otrzymywania przeciwciał monoklonalnych.

in vitro jest ograniczony, tak więc w hodowli z medium HAT mają szansę przeżyć tylko komórki będące hybrydami — limfocytu B i komórki plazmatycznej.

PRZESIEW I KLONOWANIE KOMÓREK HYBRYDOWYCH

Jest wiele metod immunologicznych, które mogą być zastosowane do wykrywania komórek produkujących przeciwciała o wymaganych swoistościach i właściwościach. Metody przesiewowe, używane do wyboru klonów pozytywnych, muszą być proste i szybkie (CATTY 1988, LANGONE i VANAHIS 1986, GODING 1983). Z drugiej jednak strony muszą dawać odpowiedź jednoznaczną, gdyż w ciągu kilku godzin trzeba zadecydować, które klony produkujące przeciwciała należy poddać dalszemu subklonowaniu. Z dużej liczby klonów pozytywnie reagujących z antygenem należy wybrać takie, które przynajmniej potencjalnie, będą najlepsze do celu, do którego są przygotowywane. Jeśli przeciwciała ma być używane w teście cytotoksycznym, to metodą selekcji powinien być test cytotoksyczny. Bardzo często bowiem przeciwciała wyselekcjonowane, na przykład na podstawie reakcji w teście fluorescencyjnym, zupełnie nie wykazują aktywności w reakcji cytotoksycznej z komplementem.

Klonowanie komórek jest przeprowadzane zwykle metodą seryjnych rozcieńczeń, to znaczy takiego rozcieńczania i wysiewania komórek na płytki, aby w jednym dołku umieścić tylko jedną komórkę zdolną do wzrostu w postaci klonu i do produkcji przeciwciała. W czasie klonowania kilkakrotnie sprawdza się właściwości przeciwciał produkowanych przez te klony komórek. Jeśli po kilku podziałach jednej komórki uzyskamy klon komórek produkujących przeciwciała, możemy je nazwać przeciwciałem monoklonalnym. W czasie przesiewu i klonowania pozytywne hodowle należy przechowywać w ciekłym azocie, stwarzając sobie możliwość wykorzystania ich w przyszłości, gdyby uzyskane klony, produkujące przeciwciała, okazały się nie satysfakcjonujące. Po uzyskaniu jednego klonu produkującego dobre przeciwciała, namnaża się ten klon tak, by otrzymać potrzebne ilości przeciwciała.

ZASTOSOWANIE PRZECIWCIAŁ MONOKLONALNYCH

Jak już wcześniej wspomniano, przeciwciała monoklonalne są stosowane szeroko w podstawowych badaniach biomedycznych a także w diagnostyce i w terapii. Najczęściej są stosowane w przypadku schorzeń immunologicznych, hematologicznych i onkologicznych (BEVERLEY 1986, GRIGNANI i współaut. 1985, VAICKUS i FOON 1991). Zastosowania kliniczne są poprzedzone zawsze wieloletnimi badaniami, których celem jest charakterystyka subpopulacji normalnych komórek u zdrowego człowieka i zmian towarzyszących stanom chorobowym. Szczególnie dużo uwagi poświęcono limfocytom T i B, to jest komórkom, które biorą udział w większości reakcji odpornościowych organizmu (PTAK 1987, MACKIEWICZ 1991). Najlepiej zostały scharakteryzowane limfocyty T, warunkujące komórkową odpowiedź organizmu (BEVERLEY 1986). Tabela 2 przedstawia najważniejsze antygeny powierzchniowe limfocytów T człowieka (odpowiedniki tych antygenów znajdują się na komórkach T wszystkich ssaków).

Tabela 2

Markery powierzchniowe limfocytów T

| Antygen | Reaktywność |
|-----------------|---|
| CD ¹ | tymocyty, niedojrzałe limfocyty |
| CD 2 | receptor dla SRBC ² , pan T |
| CD 3 | komponenta receptora dla antygeny pan T |
| CD 4 | komórka helperowa/induktorowa |
| CD 5 | pan T + B CLL ³ |
| CD 6 | pan T + B CLL |
| CD 7 | pan T |
| CD 8 | komórka supresorowa/cytotoksyczna |
| CD 25 | receptor dla IL-2 ⁴ , aktywowane limfocyty T |

¹ CD — cluster of differentiation — antygen różnicowania

² SRBC — sheep red blood cells — krwinki czerwone owcy

³ BCLL — B chronic lymphocytic leukemia — chroniczna białaczka limfocytarna wywodząca się z limfocytów B

⁴ IL-2 — interleukina 2

Antygeny CD2, CD3 i inne antygeny typu pan T są używane do oznaczenia całkowitej liczby limfocytów T u pacjentów. Wzajemnie wykluczające się, na limfocytach obwodowych, antygeny CD4 i CD8 dzielą te limfocyty na dwie główne subpopulacje, to znaczy CD4⁺ — helperowe (pomocnicze) i CD8⁺ — cytotoksyczne (supresorowe). U zdrowych osobników proporcja limfocytów CD4 do CD8 wynosi około 2. W niektórych stanach patologicznych ogólna liczba limfocytów ulega zmianie (zwiększeniu lub zmniejszeniu) a proporcja limfocytów CD4⁺ do CD8⁺ ulega odwróceniu. Liczbę i proporcje limfocytów T określa się często w zaburzeniach immunologicznych, w chorobach autoimmunologicznych, po przeszczepach szpiku lub narządów wewnętrznych. Ostatnio stwierdzono bardzo interesującą korelację między liczbą limfocytów CD4⁺ a konwersją pacjentów seropozytywnych w pełnoobjawową postać AIDS. W dużej grupie osób badanych (ponad 600 osób, z czego 300 osób z grupy wysokiego ryzyka) stwierdzono w tym okresie gwałtowny spadek liczby limfocytów CD4⁺. Spadek ten następował po charakterystycznym dla wielu chorób wirusowych podwyższeniu liczby limfocytów CD8⁺ zaraz po zakażeniu (SCOTT i KAUFMAN 1991). W pewnych stanach chorobowych ma miejsce proliferacja limfocytów T, które rozpoznają i niszczą własne komórki lub komórki przeszczepianych narządów, na przykład serca czy nerki (tzw. reakcja GvH — graft versus host — reakcja przeszczep przeciwko gospodarzowi). Dotychczas pacjentom takim podawano cytotoksyczne preparaty powodujące ogólną immunosupresję. Po poznaniu różnych subpopulacji limfocytów T, biorących udział w tych reakcjach i po określeniu ich markerów powierzchniowych, są podejmowane, z coraz większym powodzeniem, próby obniżenia liczby i funkcji tych komórek. Zastosowanie kliniczne znalazło już przeciwciała anty CD3, które jest szczególnie skuteczne w stanach ostrego odrzucania przeszczepionej nerki (*Ortho Multicenter Transplant Study Groups*, 1985). Stwierdzono, że bardzo korzystne efekty powoduje stosowanie jednocześnie kilku przeciwciał monoklonalnych (QIN i współaut. 1989). Podjęto także próby stosowania przeciwciała anty CD25, które powinno eliminować komórki akty-

wowane czyli te, które w danym momencie biorą udział w reakcji immunologicznej, oszczędzając jednocześnie inne komórki immunologicznie kompetentne.

Określono także całą grupę antygenów charakterystycznych dla limfocytów B, których aktywność stanowi o sprawności odpowiedzi humoralnej organizmu (ZOLA 1987). Najważniejsze z nich są przedstawione w tabeli 3.

Tabela 3

Markery powierzchniowe limfocytów B

| Antygen | Reaktywność |
|-------------------|-----------------------------------|
| CD ¹ 9 | komórki pre B |
| CD 10 | komórki pre B, CALLA ² |
| CD 19 | pan B |
| CD 20 | pan B |
| CD 21 | dojrzałe limfocyty B |
| CD 22 | subpopulacja limfocytów B |
| CD 23 | aktywowane limfocyty B |
| CD 24 | pan B |
| CD 72 | pan B |
| CD 75 | dojrzałe limfocyty B |
| CD 78 | pan B |

¹CD — cluster of differentiation — antygen różnicowania

²CALLA — common acute lymphoblastic leukemia antigen

Precyzyjne określenie markerów fenotypowych normalnych limfocytów T i B doprowadziło do stwierdzenia, że niektóre z nich mogą być markerami nowotworowymi, na przykład antygen CD10, charakterystyczny dla wczesnych stadiów rozwojowych normalnych limfocytów B ma wysoką ekspresję na komórkach CALLA⁺ ostrej białaczki limfatycznej (BEVERLEY 1986). Antygeny CD5 i CD6, występujące normalnie na limfocytach T, występują także na limfocytach B w przewlekłej białaczce limfatycznej.

Najszerze zastosowanie znalazły przeciwciała monoklonalne w diagnostyce chorób układu krwiotwórczego. W wielu nowotworach hematologicznych, komórki zmieniają swoją morfologię i właściwości tak, że prawidłowe określenie komórki, której ta zmiana dotyczy, jest trudne lub niemożliwe. Typowanie rodzaju komórek, które uległy procesowi nowotworzenia, na przykład w białaczkach u dzieci, jest szczególnie ważne, ponieważ w zależności od rodzaju białaczki są stosowane różne rodzaje leków i schematy leczenia. Przy dobrze zdiagnozowanej białaczce i odpowiednio dobranej chemioterapii całkowite wyliczenia można uzyskać nawet u 90% pacjentów.

Największe nadzieje wiązano z wykorzystaniem przeciwciał monoklonalnych w diagnostyce i terapii nowotworów. Oczekiwano przede wszystkim wykazania istnienia specyficznych antygenów nowotworowych TSA (tumor specific antigens). Zastosowanie bardzo czułych odczynników, jakimi są przeciwciała monoklonalne, pozwoliło na stwierdzenie, że tylko w bardzo nielicznych przypadkach istnieją antygeny swoiste dla nowotworu. Do takich antygenów zaliczyć można immunoglobuliny produkowane przez nowotworowe limfocyty B, czy białka

będące produktem zmutowanych onkogenów komórkowych. Inne wykrywane antygeny, to raczej antygeny towarzyszące nowotworom — TAA (tumor associated antigens). Antygeny te mają wysoką ekspresję na komórkach nowotworowych, ale wykryć je można także na komórkach prawidłowych, na przykład pochodzących z tego samego listka zarodkowego, lub na komórkach tej samej tkanki w różnych okresach rozwoju osobniczego (np. w okresie płodowym; RADZIKOWSKI i WIĘDŁOCHA 1988). Antygenami najlepiej poznanymi, które znalazły zastosowanie w diagnostyce oraz monitorowaniu postępów leczenia (KAWIAK 1991) przykładowo są:

AFP — alfa fetoproteina, występująca w rakach wątroby, jąder, jajnika,

CEA — antygen karcinoembrionalny (carcinoembrional antigen) występujący w rakach przewodu pokarmowego,

β -HCG — beta gonadotropina kosmówkowa występująca w rakach jąder, macicy i jajnika.

Trwają także próby znalezienia markerów dla innych typów nowotworów, na przykład dla niewrażliwych na chemioterapię czerniaków czy raków trzustki. Z ostatnich lat pochodzą próby praktycznego wykorzystania receptora dla epitelialnego czynnika wzrostowego (EGFR) jako markera nowotworów wywodzących się z komórek nabłonkowych. EGFR występuje na komórkach normalnych tkanek z bardzo niską ekspresją. Znacznie podwyższoną ekspresję EGFR stwierdzono w wielu typach nowotworów człowieka, takich jak przykładowo nowotwory mózgu, płuc, nerek czy pęcherza. Komórki niektórych nowotworów mają ekspresję EGFR podwyższoną nawet 1000 razy, co umożliwiło radioimmunolokalizację tych nowotworów przy zastosowaniu przeciwciała anty — EGFR wyznakowanego promieniotwórczym izotopem indu (In^{111}) (GOLDENBERG i współaut. 1989).

Przeciwciała, które wykazują wybiórczą reaktywność z antygenem swoistym lub towarzyszącym nowotworom, mogą być używane do diagnostyki i terapii w postaci natywnej lub po zmodyfikowaniu. Podawanie przeciwciał w formie natywnej ma zwykle na celu wywołanie reakcji cytotoksycznej, zależnej od komplementu CDC (complement dependent cytotoxicity) lub reakcji typu ADCC (antibody dependent cell cytotoxicity), w której komórki gospodarza, głównie monocyty i makrofagi, mogą niszczyć opłaszczoną przeciwciałem komórkę nowotworu. Często jednak stosuje się mysie przeciwciała w formie zmodyfikowanej, na przykład przez usunięcie z przeciwciała fragmentu, który nie jest konieczny do związania się przeciwciała z antygenem, a na który powstaje najsilniejsza odpowiedź immunologiczna (HALE i współaut. 1988). Inny często stosowany sposób modyfikacji przeciwciał to wspomniane już wcześniej przyłączenie do przeciwciała izotopów promieniotwórczych, pozwalające na lokalizację guza nowotworowego i przerzutów (GOLDENBERG i współaut. 1989, DIVGI i współaut. 1991), a czasem także na lokalne napromieniowanie tkanki nowotworowej, co może dać widoczny efekt leczniczy. Do przeciwciał przyłączano także leki przeciwnowotworowe lub inne wysoko toksyczne preparaty. Pozwala to znacznie ograniczyć uboczne działanie toksyczne tych leków na komórki normalne. Lekami, które były z powodzeniem zastosowane po skoniugowaniu z przeciwciałami monoklonalnymi, są między innymi daunorubicyna, chlorambucil czy metotreksat (SEDLACEK 1988). Poza lekami przeciwnowotworowymi do łączenia

z przeciwciałami wybrano także toksyny roślinne i bakteryjne, które są najsilniejszymi ze znanych trucizn komórkowych. Do zabicia jednej komórki jest potrzebna teoretycznie jedna cząsteczka (praktycznie mniej niż 10 cząsteczek) rycyny — toksyny uzyskiwanej z nasion rącznika (*Ricinus communis*). Preparaty uzyskane przez połączenie przeciwciała z toksyną są nazywane immunotoksynami. Mają one bardzo wysoką aktywność cytotoksyczną *in vitro* ograniczoną tylko do tych komórek, które na powierzchni mają antygen, z którym reaguje przeciwciało użyte do wytworzenia immunotoksyny (WIĘDŁOCHA i współaut. 1989, PAPROCKA i współaut. 1990). Immunotoksyny są obecnie stosowane, z dużym powodzeniem, do eliminacji *in vitro* różnych typów komórek (białaczkowych, nowotworowych i limfocytów T) przed transplantacjami szpiku. Do zastosowania w terapii są przygotowywane, między innymi, dwie immunotoksyny — Xoma Zyme 791 i Xoma Zyme H-65. (BYERS i współaut. 1989, BYERS i współaut. 1990). Pierwsza z nich rozpoznaje antygen obecny na komórkach nowotworów pochodzących z jajnika i okrężnicy, a druga reaguje z limfocytami CD5⁺ chronicznej białaczki szpikowej typu B oraz chłoniaka typu T. Jako czynnik toksyczny w obydwu immunotoksynach został zastosowany łańcuch A rycyny. Efektywność działania immunotoksyn u pacjentów jest, niestety, znacznie niższa niż w systemach eksperymentalnych *in vitro*, ale zachowują one swoistość działania.

Ocena rzeczywistej przydatności terapeutycznej immunotoksyn wymaga jednak czasu. Przedkliniczne i kliniczne przetestowanie jednego preparatu trwa bowiem od jednego do trzech lat. Następnie aktywność preparatu jest oceniana i są podejmowane próby tworzenia następnej generacji leku o poprawionych właściwościach farmakologicznych o zmienionej toksyczności, lub immunogenności (VITETTA i współaut. 1993).

Tak jak w przypadku natywnych przeciwciał, istnieje wiele problemów związanych z terapeutycznym zastosowaniem immunotoksyn. Najważniejsze wynikają z braku dostępności do całego guza nowotworowego, co jest spowodowane jego masą i słabym unaczynieniem. Znaczną przeszkodę stanowi też wolny antygen, złuszczone z komórek nowotworowych, krążący w surowicy pacjenta, który, jako łatwiej dostępny, w pierwszej kolejności reaguje z przeciwciałem lub immunotoksyną, neutralizując je. Komórki nowotworowe są zwykle zróżnicowane pod względem ekspresji antygeny. Komórki o niskiej ekspresji lub negatywne nie są zabijane. Dużym problemem terapeutycznym jest także, powstająca w trakcie stosowania przeciwciał i immunotoksyn, odpowiedź immunologiczna pacjenta na podawane, głównie mysie, przeciwciała. Odpowiedź tego typu (HAMA — human anti mouse) może całkowicie zniwelować terapeutyczną efektywność preparatu (SEDLACEK 1988). Podjęto więc próby, by na drodze manipulacji genetycznych, z mysich przeciwciał zachować jedynie rejony V — odpowiedzialne za swoistość przeciwciała, natomiast rejony stałe C zastąpić fragmentami przeciwciał ludzkich. Uzyskane w ten sposób przeciwciała, (nazywane często humanized, chimeric lub CDR grafted antibodies) mają rzeczywiście znacznie lub nawet całkowicie zmniejszoną immunogenność (WINTER i HARRIS 1993).

Z wieloma problemami, wynikłymi przy stosowaniu przeciwciał w klinice, badacze już się uporali, co pozwala mieć nadzieję na postęp w stosowaniu przeciwciał monoklonalnych w klinice w najbliższym czasie. Wydaje się, że przynajmniej niektóre nowotwory człowieka będą mogły być leczone bardziej

efektywnie niż obecnie, przy stosunkowo ograniczonej toksyczności ogólnej postępowania leczniczego (HALE i współaut. 1988, BYERS i współaut. 1989)

MONOCLONAL ANTIBODIES

S u m m a r y

The technique of cell fusion has been applied to solve different problems in biomedical sciences, like, e.g., that of recessive or dominant nature of malignancy, but the most frequently it is applied for production of monoclonal antibodies.

In the paper, general properties and applications of monoclonal antibodies are presented. The results of therapeutic attempts at using monoclonal antibodies are still less impressive than expected. It seems however possible that understanding of the fate of an antibody injected into the patient's organism will lead to considerably improved therapeutic result.

LITERATURA

- BEVERLEY P. C., 1986. *Monoclonal Antibodies. Methods in Hematology*. t. 3, Churchill Livingstone, Oxford.
- BORREBAECK C. A. K., 1988. *In Vitro Immunization in Hybridoma Technology Progress in Biotechnology*. t. 5, Elsevier, The Netherlands, Amsterdam.
- BRUN DEL RE G. Ü., STERN A., C., BAUMGARTNER C., KNAPP W., HIRT A., MORELL A., BUCHER U., WAGNER H. P., 1985. *Purging of bone marrow with the anti Calla antibodies VIL-AL, VIB-E3 and VIB-C5 as a prerequisite for autologous bone marrow transplantation*. *Exp. Hematol.* 13, Suppl. 17, 54-62.
- BYERS V. S., HENSLEE P. J., KERNAN N. A., 1990. *Use of an anti-pan T-lymphocyte ricin A chain immunotoxin in steroid resistant acute Graft versus Host Disease*. *Blood*. t. 75, 7, 1426-1432.
- BYERS V. S., RODVIEN R., GRANT K., DURRANT L., G., HUDSON H. K., BALDWIN R. W., SCANNON P. J., 1989. *Phase I study of monoclonal antibody ricin A chain immunotoxin, Xoma Zyme 791 in patients with metastatic colon cancer*. *Cancer Res.* 49, 6153-6160.
- CAMPBELL A., 1984. *Monoclonal antibody technology. Laboratory Techniques in Biochemistry and Molecular Biology*. t. 13, Elsevier, Amsterdam.
- CATTY D., 1988. *Antibodies*. t. 1. *A practical approach*. IRL Press, Oxford.
- DIVIGI C. R., WELT S., KRIS M., REAL F. X., YEH S., GRALLA R., 1991. *Phase I and imaging trial of indium 111-labeled Anti-Epidermal Growth Factor Receptor Monoclonal Antibody 225 in patients with squamous cell lung carcinoma*. *J. Natl. Cancer Inst.* t. 83, 2, 97-105.
- GODING J. W., 1983. *Monoclonal Antibodies: Principles and practice*. Academic Press, Orlando.
- GOLDENBERG A., MASUI H., DIVIGI C., KAMRATH H., PENTLOW K., MENDELSON J., 1989. *Imaging of human tumor xenograft with Indium-111-labeled Anti Epidermal Growth Factor Receptor monoclonal antibody*. *J. Natl. Canc. Inst.* t. 81, 21, 1616-1625.
- GRIGNANI F., MARTELLI M. F., MASON C. Y., 1985. *Monoclonal Antibodies in Haematology*. Raven Press, New York.
- HALE G., CLARK M. R., MARCUS R., WINTER G., DYER M. J. S., PHILLIPS J. M., WALDMAN H., 1988. *Remission Induction in non Hodgkin Lymphoma with Reshaped Human Monoclonal Antibody Campath 1H*. *Lancet*. 2, 1394-1395.
- KAWIAK J., 1991. *Ultrastruktura i funkcja komórki*. t. 5, PWN, Warszawa.
- KÖHLER G., MILSTEIN, 1975. *Continuous cultures of fused cells secreting antibody of predefined specificity*. *Nature*. 365, 495-497.
- LANGONE J. J., VAN VUNAKIS H., 1986. *Immunochemical Techniques, Methods in Enzymology*. t. 121. Academic Press, Orlando, USA.
- MACKIEWICZ S., 1991. *Immunologia*. PZWL, Warszawa.
- NOSSAL G. J. V., LEDERBERG J., 1958. *Antibody production by single cells*. *Nature*. 188, 1419-1420.
- Ortho Multicenter Transplant Study Groups, 1985. *A randomized clinical trial of OKT 4 monoclonal antibody for acute rejection of cadaveric renal transplantants*. *New England J. Med.* 313, 337-3425.

- PAPROCKA M., WIĘDŁOCHA A., RADZIKOWSKI C., 1990. *Mouse L1210V leukemia as a model to analyse efficiency of leukemic cell elimination by immunotoxin, antibody and complement and cytostatic agents.* In *Vivo*. 4, 209-214.
- PTAK W., 1987. *Podstawy immunologii. Podręcznik dla studentów medycyny.* PZWL, Warszawa.
- QIN S., COBBOLD S., BENJAMIN R., WALDMAN M., 1989. *Induction of classical transplantation tolerance in the adult.* *J. Exp. Med.* t. 169, 779-794.
- RADZIKOWSKI C., WIĘDŁOCHA A., 1988. *Przeciwciała monoklonalne i ich zastosowanie w onkologii.* Problemy Biotechnologii. Wszechnica PAN, Ossolineum.
- SCOTT P., KAUFMAN S., 1991. *The role of T subsets and cytokines in the regulation of infection.* *Immunology Today*. t. 12, 10, 346-348.
- SEDLACEK H. H., 1988. *Monoclonal Antibodies in Tumor Therapy.* Karger, München.
- SZKUDIŁAREK J., STEUDEN J., SALWA J., RADZIKOWSKI C., 1984. *Cell surface antigens of L1210 leukemia recognized by monoclonal antibodies.* *Arch. Immunol. Ther. Exper.* 32, 671-675.
- VAICKUSL., FOONK. A., 1991. *Overview of monoclonal antibodies in the diagnosis and therapy of cancer.* *Cancer Invest.* 2, 195-209.
- VITETTA E.S., THORPE P.E., UHR J., 1993. *Immunotoxins: magic bullets or misguided missiles?* *Immunology Today*. t. 14, 6, 252-259.
- WIĘDŁOCHA A., SALWA J., PAPROCKA M., STEUDEN J., RADZIKOWSKI C., 1989. *Specific killing of mouse leukemic cells with α -chain immunotoxin.* *Arch. Immunol. Ther. Exper.* 37, 101-113.
- WINTER G., HARRIS W. J., 1993. *Humanized antibodies.* *Immunology Today*. t. 14, 6, 243-246.
- ZOLA H., 1987. *The surface antigens of human B lymphocytes.* *Immunology Today*. t. 8, 10, 308-315.

JÓZEF BANASZAK, BARBARA IZDEBSKA

*Katedra Biologii i Ochrony Środowiska
Wyższej Szkoły Pedagogicznej
Chodkiewicza 51, 85-064 Bydgoszcz*

WPLYW SKAŻEŃ ŚRODOWISKOWYCH NA PSZCZOŁY DZIKO ŻYJĄCE, PSZCZOŁĘ MIODNĄ I PRODUKTY PSZCZELE

WSTĘP

Postępująca degradacja środowiska przyrodniczego spowodowała konieczność podjęcia określonych działań, mających na celu uzyskanie i gromadzenie informacji o stopniu skażenia przyrody, a także badań nad wpływem skażeń na stan zwłaszcza biologicznych składników środowiska.

Poziom skażenia środowiska przyrodniczego systematycznie wzrasta, z roku na rok zwiększa się ilość nie wykorzystanych odpadów przemysłowych (kopalnie, huty, przemysł węglowy, siarkowy, miedziowy, ołowiuo-cynkowy, popioły i żużle z elektrowni i elektrociepłowni), rośnie emisja toksycznych gazów (SO_2 , tlenki azotu, CO, pyły), nieodpowiedzialne zrzuty do mórz odpadów radioaktywnych, awarie w siłowniach jądrowych i radioaktywne wycieki stwarzają ryzyko skażenia promieniotwórczego, zaś metody nawożenia gleby i stosowanie pestycydów niezgodnie z zaleceniami w istotny sposób zakłócają równowagę ekologiczną.

W wielu krajach, również w Polsce, są prowadzone na szeroką skalę obserwacje oraz są doskonalone metody badawcze, dzięki którym jest możliwe coraz bardziej precyzyjne oznaczenie stopnia zanieczyszczenia określonego terytorium. Obok metod fizyko-chemicznych coraz częściej wykorzystuje się naturalne wskaźniki, wśród których na szczególną uwagę zasługują owady zapylające. Ze względu na specyficzny tryb życia i ścisły związek z roślinnością kwiatową, pszczoły, zwłaszcza oblatujące równomiernie teren wokół pasieki, stanowią dobry wskaźnik jakości środowiska, w którym żyją. Rodzina pszczela ma kontakt ze środowiskiem o powierzchni 12 km^2 . Oprócz tkanek pszczół, informacji o zanieczyszczeniu środowiska mogą dostarczać także produkty pszczele: miód, pierzga, pyłek, propolis i wosk. Aby powstał 1 kg miodu gryczanego, pszczoły zbieraczki muszą odwiedzić 2,5 miliona kwiatów. Pasieki tworzą gęstą sieć punktów obserwacyjnych niemal pod każdą szerokością geograficzną, a pobieranie próbek pszczół i produktów pszczelich jest proste. Dla przykładu, w Rzymie w połowie lat 80. przeprowadzono badania środowiska miejskiego za pośrednictwem pszczół. Przeanalizowano około 200 prób miodu ze źródeł miejskich, w celu określenia występowania w nich ołowiu i uzyskania tym sposobem nowej mapy rozkładu skażenia tym pierwiastkiem (ACCORTI i PERSANO ODDO 1987).

Należy podkreślić, że pojęcie pszczół w niniejszym artykule odnosi się do całej nadrodziny Apoidea; chodzi zatem nie tylko o pszczołę miodną *Apis mellifera* L., ale również o wszystkie pozostałe gatunki dziko żyjące, również pszczoły samotnice i trzmiele. Pszczoły można wykorzystywać zarówno jako wskaźniki reakcji na zanieczyszczenia (wpływ szkodliwych substancji na czerw, dorosłe owady i produkcję miodu), jak też jako wskaźniki nagromadzenia zanieczyszczeń.

Od wielu lat w Puławach i w innych ośrodkach naukowych kraju są prowadzone badania zmierzające do określenia przyczyn zatruc pszczoły miodnej (WÓJTOWSKI i HESS 1967, WILKANIEC 1979, WILKANIEC i WÓJTOWSKI 1979, GROMISZ 1980, 1981, 1982a, b, c, 1983, 1984, 1985, 1988, 1990, SZYMANIUK i ZALEWSKI 1984, SZYMANOWSKA-BIELAWSKA 1981, TOMASZEWSKA 1991 i inne prace). Inne badania precyzyjnie wykazują stopień kumulacji metali ciężkich i innych szkodliwych substancji w ciałach owadów i w produktach pszczelich (SMOLARZOWA i ŁĘSKI 1963, HURNY i ZIĘBA 1982, WILKANIEC i współaut. 1985, KRZYSZTOFIK 1990, LIPIŃSKA i ZALEWSKI 1989, 1990, MIĘDZYBRODZKA i współaut. 1987, MIĞUŁA i współaut. 1991 i inne prace), poziom radioaktywności tych produktów (SKIBA i współaut. 1987) oraz wpływ zanieczyszczenia powietrza i gleby (HERÓD i MIĘDZYBRODZKA 1984a, b). Nie bez znaczenia są także obserwacje zachowania się pszczół w polu elektromagnetycznym, bowiem ich wyniki stanowią cenną wskazówkę dla pszczelarzy odnośnie do właściwej lokalizacji pasiek (ZEŃCZAK 1989, PAŁACH 1991, KASPRZYK i MIĞACZ 1992). Zmieniający się krajobraz rolniczy oraz intensywne metody gospodarowania w istotny sposób wpływają na liczebność i jakościową strukturę populacji owadów zapylających (BANASZAK 1983, 1987, 1993, PAWLIKOWSKI 1989, CIERZNIK 1991).

Wartość wszystkich wymienionych wyżej badań ma szczególne znaczenie, bowiem jednoznacznie wykazano w nich wyraźne związki między skażeniem pszczół i ich produktów, a stopniem uprzemysłowienia, zanieczyszczenia, rozwojem komunikacji, czy też z uproszczeniem krajobrazu rolniczego. W piśmiennictwie są również doniesienia o wpływie różnych szkodliwych czynników na stan populacji dziko żyjących pszczół. Wszystkie te zagadnienia są przedmiotem rozważań w niniejszym artykule.

ZATRUCIA PSZCZÓŁ PRZEZ ŚRODKI OCHRONY ROŚLIN

Rolnictwo, które tak często nie może się obejść bez działalności zapylającej pszczół, stanowi jednocześnie źródło zagrożeń dla wielu pożytecznych owadów zapylających. Intensyfikacja produkcji roślinnej wymaga stosowania środków chemicznych, chroniących plantacje przed chorobami, szkodnikami i chwastami. Niewłaściwie jednak przeprowadzone zabiegi ochronne powodują ciągle jeszcze poważne straty w pasiekach, giną przy tym również inne owady zapylające. Przeciwnie szkodnikom na kwitnące rośliny uprawne stosuje się dziś około 30 rodzajów insektycydów (FILIPOWICZ i współaut. 1993).

Środki ochrony roślin, czyli pestycydy, dzieli się na kilkanaście grup według różnych kryteriów. W praktyce rolniczej przyjął się podział ze względu na ich przeznaczenie. Biorąc pod uwagę stopień toksyczności dla pszczół, najgroźniejsze są zoocydy, czyli związki chemiczne działające toksycznie na organizmy

zwierzęce. Mniej szkodliwe są herbicydy — środki niszczące chwasty — i fungicydy — środki grzybobójcze. Wśród zoocydów największe zagrożenie dla pszczół stanowią insektycydy — środki owadobójcze, zarówno ze względu na masowość ich stosowania, jak i na dużą toksyczność (GROMISZ 1990, FILIPOWICZ i PIWONI 1991). Wszystkie pestycydy, w zależności od stopnia ich toksyczności dla pszczół, zostały podzielone na 4 klasy:

- I — pestycydy najbardziej toksyczne dla pszczół (większość insektycydów, na przykład Winylofos, Owadofos, Bi-58, Karbatox);
- II — pestycydy średnio toksyczne dla pszczół;
- III — pestycydy uznane za mało toksyczne;
- IV — pestycydy uważane za bezpieczne dla pszczół (prawie wszystkie fungicydy, większość herbicydów).

Stosowanie chemicznych środków ochrony roślin grozi pszczołom zatruciem, jeżeli przebywają one na terenie skażonym. Zależnie od drogi przenikania pestycydu do organizmu owada, wyróżnia się trzy rodzaje ich toksycznego działania:

1. Żołądkowe — przez przewód pokarmowy, z nektarem, pyłkiem lub wodą; zatruciu ulegają zwykle zbieraczki, oblatujące kwiaty skażonych roślin; zależnie od szkodliwości pestycydu giną one od razu lub w drodze do pasieki, bądź też przynoszą do ula skażony pokarm, którym podtruwają młode pszczoły, karmielki i larwy, a także dochodzi do skażenia miodu.

2. Kontaktowe — przez bezpośrednie zetknięcie się pszczół z pestycydem lub powierzchnią nim opyloną lub opryskaną — jest to najpowszechniejsza przyczyna zatruc w warunkach polowych. Preparaty o działaniu kontaktowym uszkadzają system nerwowy pszczoły.

3. Fumigacyjne — wnikanie pestycydu przez drogi oddechowe. Występuje najrzadziej, jednakże przy opryskiwaniu roślin w upalne dni środkami o dużej prężności par może dochodzić do zatruc związkami lotnymi.

W ramach prac Polskiego Towarzystwa Entomologicznego została opracowana i opublikowana pod redakcją ŁĘSKIEGO i HURNEGO (1972) pierwsza w Polsce tabela toksyczności pestycydów dla pszczół.

Czynniki wywołujące straty w pogłowie pszczoły miodnej mogą przyczyniać się również do redukcji liczby pszczół dziko żyjących — pszczół samotnic i trzmieli. Badania stwierdzają różny stopień toksyczności wielu preparatów dla tych owadów. Dla przykładu, udomowiony zapyłacz lucerny — miesierka lucernowa *Megachile rotundata* (FABRICIUS) jest bardziej wrażliwa od pszczoły miodnej na wiele pestycydów stosowanych w ochronie lucerny (JOHANSEN i EVES 1967). Trzmiel natomiast zdają się wykazywać dość znaczną odporność na insektycydy stosowane na kwitnącej lucernie, zaliczane do I i II klasy toksyczności. Z przeprowadzonych badań na terenie Wielkopolski wynika, że jednokrotne opryskiwanie kwitnącej lucerny różnymi insektycydami nie ma większego ujemnego wpływu na rozwój rodzin trzmiela ziemnego i ich liczebność (ROMANKOW i współaut., 1979). Wykazano również, że zabiegi chemiczne przeprowadzone na lucernie nasiennej przed jej kwitnieniem nie wpływają na dynamikę oblotu kwiatów tej rośliny przez różne pszczoły (TOMASZEWSKA 1991). Generalnie jednak większość badaczy jest zgodna, że wskutek chemicznej ochrony roślin i innych czynników intensyfikacji rolnictwa musiały zająć wśród dziko żyjących pszczół

zmiany liczebności. Nie wiemy tylko w jakim stopniu, z uwagi na brak danych o zagęszczeniu *Apoidea* w przeszłości. Z badań GŁOWACIŃSKIEGO i współpracowników (1980) wynika, że spośród 76 przebadanych gatunków różnych zwierząt aż 54, czyli ponad 70%, wykazuje spadek liczebny z powodu chemizacji środowiska.

Na możliwość zatrucić pszczoł przy wykonywaniu zabiegów ochrony roślin zasadniczy wpływ mają trzy czynniki: a) stopień toksyczności stosowanych pestycydów, b) sposób ich stosowania, c) termin stosowania. Preparatów I i II klasy toksyczności nie należy stosować: a) na kwitnące plantacje, jak również w ich najbliższym sąsiedztwie; b) w uprawach z kwitnącymi chwastami, a w sadach z kwitnącymi roślinami okrywowymi; c) na plantacjach bez kwitnących roślin owadopylnych, ale znajdujących się w pobliżu pasiek lub na drodze przelotu z pasieki do pożytku, gdzie wpadając w „chmure” wypryskiwanej cieczy giną, nawet gdy preparat nie należy do I lub II klasy; pestycydy w formie pylistej łatwo są znoszone przez wiatr nieraz na duże odległości, skażając otoczenie. Istnieje zatem konieczność uwzględniania warunków atmosferycznych przy przeprowadzaniu zabiegów chemicznych. Niezwykle ważne jest również prawidłowe przestrzeganie okresów prewencji przy stosowaniu różnych preparatów. Związki te po wnikięciu do roślin utrzymują się nieraz długo w ich tkankach. Dla przykładu, zbyt późne, to znaczy tuż przed kwitnieniem, stosowanie preparatu Bi-58 spowodowało wyginięcie owadów zapylających w 80%–100% (GROMISZ 1982a).

Wprawdzie w skali całego kraju mniej więcej od lat 80. dość wyraźnie wzrosła liczba pasiek bez objawów zatruc (tab. 1), to jednak problem zatruc pszczoł jest nadal poważny. Należy podkreślić, że ciągle około 30% pasiek w kraju ulega zatruciom lub podtruciom, choć zmniejszył się stopień zatruc (GROMISZ 1990). Zatrucia i podtrucia pszczoł występują w zmiennym nasileniu również w ostat-

Tabela 1
Zatrucia pszczoły miodnej w Polsce w okresie 1975–1984 (dane ankietowe Oddziału Pszczelnictwa ISK w Puławach, według GROMISZ 1990)

| Rok | Pasieki bez zatruc (%) | Stopień zatrucia pszczoł (%) | | |
|------|------------------------|------------------------------|-----------------|--------------------|
| | | do 20% robotnic | do 50% robotnic | ponad 50% robotnic |
| 1975 | 23,0 | 30,0 | 36,0 | 34,0 |
| 1976 | 38,3 | 62,6 | 18,7 | 18,7 |
| 1977 | 56,0 | 66,7 | 24,2 | 9,1 |
| 1978 | 58,8 | 64,3 | 25,0 | 10,7 |
| 1979 | 50,0 | 77,5 | 18,4 | 4,1 |
| 1980 | 71,9 | 93,8 | 6,2 | 0,0 |
| 1981 | 56,9 | 79,5 | 18,2 | 2,3 |
| 1982 | 61,0 | 72,6 | 23,6 | 3,9 |
| 1983 | 56,6 | 73,3 | 14,4 | 12,0 |
| 1984 | 79,5 | 77,1 | 14,3 | 8,6 |

Liczbę zatrutych pasiek przyjęto za 100%.

nich latach, co jest szczególnie niepożądane wobec kryzysu, jaki przechodzi od końca lat 80. polskie pszczelarstwo. Dobrze ilustruje to tabela 2. Obserwowane w ostatnich latach korzystne tendencje zmniejszania się przypadków zatruc pszczoł są konsekwencją zarówno podwyższenia kwalifikacji producentów i plantatorów oraz służb wykonujących zabiegi chemicznej ochrony roślin, jak też wzrost kosztów stosowania pestycydów (FILIPOWICZ i współaut. 1993).

Tabela 2

Stan pasiek i przypadki zatruc w województwie poznańskim w latach 1982–1992
(dane Wojewódzkiego Związku Pszczelarzy w Poznaniu)

| Rok | Liczba pasiek | Liczba pni | Liczba pasiek zatrutych |
|------|---------------|------------|-------------------------|
| 1982 | 6546 | 69349 | 0 |
| 1983 | 5244 | 71632 | 13 |
| 1984 | 5629 | 74010 | 6 |
| 1985 | 5456 | 76486 | 5 |
| 1986 | 4277 | 58681 | 13 |
| 1987 | 3565 | 52145 | 7 |
| 1988 | 2674 | 44997 | 3 |
| 1989 | 2407 | 42320 | 18 |
| 1990 | 2022 | 30258 | 21 |
| 1991 | 1733 | 25557 | 0 |
| 1992 | 1522 | 22570 | 0 |

Badania nad toksycznością pestycydów na entomofaunę zapylającą są prowadzone w wielu ośrodkach na świecie, a przykładem mogą być prace JOHANSENA i EVES'A (1967) z USA, ARZONE i PATETTA (1987), CELLI i PORRINIEGO (1987) z Włoch, czy też SEUNG-YOON CHOI (1987) z Korei.

WPLYW NAWOZÓW MINERALNYCH, AZOTANÓW I AZOTYNÓW ORAZ ŚRODKÓW WARROZOBÓJCZYCH

Nawozy mineralne są stosowane w rolnictwie od dawna, a ich szkodliwość dla owadów zapylających zależy od metody stosowania. Nawożenie dogłębowe nie wywołuje zatruc pszczoł, natomiast prowadzone ostatnio praktyki nawożenia obszarów leśnych i łąk z samolotów w okresie wiosennej wegetacji sprawiają, że pszczelarze sygnalizują coraz częstsze przypadki zatruc pszczoł podczas takich zabiegów. Zainicjowane tymi przypadkami badania laboratoryjne dowodzą o negatywnym działaniu niektórych nawozów na pszczoły, zwłaszcza saletry amonowej i nawozów fosforowych (KOSTECKI i LIPA 1969, GROMISZOWA 1980, GROMISZ 1990). W przeciwieństwie jednak do większości insektycydów, działanie nawozów nie jest gwałtowne, lecz powolne, a śmiertelność pszczoł wzrasta w miarę upływu czasu.

Jednym z ubocznych skutków stosowania nawozów mineralnych — obok przypadków bezpośrednich zatruc owadów zapylających — jest wzrost zawartości azotanów i azotynów w produktach spożywczych, także w produktach pszczelich. Źródłem tych zanieczyszczeń, obok nawozów azotowych, są ścieki przemysłowe, elektrociepłownie i inne. Azotany i azotyny pobierane z pokarmem oddziałują niekorzystnie na zdrowie człowieka i zwierząt. W wielu roślinach łatwo ulegają kumulacji. Objawem toksycznym u człowieka jest podwyższenie methemoglobiny we krwi, która nie ma zdolności wiązania się z tlenem (LISIEWICZ 1989). Następuje uduszenie wewnętrzne, szczególnie groźne dla niemowląt do 3 miesiąca życia. Azotyny są podstawą do tworzenia się nitrozoamin, należących do najsilniejszych substancji rakotwórczych (EICHLER 1989, CHORAŻY 1990, ALEKSANDROWICZ i DUDA 1991). Wysoka szkodliwość tych związków zrodziła potrzebę badań nad zawartością azotanów i azotynów również w miodach pochodzących z terenów uprzemysłowionych (Kraków, Górny i Dolny Śląsk, Nowy Targ, Cieszyn) i obszarów nieuprzemysłowionych (Limanowa, Nowy Sącz, Bieszczady) (HERÓD i MIĘDZYBRODZKA 1984b). Badania wykazały wyższą zawartość tych związków w miodach spadziowych w porównaniu do innych analizowanych odmian. Jednocześnie nie stwierdzono istotniejszych różnic pomiędzy miodami z terenów uprzemysłowionych i nieuprzemysłowionych. Analizie poddano także obnóża pyłkowe, ale i w pyłku skażenie azotanami i azotynami było niewielkie, nie przekraczało dopuszczalnych norm. Podobne wyniki z innych rejonów przemysłowych Polski uzyskała KONOPACKA i współpracownicy (1992). Z uwagi na stosunkowo niskie spożycie miodu pszczelego w Polsce, stwierdzane zawartości azotanów i azotynów nie powinny stanowić zagrożenia dla zdrowia ludzi.

Jednym z problemów współczesnego pszczelarstwa jest walka z roztoczem pasożytującym na pszczołach i czerwiu — *Varroa jacobsoni* OUD. Do zwalczania tego pasożyta stosuje się — obok metod biologiczno-fizycznych — głównie metody chemiczne. Wykorzystywane są pestycydy o selektywnym działaniu z grupy akarycydów, nie zagrażające bezpośrednio życiu pszczoł. Należą do nich: Apiwarol A, Warrosekt i Fumilat. Doświadczenia laboratoryjne dowiodły, że jedynie Fumilat (krajowy odpowiednik szwajcarskiego preparatu o nazwie Folbex VA) jest prawie obojętny dla pszczoł; Apiwarol zwiększa śmiertelność pszczoł po dwutrzykrotnym zabiegu odymiania preparatem, zaś Warrosekt jest silnie szkodliwy (GROMISZ 1990). Skuteczny w zwalczaniu warrozy inny preparat o nazwie Malation w badaniach laboratoryjnych okazał się również toksyczny dla pszczoł (JĘDRUSZUK i DE WAEL 1991). Z kolei inny środek przeciw warrozie o nazwie Apistan po zabiegu był stwierdzany na pszczołach i w plastrach w ilościach zapewniających nie tylko skuteczność preparatu, co również możliwość skażenia nim produktów pasiecznych (KONOPACKA i BIENKOWSKA 1992). Niezależnie od stosowanych środków kolejnych generacji, długotrwałe zwalczanie chemiczne nie odbywa się bez niekorzystnego wpływu na jakość produktów pszczelich i zagadnienie to, dziś jeszcze mało doceniane, w przyszłości będzie miało coraz większy wpływ na zbyt miodu i innych produktów i ich cenę. Wraz z upływem czasu, liczonym od pojawienia się warrozy w rodzinach pszczelich, i zwiększeniem liczby środków i częstotliwości zwalczania roztoczy, zwiększa się liczba prób

miodu zawierającego pozostałości tych leków (WILDE 1993), co dobrze ilustruje tabelka 3.

Tabela 3
Pozostałości leków przeciw warrozie w próbkach miodu (A — liczba badanych próbek miodu, B — liczba próbek z pozostałościami leków, za WILDE 1993)

| | 1990 | | 1991 | |
|------------|------|----|------|-----|
| | A | B | A | B |
| Niemcy | 143 | 28 | 833 | 247 |
| Szwajcaria | 70 | 15 | 174 | 42 |
| Francja | — | — | 600 | 200 |

ZATRUCIA PSZCZÓŁ I PRODUKTÓW PSZCZELICH METALAMI CIĘŻKIMI I PIERWIASTKAMI ŚLADOWYMI

Wzrasta akumulacja metali ciężkich, głównie kadmu i ołowiu oraz pierwiastków śladowych, które po przekroczeniu stężenia uznanego za normę stają się groźne dla środowiska i zdrowia człowieka. To niekorzystne zjawisko potwierdzają również badania nad zawartością tych związków w ciałach owadów zapyłających i w produktach pszczelich. Badania MIGUŁY i współpracowników (1991) jednoznacznie wskazują na istotne zagrożenie dla pszczelarstwa na terenach uprzemysłowionych, wynikającego bezpośrednio i pośrednio z działania przemysłu. Wykazano bowiem istnienie dodatniej korelacji pomiędzy poziomem metali w tkankach pszczół i w pyłku kwiatowym, a ich stężeniem w pyłe zawieszonym i w opadzie pyłu, zarejestrowanych w analizowanych miejscowościach na terenie województw katowickiego i krakowskiego. Najwyższy poziom kumulacji metali stwierdzono w tkankach pszczół, w pyłku i w produktach pszczelich z centralnej części Górnośląskiego Okręgu Przemysłowego oraz z naturalnych obszarów rudonośnych. Dalsze dowody przynoszą również badania KOSIORA i NOSEK (1987) nad wpływem emisji metali kolorowych z hut na skład gatunkowy i liczebność trzmieli na koniczynie czerwonej. W trzech rejonach o różnym stopniu zanieczyszczenia powietrza metalami ciężkimi. Stwierdzono, że liczebność trzmieli spadała wyraźnie wraz ze wzrostem zanieczyszczenia powietrza. Ustalono znaczną zależność liczby gatunków tych owadów od odległości od źródeł emisji. W odległości 0,5 km od hut obserwowano tylko 1 gatunek, gdy przy odległości 1,5 km liczba gatunków trzmieli wzrastała do 6–7, a w oddaleniu 3 km obserwowano na II pokosie koniczyny 11–12 gatunków. Analogicznie zawartość metali ciężkich, jak ołowiu, cynku i kadmu w kwiatostanach maleje wraz ze wzrostem odległości od hut.

Składniki mineralne w miodach pszczelich występują w dużej rozpiętości: w miodach nektarowych w ilości 0,01‰–0,35‰, a około 1,0% i więcej w miodach spadziowych (WOJTACKI 1984). Przeciętna zawartość niektórych metali w miodach krajowych nektarowych wynosi (mg/kg): arsenu — 0,05, miedzi — 0,51 (spadziowym — 1,78), żelaza — 1,80 (spadziowym — 5,07), ołowiu — ślady, cyny

— 12,63 (spadziowym — 5,07) (GAŁUSZKA i współaut. 1987). Polska Norma (PN-88/A-77626) miodu pszczelego dopuszcza następujące zawartości metali (w mg/kg miodu): arsenu — do 0,2; ołowiu — do 0,4; miedzi — do 10,0; cynku — do 15,0; cyny — do 20,0.

Ołów i kadm są zaliczane do pierwiastków — kontaminantów o wyjątkowo szkodliwych właściwościach dla zdrowia, stąd konieczność wyraźnego określenia stref skażenia tymi pierwiastkami. Badania w tym kierunku są prowadzone na terenie naszego kraju od kilku lat, a stosowanie coraz lepszych technik pozwala na bardzo precyzyjne określanie zawartości poszczególnych pierwiastków. W próbkach pierzgi, obnóży pyłkowych oraz w miodach i w mleczku pszczelim oznaczono zawartość żelaza, manganu, cynku, miedzi, niklu, kadmu, ołowiu i innych pierwiastków (SZYMANIUK i ZALEWSKI 1984, ZALEWSKI i SZYMANIUK 1985, KAFEL i współaut. 1987, MIĘDZYPRODZKA i współaut. 1987, LIPIŃSKA i ZALEWSKI 1989, 1990, MIGUŁA i współaut. 1991, KONOPACKA i BIEŃKOWSKA 1992, KONOPACKA i POCHORECKA 1992, SZCZĘSNA i współaut. 1992). Stwierdzono, iż w pierzdze i w obnóżach pyłkowych zawartość żelaza, kadmu, ołowiu i miedzi jest wyższa niż w miodach. Z kolei wśród badanych próbek miodów więcej ołowiu i kadmu zawierały miody spadziowe niż nektarowe. Wzrost poziomu ołowiu notowano głównie z pasiek położonych przy drogach o dużym nasileniu ruchu samochodowego, również w pobliżu hut i zakładów przemysłowych. Metale ciężkie rejestrowano także w mleczku pszczelim, wprawdzie generalnie w stopniu niewielkim, ale rejestrowano także przypadki wysokiego skażenia. KAFEL i współpracownicy (1987) w tkankach pszczół ze Śląska (Ruda Śląska) stwierdzili następujące zawartości metali (mg/g suchej masy): cynku — 353, kadmu — 3,3, miedzi — 33,3. Największe zanieczyszczenie pyłku stwierdzono w Jaworznie (mg/g suchej masy): ołowiu — 2,6, kadmu — 2,2, cynku — 42,8. Badacze ci stwierdzili także przekroczenie dopuszczalnych stężeń metali ciężkich w miodzie.

Z dotychczasowych badań wynika, że poziom skażenia pszczół i produktów pszczelich metalami ciężkimi jest wyraźnie skorelowany ze stopniem uprzemysłowienia, a tym samym ze stopniem skażenia danego terenu. Najwyższy poziom kumulacji metali stwierdzono w tkankach pszczół, pyłku i w produktach pszczelich z centralnej części Górnego Śląska i z naturalnych terenów rudonośnych (MIGUŁA i współaut. 1991). Podobne badania przeprowadzone na terenach nieuprzemysłowionych potwierdzają powyższy wniosek, bowiem zawartość metali ciężkich w testowanych próbkach produktów pszczelich z obszarów nieskażonych była minimalna i nigdy nie przekraczała obowiązującej normy (MIĘDZYPRODZKA i współaut. 1987, ZALEWSKI i SZYMANIUK 1985).

Obok przemysłu, poważnym źródłem skażenia powietrza metalami ciężkimi są gazy spalinowe pojazdów samochodowych. Do dziś w Polsce w skażaniu środowiska główną rolę odgrywają związki ołowiu (czterocytylek ołowiu) zmieszane z benzyną samochodową; mieszanina ta stanowi bowiem środek przeciwstukowy. Już w latach 70. samochody zostawiały średnio na każdym kilometrze naszych dróg prawie 6 kg ołowiu (MARKIEWICZ 1990). Szkodliwy wpływ spalin samochodowych na środowisko przyrodnicze nie jest kwestionowany (PRZYBYLSKI 1979, 1984, EICHLER 1989, MARKIEWICZ 1990). Gleba oraz rośliny, szczególnie w sąsiedztwie dróg, są skażane szkodliwymi związkami ołowiu (tab. 4). Niestety, bardzo często w pobliżu szlaków komunikacyjnych, zwłaszcza w pobliżu dużych

aglomeracji miejskich, są lokalizowane także sady i plantacje krzewów jagodowych.

Tabela 4
Zawartość ołowiu w glebie i w trawie w zależności od odległości od jezdni i (wg STRUSIŃSKIEGO 1978)

| Odległość od jezdni (m) | Zawartość ołowiu w trawie | (mg/kg suchej masy) w glebie |
|-------------------------|---------------------------|------------------------------|
| 1 | 51,76 | 204,50 |
| 3 | 40,67 | 86,00 |
| 10 | 17,50 | 15,80 |
| 30 | 7,97 | 16,87 |
| 100 | 6,53 | 15,31 |
| 300 | 3,92 | 11,59 |

Z badań przeprowadzonych przez JABŁOŃSKIEGO i współpracowników (1993) wynika, że miód pochodzący z lip przydrożnych zawierał blisko 100% więcej ołowiu niż dopuszcza norma. Również pyłek zawierał o 130% więcej ołowiu niż wynosi norma. W miarę oddalania się od dróg stwierdzano we wszystkich badanych produktach zmniejszenie się ilości ołowiu, kadmu i miedzi. Wymienieni autorzy stwierdzili również ciekawą prawidłowość, wyrażającą się blisko 20% mniejszą zawartością badanych metali ciężkich w dojrzałym miodzie, w porównaniu ze świeżo przyniesionym do ula nakropem (świeży nektar przyniesiony do ula). Badacze wysuwają wniosek, że pszczoły są zdolne do oczyszczania surowca miodowego w trakcie przetwarzania go na miód.

RADIOAKTYWNOŚĆ PRODUKTÓW PSZCZELICH

Badania dotyczące radioaktywności pożytków i produktów pszczelich zarówno w Polsce, jak i w innych krajach europejskich są nieliczne. Ogólna radioaktywność miodów polskich z lat 1962–1969 mieściła się w przedziale 3–126 Bq/kg (MIŚKIEWICZ i WOŹNIAK 1970). Dopiero znaczne podwyższenie skażenia przyrodniczego w Europie Środkowej w roku 1986 sprawiło, że zaistniała potrzeba dokładniejszego określenia poziomu radioaktywności miodów i innych produktów pszczelich.

Radioaktywne skażenie środowiska wskutek promieniotwórczego opadu, pozostającego w związku z wybuchami jądrowymi, awariami w siłowniach jądrowych i zakładach przerobu paliwa jądrowego ma swoje odbicie w wyższym poziomie radioaktywności miodu. Skażenie miodu może być zatem wskaźnikiem skażenia żywności i środowiska (SKIBA i współaut. 1987). Istnieją doniesienia na temat skażenia miodu i pyłku zbieranego po awarii w Czarnobylu wiosną roku 1986 w Szwecji, Polsce, Austrii i z terenu północnych Włoch (COLOMBO i TONESI 1987, SKIBA 1987, SKIBA i współaut. 1987). Badania SKIBY i współpracowników (1987), przeprowadzone od początku maja do połowy lipca w różnych rejonach kraju wykazały, wyraźnie podwyższoną radioaktywność miodu (bezpośrednio z plastrów oraz handlowego), pyłku kwiatowego, pierzgi i propolisu. Całkowita

radioaktywność beta badanych miodów wahała się od kilku do blisko 6 tys. Bq/kg. Najczęściej mieściła się w przedziale 100–500 Bq/kg. Warto w tym miejscu podkreślić, że dopuszczalna dawka skażenia produktów spożywczych w Polsce wynosi 600 Bq/kg. Miody handlowe były najczęściej mniej skażone, poniżej granicy dopuszczalnej dawki skażenia, natomiast miody pobrane bezpośrednio z plastrów wykazywały bardzo zróżnicowaną aktywność, w kilku przypadkach skażenie osiągało poziom 1000 i więcej Bq/kg (woj. bielsko-podlaskie i olsztyńskie). Wyraźnie wyższą radioaktywność wykazywały miody pochodzące z północno-wschodniej Polski, niższą z Lubelskiego, zaś w miodach zebranych z zachodniej i południowej Polski stwierdzono tylko naturalną radioaktywność. Istotnym elementem oceny skażenia promieniotwórczego miodu jest ocena tempa zaniku radioaktywności w czasie. Stwierdzono, że radioaktywność miodów wiosennych zmalała o 70%, a letnich o 30% w czasie przechowywania przez 6 miesięcy, licząc od daty ich pozyskania.

Bardzo czułym indykatorem skażenia środowiska oraz zaniku tego skażenia w czasie jest także pyłek kwiatowy. Pylniki kwiatów bardziej niż ukryty nektar są wystawione na opad promieniotwórczy. Pomiar radioaktywności obnóży pyłkowych wykazywały znacznie wyższe wartości niż miodu, a jeszcze wyższe było przeciętne skażenie pierzgi, zgromadzonej w plastrach przez pszczoły (SKIBA i współaut. 1987). Odnotowano również znaczne zróżnicowanie promieniotwórczości badanych próbek pierzgi — od 180–200 000 Bq/kg, nawet na terenie tego samego województwa (olsztyńskie). Zróżnicowanie terytorialne skażenia pyłku i pierzgi po awarii czarnobylskiej było zbliżone do skażenia miodu, to jest największe na obszarze północno-wschodnim, z tą różnicą że pierzga była w dużym stopniu skażona nawet w regionach, gdzie radioaktywność miodu była minimalna.

Także propolis wykazywał duże skażenie, w granicach kilkudziesięciu do kilkuset Bq/kg, w jednym przypadku przekroczył nawet 10 000 Bq/kg (SKIBA i współaut. 1987).

WPLYW POLA ELEKTRYCZNEGO NA PSZCZOŁY

Pola elektryczne, oddziałujące na człowieka i na inne organizmy, mogą być pochodzenia naturalnego lub technicznego. Naturalne pole elektrostatyczne atmosfery ziemskiej podczas bezchmurnej pogody wynosi około 100 V/m. Pod chmurą burzową natężenie pola elektrycznego może dochodzić do kilku KV/m, a w odległości 1 km od miejsca uderzenia pioruna natężenie osiąga wartość do 50 KV/m, w odległości 2–4 km tylko 10 KV/m. Obok naturalnych pól, występują pola wytworzone przez urządzenia elektryczne, a ich efekt jest uzależniony od częstotliwości, natężenia, kierunku działania i czasu ekspozycji. Maksymalne wartości natężenia pola elektrycznego występują pod liniami przesyłowymi i w stacjach elektroenergetycznych. Pola elektryczne wytwarzają również urządzenia elektryczne używane w gospodarstwie domowym, ale są one bardzo słabe i mają ograniczony zasięg, chociaż występują powszechnie (ZEŃCZAK 1989). W Polsce pracuje kilkaset kilometrów linii o napięciu znamionowym 400 KV i 750 KV. Coraz częściej linie elektroenergetyczne przechodzą w pobliżu osiedli

ludzkich, nad zabudowaniami gospodarskimi i polami uprawnymi. Ludzie, zwierzęta i rośliny są narażone stale na oddziaływanie pól wokół linii wysokiego napięcia. Dotychczasowe dane na temat wpływu pól elektrycznych o częstotliwości przemysłowej na organizmy żywe, w tym na człowieka, są sprzeczne (ZEŃCZAK 1989). Pewne obserwacje wskazują jednak, że zdarzają się osoby z nadwrażliwością na prąd w przewodach wysokiego napięcia (EICHLER 1989).

Przedmiotem badań wpływu pól elektrycznych na organizmy żywe były również pszczoły. ALTMAN (1974, cytując za ZEŃCZAKIEM 1989) stwierdził, że pszczoły, których plastry umieszczono w polu 6 kV/m, już po kilku sekundach od momentu włączenia pola wykazywały niepokój, wzajemną agresję, rozstawiały skrzydła, wykonując nagłe ruchy; po pewnym czasie zaklejały wylotki i ginęły. Również doświadczenia przeprowadzone w warunkach laboratoryjnych przez KASPRZYKA i MIGACZA (1992) oraz KASPRZYKA i współpracowników (1993) wskazują na ujemny wpływ zmiennego pola elektrycznego na rodzinę pszczoła, chociaż ze względu na stosunkowo krótki czas badań nie pozwoliły określić możliwości przystosowania się pszczół do tego typu zakłóceń. Z przeprowadzonych przez wymienionych autorów badań wynika, że pole elektryczne sinusoidalne zmienne w sposób zauważalny zakłóca życie rodziny pszczelej: zmniejsza się liczba pszczół wylatujących z ula, pszczoły przylatujące niechętnie wchodzi do niego, częściowo blokując wylotek. W ulu pszczoły wykonują nieskoordynowane ruchy, potykają się jedna o drugą. W wyniku działania pola elektrycznego następuje wzrost temperatury w gnieździe. Zmiany w zachowaniu się pszczół, to jest agresywność, zakłócenia w koordynacji ruchów, blokada wylotu, dezorganizujące funkcjonowanie rodziny, zaczynają się pojawiać bezpośrednio po włączeniu pola. Uspokojenie pszczół następuje po około jednej godzinie od momentu wyłączenia pola. KASPRZYK i współpracownicy (1993) analizowali też wpływ linii wysokiego napięcia na znajdujące się pod nimi pasieki. Z badań tych wynika, że linia o napięciu 110 kV nie powinna mieć większego wpływu na ustawioną pod nią pasiekę, natomiast nie należy stawiać pasiek w odległości mniejszej niż 15 m (od osi linii) dla linii o napięciu 220 kV, 25 m dla linii o napięciu 400 kV, 40 m dla linii o napięciu 750 kV. Problem ciągłego oddziaływania linii wysokiego napięcia na pszczoły stał się przedmiotem badań przeprowadzonych przez Instytut Pedagogiczny w Riazaniu (JESKOV, cytując za PAŁACHEM 1991). Stwierdzono, że w rodzinach z uli znajdujących się pod linią energetyczną o napięciu 500 kV (i częstotliwości 50 Hz) wyhodowano o 11%–17% mniej czerwia w porównaniu z rodzinami z uli oddalonych od tej linii o 50–60 m. Jest to efekt obniżenia żywotności matek i zmniejszenia żywotności larw. Im młodsze pszczoły, tym niższy jest próg wrażliwości. Obserwowano też zwiększoną aktywność pszczół, co prowadziło do istotnych zaburzeń w mikroklimacie gniazda pszczelego. Następował stopniowy wzrost temperatury, rosło stężenie CO₂, produkcja miodu spadła o 1/3, zbieraczki z uli spod linii wysokiego napięcia przynosiły o 32% mniej nektaru. Obserwowano też nasilanie się złośliwości i agresywności pszczół i spadek rojności rodzin. Z powyższych danych wynika, że rodziny pszczele należy chronić przed działaniem pola elektrycznego występującego pod liniami przesyłowymi prądu elektrycznego o wysokich napięciach.

Doświadczenia nad wpływem pola elektrycznego na zachowanie się trzmieli nie wykazały żadnego istotnego wpływu (ZEŃCZAK 1989). Możliwe, że trzmielie,

mimo bliskiego pokrewieństwa, są mniej wrażliwe na pole elektryczne od pszczoły miodnej.

WPLYW TURYSTYKI I MOTORYZACJI

Zmiany w naturalnych biocenozach wywołuje także narastająca presja takich czynników, jak rozwijająca się komunikacja samochodowa, a nawet turystyka piesza, gdy przybiera ona masowy charakter (DĄBBSKA 1982, MICHALIK 1990). Nasilanie się tych czynników może zmieniać strukturę liczebną, a nawet jakościową również wśród entomofauny. Wpływ ten jest zarówno bezpośredni, polegający na celowym lub przypadkowym niszczeniu różnych stadiów rozwojowych owadów na drogach i szlakach komunikacyjnych, jak też pośredni, poprzez ograniczenie lub eliminowanie bazy siedliskowej i pokarmowej owadów. Uważa się, że wpływ pośredni jest znacznie silniejszy (np. OKOŁÓW 1976). STARZYK i KOSIOR (1985) przeprowadzili obserwacje nad bezpośrednim oddziaływaniem turystyki na liczebność i skład gatunkowy owadów, zwłaszcza w parkach narodowych. Badania w Bieszczadzkim PN z lat 1975–1980 dowiodły, że wśród rozdeptywanych i rozjeżdżanych owadów przeważają gatunki biegające po ścieżkach i drogach oraz słabo latające. Pszczółowate nie należą więc do grupy największego zagrożenia, jednakże w analizowanym materiale stwierdzono 40 okazów z 10 gatunków *Apoidea*, w tym 7 gatunków chronionych — wszystkie z rodzaju *Bombus* LATR. KOSIOR (1990) wykazał również ujemny wpływ nadmiernego wypasu owiec na liczebność i skład gatunkowy trzmieli. Badania przeprowadzone w latach 1982–1983 na kilku polanach Tatrzańskiego PN dowiodły, że średnie zagęszczenie trzmieli na polanach spasnanych było mniejsze od zagęszczenia tych owadów na polanach bez wypasu i koszonych. Wypas owiec wpływał silnie na obniżenie liczby roślin oblatywanych przez trzmiele, czego efektem było przemieszczanie się owadów na obrzeża łąk i w głąb otaczających je lasów.

Wiele owadów ginie wzdłuż szlaków komunikacyjnych, rozbijanych przez przejeżdżające pojazdy. Dziesiątki, setki martwych zwierząt, w tym zwłaszcza wolniej latających trzmieli można obserwować wzdłuż poboczy szos.

Nasilony ruch samochodowy jest nie tylko bezpośrednią, mechaniczną przyczyną giniecia owadów. Nasilającej się komunikacji samochodowej towarzyszy wzrost skażenia atmosfery i biotopów gazami spalinowymi. Dowodem mogą być chociażby wyniki badań łąk wzdłuż drogi E-22, łączącej Rzeszów z Krakowem (PRZYBYLSKI 1976). Celem tych badań było określenie wpływu gazów spalinowych silników samochodowych na faunę łąk. Wybrane łąki, oddalone od siebie o około 2 km, były dobrze zagospodarowanymi użytkami trwałymi o bogatym składzie gatunkowym. Badania, wykonane w okresie pełnego kwitnienia i w optymalnych warunkach pogodowych, wykazały wyraźną zależność liczebności występowania poszczególnych grup entomofauny łąkowej od odległości łąki od szosy. Liczebność niektórych gatunków była dwukrotnie niższa w pobliżu drogi, niż w miejscach oddalonych od niej o 50–100 m. Na taką sytuację ma wpływ nie tylko szkodliwa obecność metali ciężkich (głównie ołowiu) w spalinach, lecz także fakt iż gazy spalinowe mogą działać: a) parząco na rośliny i owady, b) odstraszająco z powodu ciągłego zadymiania środowiska, c) jako trucizna żołądkowa dla

owadów w przypadku znacznej koncentracji toksycznych związków w tkankach roślinnych.

WPLYW SYSTEMU GOSPODAROWANIA NA DZIKO ŻYJĄCE PSZCZOŁY

Około 60 gatunków roślin uprawnych jest uzależnionych od owadów zapyłających, to znaczy pszczoł szeroko rozumianych (*Apoidea*) — pszczoły miodnej i dziko żyjących pszczoł samotnic i trzmieli (BANASZAK 1987). Spośród wszystkich zapyłaczy największe znaczenie ma pszczoła miodna. Najważniejsza jej zaleta, jako zapyłacza roślin uprawnych, jest możliwość gromadzenia dowolnej liczby uli w pobliżu upraw wymagających zapylenia, w dodatku w okresie do tego najodpowiedniejszym. Jednakże jakkolwiek pszczoła miodna jest zapyłaczem podstawowym, to nie jest zapyłaczem uniwersalnym. Do zapylenia wielu upraw, zwłaszcza pastewnych, niezbędny również jest udział dziko żyjących pszczoł. Ich występowanie i zagęszczenie w krajobrazie rolniczym jest uzależnione od warunków środowiskowych — odpowiednio bogatej i zróżnicowanej struktury tegoż krajobrazu.

Krajobraz rolniczy jest mozaiką różnych ekosystemów, układem plam środowiskowych, korytarzy i barier ekologicznych, które tworzą sieć ekologiczną, rozmieszczoną w matriks pól uprawnych (FORMAN I GODRON 1986). Powierzchnia, kształt, rozmieszczenie, wiek oraz poziom zaburzeń poszczególnych plam środowiskowych i korytarzy ekologicznych mają podstawowe znaczenie dla wielu grup zwierząt krajobrazu rolniczego. Badania nad prawidłowościami występowania owadów zapyłających w krajobrazie rolniczym zainicjował i prowadzi BANASZAK (1983, 1987, 1989, 1993), a są kontynuowane również przez innych badaczy (PAWLIKOWSKI 1989, 1993, CIERZNIAK 1991).

Ze względu na znaczenie dla wszystkich pszczoł, różne elementy struktury krajobrazu rolniczego można rozdzielić na środowiska refugialne i pokarmowe. W obrębie środowisk refugialnych wyróżnić można trwałe elementy krajobrazu naturalnego (lasy, murawy kserotermiczne), będące enklawami fauny potencjalnej i zasilające faunistycznie mniej trwałe biotopy, jak zadrzewienia śródpolne i pasy przydrożne. Ważnymi środowiskami pokarmowymi dla pszczoł są pola uprawne i pastwiska oraz łąki. Cały ten układ, to znaczy środowiska refugialne i pola jako źródło obfitego pokarmu, umożliwia przetrwanie owadom zapyłającym w krajobrazie rolniczym (BANASZAK 1983, 1993). Niezwykle ważny jest też odpowiedni stosunek wymienionych dwóch grup ekosystemów oraz ich rozkład przestrzenny w krajobrazie. Wstępne rozpoznania z obszaru Wielkopolski sugerują, że dla pszczoł dziko żyjących najkorzystniejszy jest taki krajobraz rolniczy, w którym udział użytków rolnych nie przekracza 75% jego całkowitej powierzchni. Jeśli pozostała część stanowią obszary refugialne, istnieją warunki dla przetrwania oraz zachowania, przynajmniej na obecnym poziomie, zróżnicowania gatunkowego i zagęszczenia pszczoł (BANASZAK 1986). Nasza rzeczywistość jednakże nierzadko odbiega od tych teoretycznych założeń. Współczesne rolnictwo przyniosło bowiem wiele zagrożeń dla fauny dziko żyjących pszczoł: uproszczona struktura upraw, wprowadzanie dużych monokultur, wprowadzanie dużych i ciężkich maszyn, likwidacja zadrzewień śródpolnych, chemizacja pól.

Wykazano, że ogólna struktura krajobrazu kształtuje zasoby naturalne *Apoidea*. W krajobrazie o strukturze złożonej, z dużym udziałem powierzchni ostojowych, zasoby liczebne pszczół są kilkakrotnie wyższe od zasobów *Apoidea* w krajobrazie o strukturze uproszczonej (BANASZAK 1983, 1986, PAWLKOWSKI 1989, 1993, CIERZNIAK 1991).

Dodatkowym problemem, który w tym miejscu należy jeszcze poruszyć, bo zakłóca on równowagę środowiska jest świadome wypalanie przydroży, miedz, nasypów kolejowych i innych użytków ekologicznych. Zabiegi te, które stały się ostatnio nagminne, nie mogą pozostawać bez wpływu na populacje owadów zapylających, bowiem w znacznym stopniu powodują niszczenie samych pszczół, gniazdujących w pędach roślin, niszczą też rośliny miododajne, które nie odrastają po przejściu pożaru. Niczym nieuzasadnione z punktu widzenia praktyki wypalanie traw powoduje także zmiany w strukturze gleby, niszczy mikroflorę i mikrofaunę, uczestniczących w tworzeniu próchnicy i podnoszeniu żyzności gleby.

ZAMIAST ZAKOŃCZENIA

W artykule przedstawiono przykłady niekorzystnego wpływu różnych czynników antropogenicznych na owady zapylające. Konsekwencją nieuwzględniania efektów środowiskowych w stosowaniu zabiegów chemicznych jest między innymi ciągle jeszcze tragiczna coroczna statystyka zatruć i podtruć pszczoły miodnej i pozostałości toksycznych substancji w produktach pszczelich. Z kolei dzisiejszy stan populacji dziko żyjących pszczół pokazuje opublikowana ostatnio czerwona lista pszczół z obszaru Polski (BANASZAK 1992). Obejmuje ona 220 gatunków, co stanowi połowę (sic!) ogólnej liczby tych owadów w kraju. Do kategorii wymarłych zaliczonych zostało 12 gatunków; trzy określono jako wymierające; dalszych 38 uznano za narażone, 115 jako rzadkie, 52 — za gatunki o nieokreślonym stopniu zagrożenia.

EFFECT OF ENVIRONMENTAL POLLUTION ON WILD *APOIDEA*, HONEY BEE AND ITS PRODUCTS

Summary

Harmful effects of the following factors: herbicides, mineral fertilizers, nitrates and nitrites, anti-varroasis drugs, heavy metals, radioactive fallout and electric field on honey bee, wild *Apoidea*, and bee products are discussed. The influence of simplified structure of agricultural landscape on the diversity and density of wild *Apoidea* is also considered.

Although during the last decade the number of apiaries showing no signs of poisoning distinctly increased, still, about 30% of them are subject to more or less serious toxic factors. Bee keepers are alarmed by the rising number of cases of poisoning caused by spraying fertilizers from airplanes. Long term chemical fight against varroasis brings about an increase in the number of honey samples containing residues of the drugs used. In the industrialized areas a high level of heavy metal accumulation has been found in bee tissues, pollen and bee products.

Increased air pollution (eg. neighbourhood of steel works) is accompanied by a significant fall in the number of bumble bees. Honey and pollen taken from the plants growing on the verge of busy traffic highways contain by over 100% more lead than allowed by regulations. Following the

Chernobyl catastrophe, the radioactivity of honey in Poland ranged from several to 6000 Bq/kg, mostly 100-500 Bq/kg, particularly in the North-Eastern region.

Studies on the effect on honey bee of the electric field appearing under power lines indicate that bee families should be protected against this effect.

LITERATURA

- ACCORTI M., PERSANO ODDO L., 1987. "Town bees": new evaluations of the environment quality in Rome. XXXI Int. Congress of Apiculture, Warsaw 116-117.
- ALEKSANDROWICZ J., DUDA H., 1991. *U progu medycyny jutra*. Oficyna Wyd. STON, Radom 248.
- ARZONE A., PATETTA A., 1987. Researches on the action of flucythrinate, propiconazole, pyridafenthion and quinalphos on honeybees. XXXI Int. Congress of Apiculture, Apimondia, Warsaw 117.
- BANASZAK J., 1983. Ecology of bees (Apoidea) of agricultural landscape. Pol. Ecol. Stud., 9, 421-505.
- BANASZAK J., 1986. Impact of agricultural landscape structure on diversity and density of pollination insects. Les Colloques de l'INRA, Paris 36, 75-84.
- BANASZAK J., 1987. Pszczoły i zapylanie roślin. PWRiL, Poznań 225.
- BANASZAK J., 1989. Strategia ochrony owadów zapylających w Polsce. Kosmos 38, 363-374.
- BANASZAK J., 1992. Pszczoły Apoidea. [W:] Z. GŁOWACIŃSKI: Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce. Zakład Ochrony Przyr. i Zasobów Nat., PAN, Kraków 49-58.
- BANASZAK J., 1993. Ekologia pszczół. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa - Poznań 263.
- CHORAŻY M., 1990. Czynniki rakotwórcze w otoczeniu człowieka. [W:] Chemiczne substancje toksyczne w środowisku i ich wpływ na zdrowie człowieka GUMIŃSKA M. (red.). Komisja Nauk Medycznych PAN, Zakł. Nar. im. Ossolińskich, Wrocław 176-196.
- CELLI G., PORRINI C., 1987. The presence of apicides and pesticides residues in honeybee colonies and hives in Italy. XXXI Int. Congress of Apiculture, Apimondia, Warsaw 118-119.
- CIERZNIK T., 1991. Wstępna ocena zgrupowań pszczół (Hymenoptera, Apoidea) w dwóch typach krajobrazu rolniczego. Wiad. Entomol. 10,3, 169-175.
- EICHLER W., 1989. Trucizny w naszym pożywieniu. PZWL, Warszawa 192.
- COLOMBO M., TONESI R., 1987. Radioactivity of Italian honey. XXXI Int. Congress of Apiculture, Apimondia, Warsaw 120-121.
- DAMBSKA I., 1982. Wielkopolski Park Narodowy — stan obecny i perspektywy rozwoju. Kronika Wielkopolski 3/4, 159-176.
- FILIPOWICZ A., PIWONI A., 1991. Zagrożenia pszczół powodowane chemiczną ochroną kwitnących upraw sadowniczych w latach 1988-1990. XXVIII Nauk. Konferencja Pszczelarska, 9-10 kwietnia 1991, Streszczenia referatów. Puławy 6-7.
- FILIPOWICZ A., PIWONI A., CHUDOLSKA L., 1993. Zagrożenia pszczół powodowane chemiczną ochroną kwitnących (owadopylnych) roślin uprawnych na terenie Polski w latach 1971-1992. XXX Nauk. Konf. Pszczelarska, Streszczenia referatów. Oddział Pszczeln. ISK, Puławy 7-8.
- FORMAN R. T., GODRON M., 1986. Landscape ecology. John Willey and Sons, New York - Toronto 618.
- GALUSZKA H., OSTROWSKA W., KĘDRACKI T., 1987. Gospodarka pasieczna w terenach spadziowych. PWRiL, Poznań 116.
- GŁOWACIŃSKI Z., (red.) 1992. Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce. Zakład Ochrony Przyr. i Zasobów Nat. PAN, Kraków 119.
- GŁOWACIŃSKI Z., BIENIEK M., DYDUCH A., GERTYCHOWA R., JAKUBINIEC Z., KOSIOR A., ZEMANEK M., 1980. Stan fauny kręgowców i wybranych bezkręgowców Polski — wykaz gatunków, ich występowanie, zagrożenie i status ochrony. Studia Naturae, A, Zakład Ochrony Przyrody i Zasobów Naturalnych PAN, Warszawa - Kraków 165.
- GROMISZ Z., 1978. Ochrona i bezpieczeństwo pszczół przy stosowaniu pestycydów. Studia i materiały — nasiennictwo I: Zapylanie roślin warzywnych. Inst. Sadownictwa, Skierniewice.
- GROMISZ Z., 1979. Badania nad szkodliwością dla pszczół niektórych nowych pestycydów. Materiały na III Seminarium „Zapylanie owadopylnych roślin warzywnych”. Inst. Warzywnictwa. Skierniewice 4.
- GROMISZ Z., 1980. Badania laboratoryjne nad szkodliwością dla pszczół niektórych nawozów mineralnych. Pszczelarstwo 12, 4.
- GROMISZ Z., 1981. Zatrucia pszczół pestycydami w latach 1970-1980. Pszczelarstwo 7, 6.
- GROMISZ Z., 1982a. Najczęstsze przypadki występowania zatruc pszczół. Pszczelarstwo 8, 10.

- GROMISZ Z., 1982b. *Badania nad szkodliwością niektórych nowych pestycydów dla pszczoł*. Studia i materiały: nasiennictwo, Inst. Warzywnictwa, Skierniewice 43–55.
- GROMISZ Z., 1982c. *Zatrucia pszczoł pestycydami*. Pszczelarstwo 10, 7.
- GROMISZ Z., 1983. *Zatrucia pszczoł pestycydami w roku 1982 w pasiekach korespondentów Oddziału Pszczelnictwa ISK*. Pszczelarstwo 4, 10.
- GROMISZ Z., 1984. *Zatrucia pszczoł pestycydami*. Pszczelarstwo 10, 5.
- GROMISZ Z., 1985. *Środki ochrony roślin i ich zagrożenia dla pszczoł*. Pszczelarstwo 4, 7.
- GROMISZ Z., 1988. *Środki ochrony roślin i wynikające z nich zagrożenia dla pszczoł*. Pszczelarstwo 4, 7.
- GROMISZ Z., 1990. *Ochrona pszczoł przed zatruciami*. PWRiL, Warszawa 98.
- GROMISZOWA Z., 1980. *Wstępne badania szkodliwości dla pszczoł niektórych nawozów mineralnych*. Pszczeln. Zeszyty Nauk. 24, 69–74.
- HURNY J., ZIĘBA S., 1982. *Ocena rozmiaru zaturu pszczoł w Polsce na tle zużycia pestycydów w latach 1977–1979*. Pszczeln. Zeszyty Nauk. 26, 123–129.
- HERÓD T., MIĘDZBYBRODZKA A., 1984a. *Wpływ zanieczyszczeń środowiska na jakość odmianowych miodów pszczelich*. XXI Nauk. Konf. Pszczelarska, 4–6 IV 1984. Oddział Pszczelnictwa ISK, Puławy 4–5.
- HERÓD T., MIĘDZBYBRODZKA A., 1984b. *Zawartość azotanów i azotynów w wybranych odmianowych miodach pszczelich*. Pszczeln. Zeszyty Nauk. 28, 191–195.
- HUSZCZA W., 1984. *Wpływ niektórych substancji chemicznych na zdrowotność i rozwój pszczoł*. XXI Nauk. Konf. Pszczelarska 4–6 IV 1984. Oddział Pszczelnictwa ISK, Puławy 5.
- JABŁOŃSKI B., KOŁTOWSKI Z., MARCINKOWSKI J., RYBAK-CHMIELEWSKA H., SZCZĘSNA T., WARAKOMSKA Z., 1993. *Zawartość metali ciężkich w nektarze, miodzie i pyłku pochodzącym z roślin rosnących przy szlakach komunikacyjnych*. XXX Nauk. Konf. Pszczelarska, Streszczenia referatów, Puławy 10–11.
- JĘDRUSZUK A., DE WAELE L., 1991. *Laboratoryjna ocena skuteczności warrobojczej i toksyczności dla pszczoł Fluwalinatu, Amitrazu i Malationu podawanych w syropie cukrowym*. XXVIII Nauk. Konf. Pszczelarska 9–10 IV 1991. Streszczenia referatów, Oddział Pszczelnictwa ISK, Puławy 13.
- JOHANSEN C., EVES J., 1967. *Toxicity of insecticides to the alkalibee and the alfalfa leafcutting bee*. Washington Agr. Exp. Stat. Circ. 475, 1–15.
- KAFEL A., BINKOWSKA K., HURNY J., KĘDZIORSKI A., MIGUŁA P., NAKONIECZNY M., 1987. *Zawartość metali ciężkich w tkankach pszczoły miodnej z terenów uprzemysłowionych Śląska*. XXXI Międzynar. Kongres Pszczelarski, Apimondia. Program i skróty referatów 212.
- KASPRZYK A., MIGACZ A., 1992. *Działanie pól elektrycznych na rodzinę pszczołę*. Pszczelarstwo, 1, 16.
- KASPRZYK A., MIGACZ A., NOWAK W., 1993. *Wstępne badania wpływu pól elektrycznych na rodzinę pszczołę oraz ich rozkład pod jednororową linią przesyłową wysokiego napięcia w układzie płaskim*. XXX Nauk. Konf. Pszczelarska, Streszczenia referatów, Oddział Pszczelnictwa ISK, Puławy 16–17.
- KONOPACKA Z., BIEŃKOWSKA M., 1992. *Wyniki wstępnych badań nad skutecznością Fluwalinatu przeciw warrozie w rodzinach pszczelich*. XXIX Nauk. Konf. Pszczelarska 8–9 IV 1992. Streszczenia referatów, Oddział Pszczelnictwa ISK, Puławy 15.
- KONOPACKA Z., POHORECKA K., 1992. *Zawartość kadmu i ołowiu oraz azotanów i azotynów w obróbkach pyłkowych zbieranych z różnych stanowisk w okolicach Puław*. XXIX Nauk. Konf. Pszczelarska 8–9 IV 1992. Streszczenia referatów, Oddział Pszczelnictwa ISK, Puławy 16.
- KOSIOR A., 1990. *Trzmielie Bombus LATR. wybranych polan reglowych Tatrzańskiego Parku Narodowego*. Zakład Ochrony Przyrody i Zas. Nat. PAN, Studia Naturae, A, 34, 113–128.
- KOSIOR A., BILIŃSKI M., RUSZKOWSKI A., 1990. *Trzmielie Śląska Górnego i Opolskiego*. Pszczeln. Zeszyty Nauk. 34, 93–100.
- KOSIOR A., NOSEK A., 1987. *Species composition and number of bumblebees Bombus Latr. in the areas influenced by the emission from non-ferrous metal works in the Silesian Upland*. Zakład Ochrony Przyrody i Zas. Nat. PAN, Studia Naturae, Kraków A, 21, 81–99.
- KOSTECKI R., LIPA J. J., 1969. *Zatrucia pszczoł*. PWRiL, Warszawa, 132.
- KRUNIĆ M. D., TERZIĆ J. J., KULINCEVIĆ J. M., 1987. *Arsenic from exhaust smokestacks — cause of the massive honey losses*. XXXI Int. Congress of Apiculture, Apimondia, Warsaw 125.
- KRZYSZTOFIAK L., 1990. *Możliwość użycia owadów jako wskaźników stopnia skażenia środowiska metalami ciężkimi*. Przegl. Zool. 34, 411–415.
- LIPIŃSKA J., ZALEWSKI W., 1989. *Zawartość w produktach pszczelich mikroelementów oraz pierwiastków szkodliwych dla zdrowia człowieka*. Pszczeln. Zeszyty Nauk. 33, 113–120.

- LIPIŃSKA J., ZALEWSKI W., 1990. Oznaczanie zawartości metali ciężkich w mleczku pszczełim. XXVII Nauk. Konf. Pszczelarska 4-5 IV 1990, Oddział Pszczelnictwa ISK, Streszczenia referatów, Puławy 19.
- LISIEWICZ J., 1989. *Zatruty świat. Biochemia człowieka wobec zanieczyszczeń środowiska*. Nauka dla Wszystkich, nr 435, Ossolineum 74.
- ŁĘSKI R., HURNY J., 1972. *Tabela toksyczności pestycydów dla pszczoł i okresów prewencji*. Pszczelarstwo 23, 5-8.
- MARKIEWICZ J., 1990. *Niektóre problemy toksykologii metali ciężkich w aspekcie skażenia środowiska*. [W:] GUMIŃSKA M. (red.) – Chemiczne substancje toksyczne w środowisku i ich wpływ na zdrowie człowieka. Komisja Nauk Medycznych PAN, Ossolineum, Kraków 117-135.
- MICHALIK S., 1990. *Tempo i kierunki antropogenicznych przemian szaty roślinnej na przykładzie charakterystycznych obiektów chronionych w Polsce południowej*. Studia Nat., Suplement 112-140.
- MIEDZYBRODZKA A., HERÓD T., PAWLUS S., 1987. *Zawartość niektórych metali śladowych w odmianowych miodach pszczelich*. Pszczeln. Zeszyty Nauk. 31, 207-211.
- MIGUŁA P., KAFEL A., KĘDZIERSKI A., MARCZYK G., NAKONIECZNY M., 1991. *Metale ciężkie w pożytkach, produktach i tkankach pszczoł z rejonów uprzemysłowionych*. XXVIII Nauk. Konf. Pszczelarska 9-10 IV 1991, Streszczenia referatów. Oddział Pszczelnictwa ISK, Puławy 17-18.
- MIŚKIEWICA W., WOŹNIAK J., 1970. *Radioaktywność miodów polskich*. Acta Pol. Pharm. 27, 587-592.
- OKOŁÓW Cz., 1976. *Wpływ turystyki na entomofaunę*. [W:] Entomologia a ochrona środowiska, PWN, Warszawa 91-97.
- PALACH R., 1991. *Linie wysokiego napięcia i pszczoły*. Pszczelarstwo, 5, 19.
- PAWLIKOWSKI T., 1989. *Struktura zgrupowań dzikich pszczołowatych (Hymenoptera, Apoidea) z obszarów rolnych o różnych typach parcelacji powierzchni uprawnej*. Acta Univ. N. Copernici, Biologia 33, 70, 31-46.
- PAWLIKOWSKI T., 1993. *Zadrzewienia śródpolne jako korytarze ekologiczne rozprzestrzeniania się trzmieli (Apoidea, Bombus LATR.) w krajobrazie rolniczym*. Acta Univ. N. Copernici, Biologia 84, 19-26.
- PRZYBYLSKI Z., 1976. *Próba określenia wpływu gazów spalinowych silników samochodowych na faunę łąk zlokalizowanych wzdłuż arterii komunikacyjnej E-22: Rzeszów-Kraków*. Materiały z XVI Sesji Nauk. IOR, Poznań 323-331.
- PRZYBYLSKI Z., 1979. *The effects of automobile exhaust gases on the arthropods of cultivated plants, meadows and orchards*. Environ. Pollut. 19, 151-157.
- PRZYBYLSKI Z., 1984. *Poszukiwanie związków między zanieczyszczeniem powietrza atmosferycznego a występowaniem chorób nowotworowych w Polsce*. Kosmos 33, 149-160.
- ROMANKOW W., WÓJTOWSKI F., WILKANIEC Z., 1979. *Wpływ zabiegów chemicznych na nasilenie występowania owadów szkodliwych i zapyłających na plantacjach lucerny nasiennej*. Roczn. Nauk Roln. E, 9, 229-246.
- SEUNG-YOON CHOI, 1987. *Poisoning of honeybees by the pesticide applications in Korea*. XXXI Int. Congress of Apiculture, Warsaw 132-133.
- SKIBA T., 1987. *Ocena radioaktywności miodów w Polsce zebranych wiosną 1986 roku*. XXXI Międzynar. Kongr. Pszczelarski, Apimondia, Program i skróty referatów, Warszawa str. 209.
- SKIBA T., IGNACIUK K., SKOWRONEK W., MUSZYŃSKA J., 1987. *Radioaktywne skażenie produktów pszczelich zebranych na terenie Polski w 1986 roku*. Pszczeln. Zeszyty Nauk. 31, 91-104.
- SMOLARZOWA S., ŁĘSKI R., 1963. *Wpływ temperatury na toksyczność DDT dla pszczoł (Apis mellifera L.)*. Pszczeln. Zeszyty Nauk. 7, 81-94.
- STARZYK J., KOSIOR A., 1985. *Wpływ turystyki pieszej na entomofaunę Bieszczadzkiego Parku Narodowego i terenów przyległych*. Parki Narodowe i Rezerwy Przyrody 6, 93-100.
- SZABLEWSKI Z., 1989. *Reakcje niektórych komórek na obecność inhibitorów metabolizmu w środowisku*. Kosmos 38, 331-342.
- SZCZĘSNA T., RYBAK-CHMIELEWSKA H., ARCIUCH H., 1992. *Woltamperometryczne oznaczanie metali w obróżkach pyłkowych*. XXIX Nauk. Konf. Pszczelarska 8-9 IV 1992. Streszczenia referatów. Oddział Pszczelnictwa ISK, Puławy 33.
- SZYMANIUK J., ZALEWSKI W., 1984. *Zawartość pierwiastków śladowych w pierdze*. XXI Nauk. Konf. Pszczelarska. Streszczenia referatów. Oddział Pszczelnictwa ISK, Puławy 23-24.
- SZYMANOWSKA-BIELAWSKA K., 1981. *Wrażliwość pszczoł na insektycydy*. Pszczelarstwo 2, 9.
- TOMASZEWSKA B., 1984. *Zatrucia pszczoł pestycydami — zagadnienia wciąż aktualne*. Pszczelarstwo, 4, 8.
- TOMASZEWSKA B., 1991. *Zatrucia pszczoł w warunkach naturalnych*. Pszczelarstwo 5, 7.

- WILDE J., 1993. *Warroza i ekologiczny miód*. Pszczelarstwo 10, 20–21.
- WILKANIEC Z., 1979. *Badania laboratoryjne nad toksycznym działaniem niektórych pestycydów na pszczoły miodne*. Roczn. AR w Poznaniu 111, 185–190.
- WILKANIEC Z., WÓJTOWSKI F., 1978. *Doświadczenia polowe nad wpływem niektórych insektycydów na trzmielę*. Roczn. AR w Poznaniu 101, 163–167.
- WILKANIEC Z., WÓJTOWSKI F., SZYMAŚ B., 1985. *Wpływ działania kontaktowego niektórych akarycydów na pszczoły miodne w warunkach laboratoryjnych*. Roczn. AR w Poznaniu 163, 93–99.
- WILKANIEC Z., WÓJTOWSKI F., 1979. *Z badań nad szkodliwością niektórych insektycydów dla pszczoły miodnej (*Apis mellifica* L.)*. Mat. XIX Sesji Nauk. IOR, Poznań 103–114.
- WOJTACKI M., 1984. *Produkty pszczele i przetwory miodowe*. PWRiL, Warszawa 210.
- WÓJTOWSKI F., HESS E., 1967. *Badania nad toksycznością niektórych pestycydów na pszczoły miodne*. Roczn. WSR w Poznaniu 36, 283–292.
- ZALEWSKI W., SZYMANIUK J., 1985. *Pollution with haevy elements of the pollen and bee bread collected from several places in Poland*. 5th Int. Conf. "Chemistry for protection of the environment", Abstracts, Leuven 150–152.
- ŻENCZAK M., 1989. *Organizmy żywe w polu elektrycznym o częstotliwości przemysłowej*. Kosmos 38, 343–362.

STEFAN M. JANION

*Instytut Ekologii PAN,
Dziekanów Leśny, 05-092 Łomianki*

EWOLUCJA EKOSYSTEMALNA

Nie jest rzeczą trudną wyobrazić sobie hipotetyczne organizmy o najbardziej wysokim dostosowaniu, polegającym na zdolności do całkowitego przeciwstawienia się kontroli otaczającego środowiska. Wyrażałoby się to likwidacją konkurentów do stołu i zajmowanej przestrzeni, umiejętnością wykorzystywania energii bez pośredników, oraz zapewnieniem nieograniczonej trwałości mechanizmom gwarantującym funkcjonowanie (BEGON i MORTIMER 1989). Ostatecznie, można sobie wyobrazić, powinno to konsekwentnie doprowadzić do jednego wspaniałego organizmu, który zastąpi wszelkie inne i będzie trwał wiecznie (PIANKA 1981).

Do tego rodzaju przypuszczeń mogłaby nas skłaniać ewolucja gatunku *Homo*, którego rozwój dzięki uzyskanej samoświadomości, przestał już podlegać prawom ewolucji biologicznej, a podlega prawom będących jego własnym wytworem i właściwych wyłącznie jemu, prawom rozwoju kulturowego. Gatunek ten, podlegając tym prawom, stworzył właściwie taki „jeden wielki organizm” skutecznie przeciwstawiający się i skutecznie kontrolujący wpływy otaczającego środowiska.

Czy można przez analogię sądzić w takim razie, że powstałe w trakcie rozwoju świata organicznego wśród wielu gatunków różnorakie formy życia społecznego są optymalnym i najwyższym sposobem dostosowania, zapewniającym autonomicznym jednostkom, organizmom, najlepszą przeżywalność? Czy nie jest to jednak tylko iluzją, ponieważ uniezależnienie się od kontroli otaczającego środowiska naturalnego zachodzi tu kosztem równoległego, nie mniej silnego, uzależnienia się od środowiska współplemieńców, środowiska społecznego? (JANION 1991).

Treścią istnienia życia jest uzyskana od otaczającego środowiska autonomia form ożywionych, pogłębiana i doskonalona w trakcie ich ewolucji dzięki doborowi naturalnemu aż do powstania tylko u jednego gatunku samoświadomości. Wykluczało to konsekwentnie inne kierunki rozwoju. Ale warunkiem i gwarancją zachowania tak uzyskanej autonomii w stale zmiennych sytuacjach środowiskowych była i jest zmienność, różnorodność i wymiennność form przenoszących raz uzyskaną informację zawierającą kod życia. Na pewnym etapie rozwoju, kiedy została zapewniona trwałość przekazu informacji i utrwaliła się jedność biochemiczna świata ożywionego, już nie „innowacje biochemiczne pociągały za sobą przekształcenia molekularne, ale presja selekcyjna wywierana przez zmiany

zachowania organizmów lub zmianę niszy ekologicznej” (JACOB 1987). Musiały więc kształtować się jednocześnie, niezbędne dla ciągłości przepływu i przekazu informacji w zmiennych warunkach środowiskowych, mechanizmy współzależniające i doskonalące formy, które przechowywały i przekazywały tę informację.

Z jednej strony zatem, ewolucja świata organicznego utrzymywała rozwój uzyskanej autonomii, z drugiej równolegle i nierozłącznie, na skutek stale zmieniających bodźców otaczającego środowiska, potęgowała i udoskonalała mechanizmy różnicujące formy nią obdarzone. Wykształciły się też dzięki temu dostosowawcze, integrujące mechanizmy samoregulacyjne inne na poziomie wewnątrzgatunkowym, populacyjnym, inne na poziomie międzygatunkowym, ekosystemalnym. W każdym z warunków dają się one zawsze i po prostu zredukować do regulowania zagęszczenia populacji w funkcjonujących w danych warunkach układach (systemach) ekologicznych. W ten sposób urzeczywistniająca się presja środowiska biotycznego i abiotycznego, doprowadziła do rozwoju ogromnej gamy, trudnych do ogarnięcia, uzależnień ekologicznych, różnicujących tempo przepływu i gromadzenia materii, łańcuchów troficznych, pasożytnictwa, drapieżnictwa i różnego rodzaju związków socjalnych. Doprowadziło to do pozornej, bo podlegającej przez zróżnicowanie wymagań środowiskowych tym samym prawom utrzymania ciągłości życia, „niezależności wzajemnej”. „W dziurach nie większych od dziur golfowych kłębią się szczury. Wrony skaczą, nadlatują, chwytają w szpony resztki karmy pozostawionej przez szczury, tak jak i szczury spożywają resztki pozostawione przez wrony. Nie ma waśni między rodzajami. W takiej zgodzie trwać mogła w raju wszelka zwierzyna. Szczury nie obchodzą wron, wrony zaś obojętne są szczurom”. Jest to godny uwagi cytat ze współczesnej literatury pięknej GUNTERA GRASSA (1989), który na podstawie obserwacji podaje wnikliwy, realistyczny obraz współzależności ekologicznych, widząc tu harmonię właściwą rajskim relacjom. Można odczytać w tym również i antycypację przyszłości, jak ją sobie wyobraża autor. Jest to też obraz wzajemnego, współzależniającego zróżnicowania, które może być integrujące lub dezintegrujące, przez zależne od środowiska konkurencyjne zróżnicowanie i przez rozdział jego zasobów. Stanowi to podstawę mechanizmów samoregulacyjnych. To właśnie doskonalenie takich mechanizmów, ich ewolucja, zapewnia „harmonijne” funkcjonowanie różnych gatunków w zmiennych sytuacjach środowiskowych.

Ponieważ jednak wszelkie bodźce otaczającego środowiska oddziałują bezpośrednio na organizm, reakcje na nie, ich efekty w postaci różnego rodzaju dostosowań, zostały ukształtowane w trakcie rozwoju, przez relacje organizmu ze środowiskiem, przez jego ekologię. Tym należy tłumaczyć darwinowskie pojęcie walki o byt, jako doraźnego sposobu reagowania osobników na zmieniające się sytuacje środowiskowe. Przejawia się to w postaci różnorodnych typów relacji międzyosobniczych. W ramach jednego gatunku (populacji) relacje te są determinowane wspólnym genotypem i konkurencją integrującą, a u form różnogatunkowych — konkurencją dezintegrującą.

Przedstawione pojęcia konkurencji integrującej i dezintegrującej mają podkreślić ważne dla procesu ewolucji różnice, kryjące się za pojęciem darwinowskiej walki o byt, zarówno wtedy kiedy są odnoszone do konkurencji w populacji mendlowskiej, jak i konkurencji między różnymi gatunkami w systemie ekologicznym (JANION 1994).

Przebiegające w ten sposób wśród występujących w określonym środowisku gatunków roślin i zwierząt procesy wykazują, poprzez swoje przewidywalne następstwa i harmonię, podobieństwo do organizmu, do jego ontogenetycznego i filogenetycznego rozwoju. Przyjmuje się dość często, że istnieje tu okres inicjalny, optymalny i schyłkowy, jak też takie procesy, jak regeneracja, czy degeneracja. Toteż takim ekologicznie zorganizowanym wspólnotom różnych gatunków roślin i zwierząt bardzo często przypisuje się właściwości organizmu, czy superorganizmu. Nie ma w tym nic nagannego pod warunkiem jednak, że ten sposób myślenia nie stanowi podstawy do budowania z jego pomocą ekologiczno-ewolucyjnych teorii (TROJAN 1980).

Fitosocjologowie już dość dawno zauważyli (MATUSZKIEWICZ 1984), że zakres tolerancji zbiorowisk roślinnych (zespołów) na zmiany czynników środowiskowych jest z reguły większy od tolerancji poszczególnych tworzących takie zbiorowisko gatunków. Reakcja zbiorowiska jest zatem odmienna, wolniejsza, niż każdego ze składających się na nią gatunków. Może to przemawiać za hipotezą „superorganizmu”, jakim może być zespół. Z pewnością stanowi jednak jeden z ciekawszych przykładów mechanizmów samoregulacyjnych. Można więc przyjąć, że ukształtowane relacje międzygatunkowe prowadzą tu do zwiększenia tolerancji na zmiany bodźców otaczającego środowiska. Dzieje się tak, ponieważ wszelkie bodźce środowiska oddziałują bezpośrednio tylko na organizmy, a zwiększenie doraźnej tolerancji na ich wpływy (bez zmian genetycznych — w czasie życia osobnika — są one niemożliwe) leży wyłącznie w zakresie możliwości przekształcenia relacji międzyosobniczych wewnątrz populacji (JANION 1991). Zmiany presji czynników środowiskowych, biotycznych lub abiotycznych, ujawniają zawsze wewnątrzpopulacyjny nacisk selekcyjny w kierunku retardacji, utrwalania i utrzymywania reakcji osobniczych uzyskanych już w przeszłości. To dzięki utrwalaniu się reakcji osobniczych, przez ich powtarzanie (stereotypizacja, habituacja) i związanych z tym kształtujących się relacji międzyosobniczych, następuje stabilizacja i pewna przewidywalność zmian na zmiany bodźców środowiskowych. Z kolei kształtujące się na tej zasadzie międzygatunkowe relacje konkurencyjne są podstawą do precyzowania się mechanizmów samoregulacyjnych zespołu (ekosystemu). Mechanizmy te poprzez interakcje konkurencyjne dążą do dezintegracji między tworzącymi je gatunkami i tym samym podtrzymują ich zachowawcze tendencje. Sprzyja to jednocześnie hamowaniu wewnątrzpopulacyjnych zmian. Następuje też dzięki temu regulacja podziału zasobów środowiska łagodząca konkurencję, na przykład zróżnicowane drapieżnictwo. Przy względnej niezmienności środowiska abiotycznego zapobiega to zbyt gwałtownym wahaniom liczebności populacji tworzących zespół, zapobiega i chroni je przed sytuacjami ekstremalnymi. Te zachowawcze tendencje behawioralnych dostosowań organizmów nie wyhamowują jednak całkowicie zmian i przekształceń całokształtu eksploatowanego środowiska. Ulega ono równolegle ze zmianami międzygatunkowych konkurencyjnych relacji, stopniowemu przeorganizowaniu, następuje pogłębianie jego podziału i zmiany sposobów eksploatacji. Ostatecznie następuje, w określonym często nawet możliwym do przewidzenia czasie, wymiana eksploatujących i zasiedlających tak przekształcane środowisko gatunków, sukcesja.

Jednak, czy i w jakim zakresie skala gatunkowego zróżnicowania zespołu (ekosystemu) stanowi o jego trwałości (spowolnieniu zmian), czy mówiąc inaczej, decyduje o jego przewidywalności, pozostaje nadal sprawą dyskusyjną.

Dostrzeżenie roli mechanizmów samoregulacyjnych zespołu przy zawężeniu dostosowywania się organizmów do zmiennych czynników środowiska wyłącznie i tylko do dostosowań genetycznych stało się podstawą hipotezy istnienia szczególnego rodzaju selekcji r i K (MAY 1979). Podaje się często tę hipotezę, jako wyjaśnienie „ewolucyjnej strategii” populacji przy określonej presji środowiska (ekosystemu). W sytuacji nieznacznego zagęszczenia i słabo eksploatowanego środowiska dostosowania populacji polegać mają na szybkim rozmnażaniu się osobników i wszelkich z tym związanych przystosowań (selekcja r). Natomiast w środowisku o dużym zagęszczeniu, dużej konkurencji, przystosowania związane będą z nieprzekraczaniem pewnej określonej liczebności, czyli tak zwanej gęstości bezpiecznej (selekcja K). Można w hipotezie tej odczytać ukryte Nicholsonowskie idee zależnych od zagęszczenia relacji sterujących. Z tym, że według Nicholsona procesy te są kształtowane wyłącznie za pomocą konkurencji wewnątrzgatunkowej. MUELLER i współpracownicy (1991) weryfikując doświadczalnie hipotezę r i K taką konkurencję określają jako „trade off” (coś za coś). W każdym przypadku konkurencja ma pełnić kluczową rolę w ustalaniu się wielkości populacji (liczebności). Ponieważ jednak zmiany demograficzne populacji zachodzą w ekologicznej skali czasu (PIANKA 1981), hipoteza r i K może być jedynie hipotezą roboczą, pomocną przy wyjaśnianiu doraźnych zmian liczebności populacji. Nie może być jednak przesłanką do wnioskowania o jej „ewolucyjnej strategii” i związanej z tym ewolucji zespołu.

Miarą powodowanej darwinowskimi czynnikami ewolucji „jej strategii”, jest skala dostosowań wyrażających się uniezależnianiem się organizmu od kontroli otaczającego środowiska biotycznego i abiotycznego. Budowanie takiej skali jest trudne i nie ma dotąd sposobu wyrażania jej wartościami absolutnymi. Stanowi ona jednak jedyne kryterium, które nie może budzić wątpliwości przy przyjmowaniu darwinowskich reguł doboru naturalnego i opartych na tym zasad prawidłowości rozwoju i ewolucji świata organicznego. Kryterium to zawierające w sobie determinantę warunkującą funkcjonowanie organizmów tylko w jedności ze środowiskiem, pociąga za sobą określony ciąg myślenia. Materialnymi czynnikami takiej ewolucji są zmienność, dziedziczność, walka o byt i dobór naturalny. Podlegać jej mogą jednostki, które uzyskały zdolność przeciwstawiania się kontroli otaczającego środowiska. Taką jednostką może być tylko autonomiczny osobnik, a jedynym i ostatecznym jakościowym skutkiem takiej ewolucji jest specjacja. Proces specjacji, powstawanie nowej jakości genetycznej i behawioralnej, jest wspomagany i potęgowany zmianą kierunku konkurencji międzyosobniczej. Dotychczasowa konkurencja integrująca w populacji zmienia kierunek i przekształca się w konkurencję dezintegrującą między już nowo kształtującymi się gatunkami. W ten sposób przebiegająca ewolucja powoduje wzrost i doskonalenie się organizacji układów (systemów) ponadpopulacyjnych, międzygatunkowych. Nie prowadzi to w żadnym razie do powstania jednego wspaniałego organizmu, który zastąpi wszelkie inne. Prowadzi, przez ewolucję różnorodności i organizacji współzależności, do różnicowania się zespołu (populacji) i dzięki temu optymalnego wykorzystywania różnorodnych, nowych

zasobów środowiska. Nie należy zatem do ewolucji organizmalnej i ewolucji ekosystemalnej przykładać jednej miary (TROJAN 1980), a tym bardziej ich nie rozróżniać (MAY 1979).

ECOSYSTEMAL EVOLUTION

Summary

As a measure of biological evolution can be taken the degree of adaptation expressed as an increase in independence of the organism from the environmental control. This evolution might have concerned only a single autonomous individual resulting in creation of a new species. The origin of species is related to changes in the direction of competition between the individuals. Integrating competition, existing within the populations is replaced by disintegrating competition between the newly created species.

LITERATURA

- BEGON M., MORTIMER M., 1989. *Ekologia populacji, studium porównawcze zwierząt i roślin*. PWRiL, Warszawa.
- GRASS G., 1989. *Zunge zeigen*. *Życie Literackie* Nr 48, Kraków.
- JACOB F., 1987. *Gra możliwości*. PIW, Warszawa.
- JANION S. M., 1991. *Samoregulacja*. *Kosmos* 40, 273–277.
- JANION S. M., 1994. *Informacja behawioralna — ewolucyjny mechanizm przystosowawczy*. *Kosmos* 43, 309–312.
- MATUSZKIEWICZ W., 1984. *Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski*. PWN, Warszawa.
- MAY R. M., 1979. *The structure and dynamics of ecological communities (in population dynamics)*. 407 Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- MUELLER L. D., GUO P., AYALA F. J., 1991. *Density-dependent natural selection and trade offs* [W:] *Life History Traits*. Science Reprint Series 253, 433–435.
- PIANKA E. R., 1981. *Ekologia ewolucyjna*. PWN, Warszawa.
- TROJAN P., 1980. *Homeostaza ekosystemów*. Ossolineum, Wrocław.

STEFAN M. JANION

Instytut Ekologii PAN

Dziekanów Leśny, 05-092 Łomianki

INFORMACJA BEHAVIORALNA — EWOLUCYJNY MECHANIZM
PRZYSTOSOWAWCZY

W lapidarnym ujęciu powstanie życia na Ziemi można traktować jako zrodzenie się, przez zmianę entropii informacyjnej (KÜPPERS 1991), takich możliwości, że nastąpiło przekształcenie się jakiejś części materii nieożywionej w związki chemiczne, w których do dziś pozostała, wówczas zakodowana, informacja zawierająca zdolność przeciwstawiania się prawom obowiązującym materię nieożywioną, z której związki te powstały. Musiały to być jednocześnie związki, które posiadały zdolności adaptacyjne, umożliwiające w zmiennych warunkach trwały przekaz tak uzyskanej informacji. Jednocześnie dzięki kształtującym się mechanizmom doboru naturalnego, jak i mechanizmom zachowawczym, nastąpiło uzyskanie najdalej idącego uniezależnienia się od kontroli otaczającego nieożywionego środowiska, najdalej idącej autonomii — powstanie życia. W dalszym ciągu doskonalenia i ewolucji tak uzyskanej autonomii doprowadziło to do najdoskonalszego tworu już ożywionej materii, właściwej tylko jednemu gatunkowi *Homo* — samoświadomości¹ (JANION 1991).

Ostatecznie, taki zawierający w sobie kod życia, przekazywany z pokolenia na pokolenie zapis informacji, został zawarty w komórkach (genach) w postaci kolejności ułożenia czterech rodzajów nukleotydów, różniących się zasadami azotowymi, wzdłuż łańcucha DNA lub RNA. Tak powstała informacja autonomii życia, informacja genetyczna, mogła się zrealizować i urzeczywistnić w zmiennych warunkach środowiska jedynie przez nieustanny, różnorodny ciąg organizmów i zachodzących między nimi relacji, poprzez tworzącą się między nimi informację behawioralną (JANION 1987). Jest to informacja, której podłożem są osobnicze cechy genetyczne, zawarta w określonych reakcjach organizmu na określone bodźce środowiska. Są to reakcje, które są wyselekcjonowanym, trwałym repertuarem zachowań adaptacyjnych przekazywanych z pokolenia na pokolenie, ale mogących ulegać i ulegającym zmianom równoległe ze zmianami warunków środowiskowych. Stąd wszystkie wyżej wymienione procesy, zapewniające trwałość i ciągłość życia na Ziemi, mogą mieć miejsce, mogą zachodzić tylko w powiązaniu z otaczającym biotycznym i abiotycznym środowiskiem.

¹ Można też przyjmować, że gatunek *Homo* jest tworem, w którego biologiczną istotę tchnął Bóg potęgę ducha (samoświadomość). Przez całe ludzkie życie duch ten, powodując stan nieustannych rozterek i cierpień, próbuje osiągnąć przewagę nad swoim biologicznym wcieleniem. Może to osiągnąć ale dopiero wówczas, kiedy tę swoją ziemską doczesną otoczkę opuści na zawsze.

Równie naturalnym, biologicznym procesem, mającym swoje podstawy wynikające ze wspomnianej istoty powstania życia, z naturalnego rozwoju, jest ekspansja i dążenie każdego z występujących na Ziemi gatunków do uzyskania przewagi i dominacji w otaczającym go środowisku. W tej konkurencji gatunek *Homo* posiadał, jak dotąd, niczym nie zagrożoną dominację. W swoich możliwościach i woli panowania nad światem uzyskał bez reszty kontrolę nad otaczającym środowiskiem. Tym nie mniej jest jednym z wielu gatunków zamieszkującym Ziemię i podlega wielu wpływom, jakim podlegają inne gatunki przebywające z nim w tym środowisku. Nie podlega jednak prawom doboru naturalnego, dzięki którym uzyskał samoświadomość i przez to przekroczył barierę zasad ewolucji biologicznej (JANION 1991).

Stanowi to również jeden z pierwszorzędnych dowodów na to, że jednostką podlegającą prawom doboru naturalnego może być tylko osobnik a nie odrębny gen².

Gen nie realizuje się samoistnie, nie istnieje bezpośrednia transmisja genomu. Gen realizuje się tylko dzięki reakcjom na bodźce środowiska, w jakim egzystuje organizm i z udziałem współplemieńców. A zatem zawarta w organizmie informacja genetyczna może ujawniać się w czasie jego życia przez informację innego rzędu, przez specyficzny dla każdego gatunku, posiadający wartość adaptacyjną repertuar wzorów zachowań (informacja behawioralna) i dopiero całokształt tych zjawisk (informacja genetyczna i behawioralna) podlega doborowi naturalnemu. Na skutek uzyskania przez gatunek *Homo* samoświadomości i relacji międzyosobniczych, jakie dzięki temu powstały, ukształtował się też odmienny tor informacji adaptacyjnej, tor informacji kulturowej, oparty na samoświadomości i wypływającej stąd umiejętności uczenia się, utrwalania i przekazu z pokolenia na pokolenie uzyskanych adaptacji. Umożliwiło to stałe, coraz większe uniezależnienie się od otaczającego środowiska i zdecydowanie przewyższało szybkością i skutecznością biologiczne dostosowania. Stało się to jedną z podstawowych przyczyn, dla których już *Homo* przestał podlegać ewolucji biologicznej w jej klasycznym darwinowskim kształcie. Dzięki temu też człowiek stworzył własne, tylko jemu właściwe, środowisko, środowisko kulturowe i podlega już tylko jego prawom. Dzięki ukształtowaniu się tego rodzaju środowiska człowieka, nastąpiło przesunięcie horyzontu ewolucji życia na Ziemi, od tylko przeżycia i rozwoju do kontroli nad otaczającym środowiskiem, wykreowania autonomii ducha, wewnątrzsterowności i wolności. Doprowadziło to też do głębokich refleksji nad istotą bytowania, do kierunku myślowego, o którym właściwie pełna informacja jest zawarta w bardzo zwięzłym sformułowaniu jednego z wybitniejszych jego przedstawicieli — E. Fromm'a — „Życie w dążeniu do nadania sobie sensu obraca się w swoje przeciwieństwo, obraca się przeciwko samemu sobie” (FROMM 1990). Analiza treści tego sformułowania odkrywa zawarte w nim jakże oczywiste przesłanie. Nie zawiera się ono jednak w banalnym stwierdzeniu stanu rzeczywistości, iż osiągnięte panowanie nad środowiskiem, całkowite jego zdominowanie, może doprowadzić do całkowitego jego wyniszczenia, do śmierci i zagłady wszystkiego co żyje. Sens tego sformułowania zawiera inną prawdę. Życie biologiczne (organizm), żeby przetrwać, żeby istnieć, musi stale przeciwstawić się likwidującemu naciskowi warunków otaczającego

² Stąd na przykład od bliskich nam, żeby uniknąć słowa spokrewnionych gatunków, genetycznie różni nas przerażająco mało.

środowiska i nosi w sobie od chwili powstania nigdy niezbywalną dozę samoobrony. Informację tę w ciągu historii ludzkości kultura przetransformowała i obejmuje ona bardzo różnorodnie postawy ludzkie określone po prostu ogólnie pojęciem egoizmu³. Samoobrona biologiczna przetransformowana przez kulturę jako egoizm jest zatem jednym z podstawowych warunków kontynuacji życia, jego trwania⁴. Stałym dążeniem różnie realizowanej myśli ludzkiej (charakteryzującej się od zarania poczuciem winy) i różnie wyrażanych idei dotyczących nadawaniu sensu życiu, przede wszystkim przez jego humanizację, jest eliminowanie wszelkich odmian egoizmu, konkurencji, przewagi, przemocy, dążenie do nieograniczonej autonomii i wolności jednostki. W logicznej konsekwencji pełne osiągnięcie tych celów musiałoby prowadzić do zanikania życia, do „obrócenia się przeciwko samemu sobie”. Uświadomienie tej prawdy nie powinno nas skłaniać do pesymizmu, ale raczej do większego zrozumienia i właściwego dystansu w stosunku do otaczającego świata.

Tak więc, jeżeli przyjmiemy, że podstawową zasadą utrzymywania się życia, jest nieustanne przeciwstawianie się i uniezależnianie od wpływów i kontroli otaczającego całokształtu środowiska, to równoległe z tym zostały również wykreowane mechanizmy zapewniające tego rodzaju autonomię. Ogólnie zasady funkcjonowania tych mechanizmów i rozwoju form ożywionych wyczerpują odkryte i podane przez Darwina materialne czynniki ewolucji. Są to zmienność, dziedziczność, walka o byt i dobór naturalny. Dwa pierwsze realizują się poprzez przekazywanie zawartej w organizmach informacji genetycznej, dwa pozostałe, przez zmiany relacji między organizmami, organizmami i środowiskiem, przez zmiany informacji behawioralnej.

Zawartość i przekaz informacji genetycznej, zawierającej raz uzyskany kod życia, musi być i jest szczególnie chroniona przed wpływami otaczającego środowiska, przed jego relatywnie szybko w stosunku do stałości gatunków następującymi zmianami. Rolę tę spełnia wiele wykształconych w trakcie ewolucji mechanizmów, których zadaniem jest ochrona i niedopuszczenie do zmian posiadanego kodu genetycznego, zapewniającego autonomię organizmu, autonomię gatunku. Bardzo skrótowo są to najróżnorodniejsze zabezpieczenia od uniemożliwiających ryzyko powstania skazanych na stratę informacji odmian, ryzyko dostania się do organizmu obcego białka, poprzez antygeny do istnienia wielu systemów enzymatycznych, których działanie powoduje przywrócenie prawidłowej (komplementarnej) struktury DNA. Poza tym niektóre białka, biorąc bezpośredni udział w replikacji DNA, chronią komórkę przed powstaniem mutacji przez zapobieganie tworzeniu błędów w DNA lub korygowanie tych błędów (JANION 1990).

Drugim wspomnianym wyżej torem informacji, charakteryzującej się precyzyjnymi mechanizmami samoregulującymi, chroniącymi informację genetyczną przed zmianami, ale realizującymi się na płaszczyźnie ponadorganizmalnej, jest informacja behawioralna. Informacja ta realizuje się przez praktycznie nieograniczoną zmienność możliwych międzyosobniczych relacji (walka o byt), jako najbardziej

³ E. Fromm podaje, że egoizm może się wyrażać w postaci agresji obronnej i wtedy ma charakter biologiczno-instynktowny, inne formy agresji są uwarunkowane społecznie (kulturowo) i jest to według niego agresja złośliwa (FROMM 1990).

⁴ Ostatnio wyrażane są opinie, iż jest to istotą dominowania społecznej koncepcji kapitalizmu i powodem nieutrzymywania się koncepcji opierających się na ideałach socjalnych.

skutecznego mechanizmu przystosowawczego. Tylko zmienność relacji międzyosobniczych umożliwia funkcjonowanie populacji w zmiennym środowisku, tylko dzięki temu możliwe jest działanie doboru naturalnego jako czynnika sterującego ewolucją.

Walka o byt realizuje się poprzez bardzo wiele wytworzonych w trakcie rozwoju różnorodnych behawioralnych mechanizmów adaptacyjnych. Dotyczy to populacji mendlowskich o wspólnej puli genetycznej, jak i zespołów, systemów o różnych odmiennych genotypach. W populacjach o wspólnej puli genetycznej mechanizmy te są oparte na relacjach międzyosobniczych, których podłożem jest konkurencja integrująca (JANION 1988). Nie zawiera się w tym żadna forma altruizmu, czy kooperacji w rozumieniu bezinteresownego działania na czyjąś korzyść. Jest to konkurencja, która poprzez przeciwstawne "egoistyczne" reakcje organizmów na bodźce środowiska (biotycznego i abiotycznego) tworzy strukturę, dzięki której zachowana zostaje ich osobnicza autonomia i całość genetyczna populacji, jej trwałość. Urzeczywistnia się to poprzez wszelkiego rodzaju organizacje socjalne i związane z tym różnego rodzaju hierarchie, różnego rodzaju przystosowania samoregulujące, jak behawioralna sterylizacja, solitaryzm, stadność, terytorialność, migracyjność.

Warto w tym miejscu chyba zwrócić uwagę na potrzebę, dla celów metodycznych, rozróżnienia pojęcia organizm i osobnik. Pod pojęciem organizm należałoby rozumieć autonomiczną ożywioną jednostkę o określonym *n i e z m i e n n y m* genomie, osobnik poza swoimi właściwościami jako organizm, to również część o *z m i e n n y m* behawiorze, określonej całości, populacji.

Skłaniając do tego podejmowane ostatnio próby tworzenia „nowych” przesłanek do darwinowskiej teorii ewolucji. Ma być w tym pomocne redukowanie organizmu do różnych poziomów jego organizacji. I tak, Adam Urbanek (URBANEK 1991), powołując się na wypowiedzi W. Provine'a, podziela z nim pogląd, że nastąpiła bifurkacja procesów ewolucyjnych i będący tego konsekwencją podział na ewolucję molekularną i fenotypową. Stąd nasze idee o jedności procesów ewolucyjnych, według A. Urbanka należy zaliczyć do przeszłości. Syntetyczna teoria ewolucji według niego zasługuje już na nazwę „post-neodarwinizmu”. Rozumowaniu temu dodaje powagi podbudowanie Popper'owskim pojęciem transcendencji.

Sądzę, że mimo tego prowadzi to jednak na manowce. Niezależnie od tego do jakich części składowych będziemy redukowali organizm, podmiotem ewolucji opartej o dobór naturalny może być tylko o s o b n i k. *Amicus Adamus, sed magis amica veritas...*

LITERATURA

- FROMM E., 1990. *Instytut Nauki o Człowieku*. Coloquia communica 1-6, 48-53.
- JANION C., 1990. *Naprawa niedopasowanych par zasad w DNA kierowana przez gen dam*. Kosmos 39, 191-205.
- JANION S. M. 1987. *Informacja behawioralna i dostosowanie populacyjne*. Kosmos 36, 145-149.
- JANION S. M. 1988. *Autonomia osobnicza i walka o byt*. Kosmos 37, 659-663.
- JANION S. M., 1991. *Nadzieja w ekologicznej doktrynie społecznej?* Kosmos 40, 265-271.
- KÜPPERS B. O., 1991. *Geneza informacji biologicznej*. Warszawa, PWN 209.
- URBANEK A., 1991. *Współczesne niekonwencjonalne teorie ewolucji*. Kosmos 40, 123-144.

ADAM URBANEK

Zakład Paleobiologii PAN

ul. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa

PRZYJACIELE ADAMA

S. M. Janion odnosi się krytycznie do postulatu wyrażonego w moim artykule (*Kosmos* 1991, 40, 123–144), o rozdziale ewolucji na dwa, w dużym stopniu niezależne nurty: ewolucję molekularną i ewolucję organizmalną. Pogląd ten, aczkolwiek nie jest przyjmowany powszechnie, znajduje coraz liczniejszych zwolenników. Przytoczony przez S. M. Janiona argument, że „podmiotem ewolucji opartej o dobór naturalny może być tylko osobnik”, trudno uznać za rozstrzygający między innymi dlatego, że selekcja nie kontroluje wiele (może nawet większości) wydarzeń molekularnych. Nie wiadomo też, co w kontekście użytym przez mojego Oponenta oznacza termin „podmiot”. Może do przyjęcia byłoby stwierdzenie, że jednostką selekcji jest osobnik, zaś jednostką ewolucji jest gatunek? Jest to w każdym razie szeroko rozpowszechnione twierdzenie. Pozostawienie osobnika, jako jednej jednostki wszelkich przemian ewolucyjnych, prowadziłoby do poglądów, które panowały w przeszłości, zanim genetyka udowodniła ogromne znaczenie populacji, jako systemu ponadosobniczego. Gdzie też podziela się główna mądrość ekologów — myślenie populacyjne w sprawach ewolucji?

IX OGÓLNOPOLSKIE SEMINARIUM DYDAKTYKI BIOLOGII

W dniach 21–24 IX 1993 roku w Wyższej Szkole Pedagogicznej w Słupsku odbyło się IX Seminarium Dydaktyki Biologii na temat: „Innowacje dydaktyczne w nauczaniu biologii w kraju i za granicą” zorganizowane przez Pracownię Dydaktyki Biologii Instytutu Biologii i Ochrony Środowiska oraz Zarząd Sekcji Dydaktyki Biologii przy Polskim Towarzystwie Przyrodników im. Kopernika.

W czterodniowym spotkaniu wzięło udział 86 uczestników, a wśród nich dydaktycy biologii szkół wyższych, nauczyciele — doradcy z wojewódzkich ośrodków metodycznych, nauczyciele biologii szkół średnich i podstawowych oraz grupa studentów naszej uczelni. Program Seminarium obejmował obrady plenarne, posiedzenia, sesje plakatowe, zwiedzanie Zespołu Szkół Leśnych w Warcinie oraz jako zajęcie terenowe wycieczkę do Słowińskiego Parku Narodowego.

W czasie trwania Seminarium dyskutowano nad istotą i znaczeniem innowacji, w tym nowatorskich rozwiązań w nauczaniu biologii i ochrony środowiska, wskazano na tendencje w zakresie zmian programów nauczania biologii i w związku z tym na powstawanie autorskich programów nauczania biologii. Podkreślono, że winny one być oparte na oryginalnej wartościowej koncepcji o wyraźnie sprecyzowanych i dobrze uargumentowanych założeniach teoretycznych. Ponadto mają być przed ich eksperymentalnym wdrożeniem poddane ocenie kompetentnych rzeczoznawców i empirycznej próbie połączonej z obserwacją przebiegu i pomiarem efektów procesu nauczania — uczenia się. Dyskutowano o efektywności kształcenia ekologicznego i edukacji środowiskowej na różnych poziomach kształcenia. W czasie obrad plenarnych zoszały wygłoszone dwa wiodące referaty:

pierwszy: „Znaczenie innowacji w nauczaniu biologii” wygłosił prof. dr hab. Wiesław Stawiński,

drugi: „Autorskie projekty dydaktyczne nową strategią nauczania biologii” wygłosiła prof. dr hab. Danuta Cichy.

W ciągu czterech dni obrad wygłoszono 27 referatów. Najogólniej tematyka wystąpień dotyczyła innowacji w edukacji ekologiczno-środowiskowej młodzieży szkolnej oraz konkretnych nowatorskich rozwiązań dydaktycznych w realizacji ogólnych treści kształcenia biologicznego.

W trakcie seminarium odbyła się prezentacja kilkunastu publikacji przez ich autorów oraz redaktorów, a ponadto odbyło się spotkanie z przedstawicielem Biura d/s Reformy Szkolnej MEN, mgr Wandą Szymanderską. Poza obradami plenarnymi i posiedzeniami organizatorzy Seminarium zorganizowali wiele imprez towarzyszących. Odbyły się dwie wycieczki; jedna do Słowińskiego Parku Narodowego, gdzie ruchome wydmy i spotkanie z morzem dostarczyły uczestnikom niezapomnianych wrażeń oraz druga — do Ustki.

Uczestnicy Seminarium mieli okazję także do zwiedzenia Zespołu Szkół Leśnych w Warcinie, gdzie zapoznali się z niezwykle oryginalną pracą dydaktyczno-wychowawczą oraz z ciekawym zespołem parkowym otaczającym szkołę.

Z referatów, doniesień i dyskusji wypłynęło wiele cennych wniosków. Pracująca podczas seminarium komisja opracowała je i zebrała w dwie odrębne grupy tematyczne.

I. Wnioski dotyczące pracy dydaktycznej nauczycieli biologii:

1. Dostrzega się potrzebę opracowania wymagań programowych, autorskie programy powinny być oparte na naukowych podstawach i nawiązywać do warunków lokalnych.

2. Uważa się za konieczne wykorzystanie wniosków z badań nad rozumieniem treści do opracowań różnych programów i podręczników, aby podnosić jakość transferowanej wiedzy.

3. Dostrzega się potrzebę utrzymania w klasach dwóch godzin biologii tygodniowo oraz zmniejszenie liczebności uczniów w klasach, a także respektowanie zarządzeń odnoszących się do podziałów na grupy celem zapewnienia pełnej realizacji programu nauczania biologii w szkole podstawowej i liceum ogólnokształcącego o profilu podstawowym.

4. Celem podwyższenia świadomości ekologicznej uczniów widzi się potrzebę nasilenia działań praktycznych na rzecz ochrony środowiska.

5. Postuluje się szersze powiązania w nowych podstawach programowych i programach treści kształcenia biologicznego w nauczaniu—uczeniu się biologii z problematyką środowiskową celem bardziej efektywnego kształcenia świadomości ekologicznej.

6. Uczestnicy Seminarium widzą potrzebę opracowania wzorcowych programów dla „szkół zielonych” oraz ich współpracy z organizacjami, na przykład LOP, PTTK.

7. Postuluje się, aby nauczyciele zwracali większą uwagę na dokładniejsze projektowanie działań uczniów a projekty tych działań były opracowywane i realizowane przy ich współudziale.

II. Wnioski dotyczące badań naukowych z zakresu dydaktyki biologii:

1. Dostrzega się potrzebę przygotowania i wydrukowania tekstów komunikatów przed rozpoczęciem Seminarium.

Proponuje się w czasie wygłaszania komunikatów rezygnację z obszernych wstępów teoretycznych na korzyść pełniejszej analizy wyników prowadzonych badań oraz możliwości zastosowania ich w praktyce szkolnej. Z całością tekstów zaznajamiają się uczestnicy czytając materiały seminaryjne.

2. Widzi się konieczność zachęcenia nauczycieli do szerszego udziału w badaniach nad problemami nowatorstwa i innowacjami biologiczno-dydaktycznymi.

3. Na konferencjach powinno się rezerwować czas na informacje o nowych wydawnictwach dydaktyczno-biologicznych i promocję ich autorów.

Stwierdza się, że zagraniczne tłumaczenia publikacji dydaktyczno-biologicznych nie zawsze są dostosowane do polskich warunków, często na zaniżonym poziomie.

Postuluje się zatem stworzenie możliwości wydawania polskich publikacji opartych na badaniach.

4. Dostrzega się potrzebę opracowania nowych, dostosowanych do wymagań programowych środków dydaktycznych z zakresu ekologii i ochrony środowiska oraz opracowań dydaktycznych do prowadzenia lekcji biologii w lokalnych muzeach przyrodniczych.

5. Dostrzega się potrzebę propagowania polskich publikacji dydaktyczno-biologicznych za granicą.

Następne X Seminarium odbędzie się w 1995 roku w Bydgoszczy na temat: „Nowatorskie rozwiązania w zakresie programów nauczania biologii i ich dydaktycznej obudowy”.

Daruta Bebel

Wyższa Szkoła Pedagogiczna

Arciszewskiego 22, 76-200 Słupsk

VII OGÓLNOPOLSKA KONFERENCJA CHIROPTEROLOGICZNA POZNAŃ, 23-24 PAŹDZIERNIKA 1993 ROKU

Ogólnopolskie Konferencje Chiropterologiczne odbywają się każdego roku. Podobnie jak poprzednia, obecna charakteryzowała się dużą liczbą uczestników. Na sali obrad zgromadziło się około 80 osób zajmujących się nietoperzami zawodowo lub amatorsko, jak również chcących jedynie posłuchać, co dzieje się w polskiej chiropterologii.

Organizatorem konferencji był Uniwersytet imienia Adama Mickiewicza w Poznaniu, który był wspierany przez Centrum Informacji Chiropterologicznej Instytutu Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN w Krakowie oraz Lubuski Klub Przyrodników i Sekcję Chiropterologiczną Polskiego Towarzystwa Przyrodników im. Kopernika.

W trakcie obrad przedstawiono 16 referatów i 14 krótkich doniesień.

Pierwszą sesję rozpoczął B. W. Wołoszyn (Instytut Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN, Kraków) omawiając sześć lat działalności Centrum Informacji Chiropterologicznej. W wystąpieniu położył nacisk na omówienie wyników corocznej akcji liczenia nietoperzy zimujących w podziemiach, czemu poświęcona była dalsza część tej sesji. Obserwacje są prowadzone już od sześciu lat i obejmują większość znaczących oraz wiele małych miejsc hibernacji. Ogółem w liczeniach wzięło udział ponad 170 osób, które spenetrowały 200 zimowisk na terenie całego kraju. W dalszej części przedstawiono szczegółowe wyniki z różnych regionów Polski z 1993 roku.

R. Bernard (Uniwersytet im. Adama Mickiewicza, Poznań) przedstawił działalność Poznańskiej Terenowej Grupy Chiropterologicznej. Jej członkowie skontrolowali 30 zimowisk położonych na terenie Pomorza Zachodniego, Wielkopolski i Kotliny Kłodzkiej. Największym był fragment umocnień Wału Pomorskiego w Strzalinach pod Tucznem, gdzie zimowały cztery gatunki nietoperzy w liczbie 642 osobników. Prawdziwą sensacją było stwierdzenie 10 osobników nie oznaczonych do gatunku karlików, prawdopodobnie karlików malutkich (*Pipistrellus*

pipistrellus), w czterech obiektach w Świnoujściu. Nietoperze były ukryte w bardzo głębokich szczelinach, stąd oznaczenie gatunku nie jest pewne. Jak dotąd gatunek ten stwierdzano w Polsce zimą kilka razy, w północnej i zachodniej części kraju. Jego stałe zimowiska są znane ze wschodniej części Niemiec, Czech i Słowacji.

Na Mazurach skontrolowano 2 forty oraz dwadzieścia kilka małych podziemi tworzących jeden kompleks nad jeziorem Wigry. Obserwowano 165 nietoperzy, wśród których stwierdzono 23 mroczki pozłociste (*Eptesicus nilssoni*), dla których teren ten jest obok Tatr jedynym znanym miejscem ich zimowania w Polsce (E. Fuszara, Instytut Ekologii PAN, Dziekanów Leśny).

M. Kowalski (Kampinoski Park Narodowy, Izabelin) przedstawił sprawozdanie Mazowieckiej Grupy Badaczy Nietoperzy z prac prowadzonych na Nizinie Mazowieckiej i Podlaskiej. Badaniami objęto 87 podziemi, a wśród nich: Fosę (Warszawa), gdzie zimowało 137 osobników, schron kolejowy w okolicach Spały — 125, piwnice dawnego browaru w Drozdowie — 118, forty wokół Modlina (między innymi Strubiny — 92 i Błogosławie — 74), sztuczną jaskinię w Bochothnicy — 56. Wymienione obiekty należą do 20 najważniejszych zimowisk tych ssaków na terenie Polski. Dominującymi gatunkami były mopki (*Barbastella barbastellus*) oraz nocki Natterera (*Myotis nattereri*).

Kilka zimowisk, położonych na terenie Gdańska, skontrolowali członkowie Sekcji Chiropterologicznej Studenckiego Koła Naukowego Biologów Uniwersytetu Gdańskiego. Wyniki swoich liczeń przedstawili w formie filmu, nakręconego podczas prac terenowych. Stwierdzili oni między innymi nocka dużego (*Myotis myotis*), rzadko obserwowanego w północnej części kraju (T. Jarzembowski, A. Ostrach i A. Stępniewska).

Jaskinie tatrzańskie skontrolowali członkowie Polskiego Towarzystwa Ochrony Przyrody „Salamandra” z Poznania. Kontrolami objęto jedną sztolnię i 10 jaskiń. Stwierdzono 95 nietoperzy, należących do 7 gatunków. Najwięcej nietoperzy zimowało w Jaskini Kalackiej (21 osobników) (A. Kepel, E. Olejnik).

Na terenie Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej liczeniem objęto 11 dużych jaskiń. Najwięcej nietoperzy zimowało w jaskini Na Świniuszcze (79 osobników). Wyniki były podobne do uzyskanych w latach ubiegłych (W. Węgiel, Łazy).

G. Lesiński (Instytut Ekologii PAN, Dziekanów Leśny) omówił obserwacje prowadzone na Wyżynie Wieluńskiej. Jak co roku skontrolowano tu 5 jaskiń. W jaskini Szachownica zimowały 462 nietoperze. Liczba ta jest trzykrotnie mniejsza od maksymalnej, stwierdzonej w tym obiekcie. Zwraca uwagę wzrastająca z roku na rok liczba mopków — w 1993 roku 108 osobników.

Zimowanie nietoperzy na Ziemi Lubuskiej przedstawił Z. Urbańczyk (Lubuski Klub Przyrodników, Świebodzin). Liczenie w rezerwacie Nietoperek wykazało obecność 25 103 nietoperzy. Ponadto prelegent przedstawił wyniki obserwacji z bunkrów znajdujących się na tym terenie, jak również piwnic zamku w Kostrzynie.

Także drugą sesję rozpoczęło wystąpienie B. W. Wołoszyna, omawiające postglacjalną historię nietoperzy w Polsce. Holocenijskie szczątki są dość powszechne w namuliskach jaskiń na terenie południowej Polski. Pochodzą głównie z optimum klimatycznego holocenu. Stwierdzono w nich 17 gatunków, które

również w czasach obecnych występują na terenie Polski, jednak ich udział procentowy różnił się znacznie od obserwowanego współcześnie.

Wyróżnić można cztery grupy tanatocenoz. Pierwsza, przypuszczalnie najstarsza, znana z niżej położonych jaskiń tatrzańskich okresu atlantyckiego, charakteryzuje się dominacją nocka Bechsteina (*Myotis bechsteini*) — do 80% oraz częstym występowaniem nocka wąsatka (*Myotis mystacinus*) i gacka brunatnego (*Plecotus auritus*). W jaskiniach położonych wyżej dominowały gatunki zimnolubne, czyli nocki: wąsatek i Brandta (*Myotis brandti*) oraz mroczek pozłocisty i posrebrzany (*Vespertilio murinus*).

W jaskiniach położonych na wyżynach początkowo również dominował nocek Bechsteina, przy czym gatunkiem współdominującym był nocek Natterera. W późniejszym okresie następowało odwracanie się proporcji liczbowych pomiędzy nimi.

Holoceniską faunę nietoperzy jaskini Lodowej na Ciemniaku (Tatry) omówiły A. Jagielska i J. Strzelczyk (Studenckie Koło Naukowe Geografów Uniwersytetu im. Adama Mickiewicza, Poznań). Gatunkami dominującymi były nocki: wąsatek i Brandta. Ponadto w jaskini znaleziono 4 nietoperze z częściowo zachowanymi częściami miękkimi. Były to dwa mroczki pozłociste i dwa mroczki posrebrzane, przy czym jeden mroczek posrebrzany wytopił się z warstwy lodu, której wiek oceniany jest na około 100 lat.

T. Kokurewicz, R. Szkudlarek i R. Paszkiewicz (Muzeum Przyrodnicze Uniwersytetu Wrocławskiego) przedstawili wybrane zagadnienia z ekologii zimowania niektórych gatunków nietoperzy w rezerwacie Nietoperek. Autorzy stwierdzili, że optimum warunków mikroklimatycznych dla poszczególnych gatunków zmienia się w kolejnych miesiącach zimowania. Nocki rude (*Myotis daubentoni*) preferowały miejsca wilgotne, nocki Natterera — ciepłe, a gacki brunatne i mopki — chłodne. U nocków rudych stwierdzono niewielki spadek masy ciała w okresie od stycznia do marca, co wskazuje na możliwość żerowania w tym okresie. Potwierdza to także wysoka temperatura, w jakiej osobniki tego gatunku hibernowały.

E. Fuszara i G. Lesiński próbowali odpowiedzieć na pytanie, czy zurbanizowanie terenu wpływa na zimowe zgrupowania nietoperzy. W latach 1980–1993 skontrolowano ponad 100 miejsc hibernacji, które podzielono na trzy grupy: miejskie, leżące w małych miejscowościach oraz poza terenem zabudowanym. Okazało się, że nocki: duże i Natterera preferowały tereny o wysokim stopniu zurbanizowania, podczas gdy mroczki późne (*Eptesicus serotinus*) zimowały poza dużymi miastami.

G. Kłys zaapelował o ochronę największego zimowiska nietoperzy na Górnym Śląsku. Znajduje się ono w dawnych kopalniach srebra i ołowiu w okolicach Bytomia i Tarnowskich Gór. Korytarze mają długość około 150 km (!) i już ich wstępna penetracja wykazała, że na kilku kilometrach zimowało ponad 100 osobników należących do 7 gatunków. Zagęszczenie nietoperzy na tym terenie nie jest zatem duże (w Nietoperku jest ono kilkadziesiąt razy większe), ale biorąc pod uwagę długość korytarzy, miejsce to można uznać za bardzo ważne dla zimowania tych zwierząt. Z uwagi na brak gospodarza, opiekującego się tym obiektem, niektóre wejścia do systemu są zasypywane, co uniemożliwia korzystanie z nich przez nietoperze.

Na zakończenie drugiej sesji bardzo ciekawe wystąpienie zaprezentował A. Nowosad (Uniwersytet im. Adama Mickiewicza, Poznań). Omówił on muchówki z rodziny mrokawkowatych (*Nycterybiidae*), będące specyficznymi pasożytami nietoperzy. Są to owady zawsze bezskrzydłe i silnie grzbieto-brzusznie spłaszczone. Należą do grupy poczwarkorodnych, co oznacza, że samice rodzą poczwarki, dzięki czemu ich cykl rozwojowy jest silnie skrócony. W Polsce występuje 9 gatunków. Ich rozmieszczenie i biologia nie są w naszym kraju dobrze poznane, na przykład danych z leśnych gatunków nietoperzy jest bardzo niewiele.

Kolejna sesja dotyczyła badań faunistycznych. I. Ruczyński i K. Kasprzyk (Uniwersytet im. Mikołaja Kopernika, Toruń) zaprezentowali faunę nietoperzy Gostyńsko-Włocławskiego Parku Krajobrazowego. Stwierdzono 4 gatunki, rozmnażające się na tym terenie: nocka Natterera, mrocza późnego, karlika większego (*Pipistrellus nathusi*) i borowca wielkiego (*Nyctalus noctula*). Piątym obserwowanym gatunkiem był nocek łydkowłosy (*Myotis dasycneme*).

M. Kowalski i G. Lesiński zaprezentowali wyniki trzynastoletnich obserwacji, prowadzonych nad nietoperzami Puszczy Kampinoskiej. Na badanym terenie stwierdzono 10 gatunków, a w niedalekim sąsiedztwie jeszcze jeden. W okresie rozrodu zanotowano 8 gatunków, przy czym na strychach najczęstsze były mroczyki późne i gacki brunatne, a w skrzyńkach lęgowych gacki brunatne i nocki Natterera. Zimowiska zlokalizowano w 9 piwnicach, gdzie najczęściej spotykano gacki brunatne oraz w trzech fortach, gdzie dominowały mopki. Wyniki badań przy użyciu różnych metod wskazują, że na omawianym terenie najpospolitszym gatunkiem jest mroczek późny, zwłaszcza w osiedlach ludzkich i w przylegających do nich lasach. Wewnątrz kompleksów leśnych najczęściej występowały gacki brunatne i nocki Natterera. W najszerszym spektrum środowisk notowano borowce wielkie.

Część faunistyczną zakończyły omówienia wyników badań nad nietoperzami Lednickiego Parku Krajobrazowego (R. Dzieciołowski, A. Adamczak i B. Bugajna — Poznań), oraz Puszczy Noteckiej (M. Jurczyszyn — Uniwersytet im. Adama Mickiewicza, Poznań).

Czwartą sesję wypełniły referaty, dotyczące ochrony i badań ekologicznych. Z. Gólski (Poznań) przedstawił udaną próbę odchowania młodych nietoperzy. Podczas kontroli kryjówek kolonii rozrodczych spotykamy czasami bardzo młode nietoperze pozbawione opieki. Najczęściej giną one w ciągu jednego dnia. Autor zaprezentował dwa wychowane przez siebie nocki duże. Omówił także problemy, jakie pojawiały się podczas tej i kilku innych, niestety nieudanych prób hodowli. Prezentowane nietoperze były mniejsze niż osobniki żyjące w naturze i najprawdopodobniej niezdolne do samodzielnego życia. Bardzo ważnym okazało się zapewnienie nietoperzom stałej i dość wysokiej temperatury oraz odpowiedniego pożywienia.

Wyniki badań nad nietoperzami zasiedlającymi skrzyńki lęgowe dla ptaków na terenie Borów Tucholskich przedstawili K. Kasprzyk i R. Ruczyński. Autorzy skontrolowali prawie trzy tysiące sztucznych schronień, wśród których skrzyńki drewniane stanowiły 93% — resztę stanowiły skrzyńki trocinobetonowe. Nietoperze bądź ślady ich pobytu stwierdzono w 42% skrzynek drewnianych i 57% skrzynek trocinobetonowych. W ciągu trzech lat obserwowano ponad 1100 nietoperzy, należących do 7 gatunków. Dominował nocek rudy, który jak dotąd

nigdy w Polsce nie był stwierdzony w takich kryjówkach! Jednak informacje z Niemiec i z Rosji wskazują, że lokalnie gatunek ten może występować w skrzynkach. Licznie występowały także karliki większe i nocki Natterera. Warto dodać, że w skrzynkach stwierdzono jednego osobnika mroczka późnego. Nietoperze te latem zasiedlają budynki. Jest to dopiero druga obserwacja tego gatunku w skrzynce lęgowej.

M. Kowalski próbował odpowiedzieć na pytanie, czy letnie kontrole strychów mogą być wykorzystane do badań monitoringowych. Wystąpienie było oparte o wyniki trzyletnich obserwacji nad nietoperzami zasiedlającymi te kryjówki, prowadzonych przez członków Mazowieckiej Grupy Badaczy Nietoperzy. Skontrolowali oni kilkaset strychów, głównie kościelnych, z których 89 było zajętych przez nietoperze. Obserwowano 6 gatunków tych ssaków, z których 5 tworzyło kolonie rozrodcze. Najczęściej spotykano mroczki późne i gacki brunatne (odpowiednio na 53 i 36 strychach, z czego na 33 i 26 kolonie rozrodcze), rzadziej nocki duże (18 strychów, w tym 5 kolonii). Ponadto odkryto jedną kolonię mroczka pozłocistego oraz 1–3 kolonii gacka szarego (*Plecotus austriacus*). Na jednym strychu obserwowano pojedynczego osobnika nocka łydkowłosego.

Największe kolonie tworzyły nocki duże (średnio 154 osobniki, rozstęp 7–500), mniejsze mroczki późne (26, 6–100) i gacki brunatne (14, 4–30). Niestety, mroczki późne i gacki brunatne często kryją się w niedostępnych szpa ach, na przykład w spojeniach belek czy pomiędzy dwoma warstwami dachu. W tych przypadkach nie udało się ustalić liczebności kolonii. W celu poznania wieloletnich zmian liczebności nietoperzy z wymienionych gatunków polecić można jedynie nocka dużego.

Wybiórczość miejsc żerowania borowców wielkich w mozaice środowisk przedstawił G. Lesiński. Kryjówki tych nietoperzy są zlokalizowane w lasach (dziuple), jednak wnętrza kompleksów leśnych są penetrowane łowiecko przez nie w niewielkim stopniu.

Na podstawie badań prowadzonych z użyciem detektorów ultradźwiękowych potwierdzono związek żerujących borowców z terenami otwartymi (głównie tereny nadrzeczne). Na obszarach pozamiejskich stwierdzono prawdopodobne przeloty na żerowiska sięgające kilku kilometrów. W mieście polowały one w bardziej zróżnicowanych miejscach, na przykład na polanach w parkach czy obrzeżach małych zbiorników wodnych.

Badania nad zasiedlaniem różnych typów skrzynek przez nietoperze omówił Z. Urbańczyk. Na siedmiu powierzchniach, położonych w lasach Ziemi Lubuskiej, były rozwieszane trzy rodzaje skrzynek. Nietoperze preferowały skrzynki duże (np. typ Issela), których stopień zajęcia wynosił ponad 50%. Skrzynki płaskie (typ FS 1) zajmowane były mniej chętnie (25%).

Ostatnia sesja dotyczyła ochrony nietoperzy i edukacji. Zaprezentowano sprawozdania z dwu obozów chiropterologicznych, będących kontynuacją akcji zeszłorocznych. Koło Naukowe Leśników AR w Poznaniu zorganizowało dwudziestodniowy pobyt w Pieninach. Jego celem było poznanie fauny nietoperzy tego terenu i kontynuowanie badań nad ekologią żerowania podkowca małego (*Rhinolophus hipposideros*). Sprawozdanie z niego przedstawił A. Węgiel. Na badanym terenie znaleziono największe letnie kolonie tego gatunku, jednak miejsc polowania nie udało się zlokalizować. W granicach Pienińskiego Parku Narodowego

wego obserwowano 9 gatunków tych ssaków, wśród nich mroczka posrebrzanego (kolonia kilkudziesięciu samców).

Sprawozdanie z II Mazowieckiego Kursu Chiropterologicznego przedstawił M. Kowalski. Organizatorami była Mazowiecka Grupa Badaczy Nietoperzy oraz Zarząd Koziennickiego Parku Krajobrazowego. Wzięło w nim udział 17 osób. W ciągu dnia poszukiwano kryjówek nietoperzy, a nocą prowadzono odłowy w siatki. Na 10 stanowiskach schwytano 112 nietoperzy, reprezentujących 12 gatunków. Wśród nich były bardzo rzadko spotykane na Nizinie Mazowieckiej i Południowopodlaskiej: borowiaczek (*Nyctalus leisleri*), karlik malutki i większy oraz nocki: Bechsteina, Brandta i wąsatek. Ogółem podczas trzyletnich obserwacji wykazano z tego terenu 15 gatunków nietoperzy. Tak bogatej fauny tych ssaków nie stwierdzono w żadnym z badanych kompleksów leśnych.

Działalność Grupy do Badań i Ochrony Nietoperzy przy Polskim Towarzystwie Przyjaciół Przyrody „Pro Natura” przedstawił R. Guziak (Wrocław). Jej zadaniem jest prowadzenie badań, których wyniki umożliwią aktywną ochronę tych zwierząt, jak również podejmowanie konkretnych działań ochronnych. Ponadto członkowie Grupy organizują kursy teoretyczne i praktyczne oraz obozy naukowe.

K. Kepel podzielił się wrażeniami z pobytu w New Hampshire, USA, gdzie brał udział w corocznym liczeniu nietoperzy w starej kopalni ołowiu Mascot Mine. Znaleziono w niej ponad 1800 osobników tych ssaków, należących do 5 gatunków: *Myotis lucifugus*, *M. keeni septentrionalis*, *M. leibii*, *Eptesicus fuscus*, *Pipistrellus subflavus*. Przy okazji prelegent zapoznał się z działaniami ochronnymi, podejmowanymi przez The Nature Conservancy, jedną z największych organizacji zajmujących się ochroną przyrody. Dwa lata temu, kosztem ponad 10 000 dolarów, zainstalowano w kopalni kratę, uniemożliwiającą wejście ludziom, a jednocześnie nie utrudniającą wlotu nietoperzom. Budowie towarzyszyła duża kampania reklamowa, dzięki czemu udało się jej koszty pokryć całkowicie z datków prywatnych.

Na koniec części referatowej Z. Gólski przedstawił nowy typ prostego detektora ultrasonicznego. Będzie on produkowany w Polsce. Jest porównywalny z detektorami tej klasy produkowanymi na Zachodzie, jednak przebija je dużo niższą ceną. Konstruktorom pozostało do rozwiązania jeszcze kilka problemów, polegających na zdobyciu dobrej jakości części. Jednakże wszyscy mamy nadzieję, że uda się je niedługo pokonać i detektor stanie się dostępny na rynku.

Następnie miała miejsce dyskusja na temat przyszłości ruchu chiropterologicznego w Polsce. Większość uczestników konferencji uznała, że nadszedł już czas, aby powołać towarzystwo, którego celem byłaby ochrona tych ssaków oraz inicjowanie i finansowanie badań nad nimi. Napisaniem statutu i rejestracją stowarzyszenia ma zająć się kilkusobowa grupa, w skład której weszli przewodniczący terenowych grup chiropterologicznych. Postanowiono także, że kolejne konferencje powinny być dwudniowe, gdyż przedstawienie wszystkich zgłoszonych referatów w ciągu jednego dnia staje się niemożliwe. Organizacji spotkania w 1994 roku podjął się ośrodek toruński.

Po zakończeniu obrad zostaliśmy zawiezieni autokarem do Trzebiechowa, gdzie w pięknym, otoczonym parkiem pałacyku spędziliśmy noc. Drugi dzień Konferencji był poświęcony na zwiedzanie rezerwatu Nietoperek, położonego na

Ziemi Lubuskiej. Jest on zlokalizowany we fragmencie Międzyrzeckiego Rejonu Umocnionego, który w czasie drugiej wojny światowej chronił dojście do Berlina od strony wschodniej. Wczesnym rankiem znowu wsiedliśmy w autokar, który zawiózł nas do Kaławy.

Pierwsze naszym oczom ukazały się wystające z ziemi tak zwane zęby smoka — rzędy betonowych słupów, stanowiących ochronę przeciwczołgową. W oddali widać było jedynie zewnętrzne oznaki mieszczących się pod ziemią korytarzy — metalowe kopuły z okienkami strzelniczymi skierowanymi na wschód.

Dotarliśmy do jednego z nich. U podnóża znajdowało się wejście (brama zamykana na klucz). Po krętych schodkach, obok nieczynnego szybu windy, zaczęliśmy schodzić coraz niżej, niżej, niżej..., zanurzając się w absolutną ciemność.

Na dole, czyli na głębokości około 40 m, przewodnik opowiedział nam historię tego niesamowitego obiektu. Międzyrzecki Rejon Umocniony jest uważany za największe dzieło budownictwa wojskowego na terenie Polski i za jedno z największych w Europie, porównywalne z Linią Maginota. Niemcy rozpoczęli tu prace budowlane w 1933 roku. Obiekty te miały być rygłem dla Bramy Lubuskiej, usytuowanej w cięciwie łuku Odry i Warty, zamykającym potencjalnemu napastnikowi ze Wschodu najkrótszą drogę do Berlina.

Podziemia byłego MRU to system żelbetonowych tuneli, tworzących dziesięciokilometrowy korytarz główny (tzw. Główną Drogę Ruchu), od którego odchodzą w różnych kierunkach liczne korytarze boczne. Prowadzą one do wielokomorowych obiektów, będących niegdyś magazynami, szpitalem, kuchnią, elektrownią, stacjami kolejki elektrycznej. W sumie podziemny system tuneli tworzy około 30 km dróg. Większa jego część znajduje się obecnie na terenie woj. gorzowskiego w gminie Międzyrzecz, a niewielki południowy fragment w województwie zielonogórskim w gminie Lubrza.

Po zakończeniu opowieści przewodnik poprosił nas o zgaszenie latarek. Zapadła absolutna ciemność i cisza... Wszyscy poczuliśmy się nieswojo.

Ruszyliśmy w dalszą wędrowkę po tym podziemnym świecie. Mijając kolejne korytarze, rozświetlone tylko światłami latarek, natknęliśmy się na dużą salę, w której odnaleźliśmy pierwsze nietoperze. Idąc dalej coraz częściej spotykaliśmy te małe, tajemnicze ssaki.

Pod koniec naszego pobytu pod ziemią dotarliśmy do korytarza zamkniętego grubą kratą. Niestety, nie mogliśmy tam wejść. Za tą doskonałą ochroną przed nieproszonymi gośćmi znajduje się rezerwat nietoperzy. Podziemie byłego MRU jest jednym z największych zimowisk tych latających ssaków w Europie, a największe w środkowej części kontynentu. Duża rozległość i różnorodność warunków mikroklimatycznych, połączona z ich stabilnością, dają wielu gatunkom nietoperzy możliwość znalezienia optymalnych warunków hibernacji. Przeprowadzane każdej zimy w podziemiach obserwacje wykazały, że zimuje tam ponad 30 000 nietoperzy należących do 12 gatunków. Najliczniejszy jest nocek rudy, stanowiący około połowy hibernujących tam nietoperzy. Licznie występują także: nocek duży, gacek brunatny, mopek oraz nocek Natterera. Poza tym w podziemiach MRU znalazły dla siebie dogodne miejsca do zimowego snu nieliczne mroczki późne, gacki szare oraz nocki: Brandta, Bechsteina, wąsatki i łydkowłose. Sporadycznie były obserwowane karliki malutkie.

Niestety, nasz pobyt w Nietoperku przypadł na początek okresu hibernacji nietoperzy, tak że widzieliśmy zaledwie około dwustu osobników tych ssaków. Należały one do trzech najczęstszych tu gatunków: nocka rudego, nocka dużego i gacka brunatnego. W ciągu zimy ich liczba zwiększa się, osiągając maksimum w lutym. Poza tym zwiedziliśmy tylko część turystyczną, wyznaczoną w miejscu mało atrakcyjnym dla nietoperzy. Obejmuje ona bowiem jedną boczną odnogę i kończy się przy Głównej Drodze Ruchu.

Pobyt w tej części rezerwatu, gdzie nietoperze występują w największym zagęszczeniu, pozostawia niezapomniane wrażenia. Zwierzęta te często grupują się w kolonie — na przykład nocki duże tworzą zgrupowania liczące do 250 osobników. Wiszą one na ścianach korytarzy, tworząc „plamy” o powierzchni dochodzącej do 1 m². Podobne kolonie, choć mniejsze obszarowo, tworzą mopki. Jednak liczba osobników w jednym zgrupowaniu może dochodzić do kilkuset, gdyż nietoperze te ściślej do siebie przylegają.

Nocki rude tworzą mniejsze kolonie. Ponieważ występują w miejscach wilgotnych, często ich osobniki są wciśnięte między narośla wapienne, powstałe w podobny sposób, jak szata naciekowa w jaskiniach.

Opuszczając podziemia MRU czuliśmy żal. Nie chcieliśmy opuszczać ciszy i ciemności tego tajemniczego królestwa nietoperzy.

Na zewnątrz czekała nas jeszcze jedna niespodzianka — mogliśmy zwiedzić wystawę „Nietoperze — zwierzęta nie znane”, jaką w pobliskim budynku urządził Lubuski Klub Przyrodników. Przedstawione są tam krajowe gatunki nietoperzy, działania ochronne podejmowane w Europie, jak również wiele ciekawostek związanych z tymi zwierzętami. Obok wypchanych okazów, map rozmieszczenia ich w Polsce i szczegółów z ich niezmiernie interesującej biologii, można tam obejrzyć wydawnictwa popularyzujące nietoperze i tłumaczące potrzebę ich ochrony (plakaty, foldery, nalepki itp.), zarówno polskie, jak i zagraniczne. Wśród ciekawostek są między innymi znaczki pocztowe z nietoperzami, wierzenia związane z tymi zwierzętami (w Chinach 5 stylizowanych nietoperzy oznaczało szczęście), a nawet dowcipy rysunkowe o tych ssakach.

Marek Kowalski
Kampinoski Park Narodowy
Kraśińskiego 59, 05-080 Izabelin

Agnieszka Ostrach
Sekcja Chiropterologiczna
Studenckiego Koła Naukowego Biologów
Uniwersytetu Gdańskiego
Al. Legionów 9, Gdańsk

VI EUROPEJSKIE SYMPOZJUM BADACZY NIETOPERZY
(VIth EUROPEAN BAT RESEARCH SYMPOSIUM)
EVORA, 22-27 SIERPNI 1993 ROKU
ORAZ DRUGIE EUROPEJSKIE WARSZTATY DETEKTOROWE
(SECOND EUROPEAN BAT DETECTOR WORKSHOP)
PARK NARODOWY SIERRA DE GRAZALEMA, 29-31 SIERPNI 1993 ROKU

Nietoperze są grupą zwierząt wyraźnie odróżniającą się od innych ssaków. Zdolność do czynnego lotu i nocna aktywność spowodowały, że metody ich badań są odmienne od tych, które stosujemy w przypadku pozostałych ssaków. Przez wiele lat naukowcy ograniczali się do studiów nad ich zimowaniem, przelotami (obraczkowanie) i rozmieszczeniem geograficznym, natomiast wszystko, co nietoperze robiły nocą po wylocie z kryjówki, pozostawało tajemnicą — nie znano bowiem metod ich śledzenia. Dlatego tylko niewielka grupa teriologów decydowała się na zajmowanie się tymi zwierzętami. Dopiero w ostatnich latach, dzięki rozwojowi badań nad echolokacją, powstały nowe możliwości obserwowania nietoperzy. Okazało się, że głosy poszczególnych gatunków różnią się częstotliwością i układem dźwięków. Skonstruowano detektory ultradźwiękowe, za pomocą których można „podслушиwać” nietoperze nocą. Ponadto od kilku lat zaczęto wykorzystywać telemetrię jako metodę badań nietoperzy. Wszystko to spowodowało gwałtowny rozwój badań nad ekologią i etologią tych ssaków.

Od kilkunastu lat, ostatnio w cyklu trzyletnim, odbywają się Europejskie Sympozja Badaczy Nietoperzy. Ostatnie, szóste z kolei, miało miejsce w mieście Evora (centralna Portugalia). Jego organizatorami byli Jorge Palmeirim z Uniwersytetu w Lizbonie, Luiza Rodriguez z Instytutu Ochrony Przyrody w Lizbonie oraz Joao Rabaç z Uniwersytetu w Evorze, w którego obiektach toczyły się obrady.

W spotkaniu wzięło udział 180 miłośników nietoperzy z 24 państw Europy oraz ze Stanów Zjednoczonych, Kanady i Australii. Najliczniej byli reprezentowani badacze z Niemiec (37 osób), Zjednoczonego Królestwa (30 osób), Portugalii (18) i Polski (16). Ponad 10 osób przybyło ponadto ze Szwajcarii, Hiszpanii i Holandii, a po kilka z Czech, Francji, Norwegii, Danii, Szwecji, Luksemburga, Grecji, Irlandii, Włoch, Słowacji, Bułgarii, Izraela, Ukrainy, Rosji, Azerbejdżanu i Finlandii. Wśród uczestników z naszego kraju najliczniej były reprezentowane ośrodki: gdański (8 osób!) i warszawski (4 osoby). Ponadto w obradach uczestniczyli badacze z Krakowa i Wrocławia (po 2 osoby) oraz z Białowieży (1 osoba). Tak liczna obecność polskich chiropterologów (chiropterologia jest to nauka o nietoperzach) zaznacza się dopiero od czwartej konferencji, gdyż na pierwsze przyjeżdżały jedynie pojedyncze osoby. Tym razem znaczną pomoc udzielili nam organizatorzy, finansując nasz pobyt.

Obrady podzielone były na sześć sesji tematycznych: ekologia (13 referatów), ochrona i rozmieszczenie (12), echolokacja (9), zachowanie (7), fizjologia i rozród (6) oraz systematyka i ewolucja (3). W sumie zaprezentowano 50 referatów. Ponadto podczas czterech wieczorów przedstawiono 67 plakatów, wśród których podział tematyczny był podobny.

Polscy badacze zaprezentowali 9 wystąpień, poświęconych głównie wynikom prac ekologicznych i ochronie nietoperzy, a także badań paleontologicznych i nad systematyką tej grupy ssaków. Jedynym wygłoszonym przez nas referatem było wystąpienie T. Kokurewicza, R. Paszkiewicza i R. Szkudlarka (Muzeum Przyrodnicze Uniwersytetu Wrocławskiego). Autorzy omówili strategię zimowania pięciu gatunków nietoperzy. Prowadzone na terenie rezerwatu „Nietoperek” badania wykazały, że nocki rude (*Myotis daubentonii*) preferowały miejsca wilgotne, podczas gdy gacki brunatne (*Plecotus auritus*) — suche. Wszystkie gatunki wybierały miejsca o stabilnej temperaturze. W okresie zimowych ociepleń jednoroczne nocki rude żerowały częściej niż dorosłe, których zapasy tłuszczowe, zgromadzone przez jesień, są wystarczające do przeżycia zimy.

Pozostałe wystąpienia Polaków były prezentowane podczas sesji plakatowych. E. Fuszara, M. Kowalski i G. Lesiński (Instytut Ekologii PAN, Dziekanów Leśny pod Warszawą oraz Kampinoski Park Narodowy, Izabelin pod Warszawą) przedstawili wstępne wyniki badań nad zgrupowaniami nietoperzy żerujących na terenach o różnym stopniu zurbanizowania. Liczenia nietoperzy prowadzono pomiędzy centrum Warszawy a centrum Puszczy Kampinoskiej. Wyróżniono pięć stref o różnym stopniu urbanizacji: centralną i peryferyjną (obejmujące obszar zwartej zabudowy), podmiejska (obejmującą skraj Warszawy i miejscowości podwarszawskie) oraz dwie pozamiejskie, a także pięć typów środowisk: zabudowę wysoką, zabudowę niską, zadrzewienia, tereny otwarte i brzeg rzeki (Wisła). Najpospolitszymi gatunkami były: mroczek późny (*Eptesicus serotinus*) i borowiec wielki (*Nyctalus noctula*). Nocki (*Myotis* sp.) występowały nad wodami i w lasach Puszczy Kampinoskiej, a karliki większe (*Pipistrellus nathusii*) na obszarach zadrzewionych. W strefach pozamiejskich największe względne zagęszczenia żerujących nietoperzy stwierdzono na obszarach zabudowy niskiej. W pozostałych strefach były najliczniejsze nad rzeką i w zadrzewieniach. Bardzo rzadko spotykano żerujące nietoperze w lasach Puszczy Kampinoskiej — prawdopodobnie osobniki spędzające dzień w kryjówkach położonych w drzewostanach żerują nad Wisłą lub na terenach zabudowanych.

Podobne wyniki uzyskał A. Rachwald (Zakład Badania Ssaków PAN, Białowieża). Autor prowadził obserwacje nad borowcem wielkim w Puszczy Białowieżskiej. Jest to gatunek typowo leśny, w ciągu dnia kryjący się w dziuplach. Jednakże miejsca żerowania były odnajdywane na skrajach kompleksów leśnych oraz na terenach zabudowanych, oddalonych nawet o trzy kilometry od miejsc dziennego pobytu. W głębi kompleksów leśnych borowce żerowały sporadycznie.

Na kolejnym plakacie E. Fuszara, M. Kowalski, G. Lesiński i J. P. Cygan (Instytut Ekologii PAN, Dziekanów Leśny pod Warszawą) zaprezentowali wyniki badań nad zimowaniem nietoperzy w centralnej i północno-wschodniej Polsce. Obserwacje prowadzono w latach 1980–1993, kiedy skontrolowano ponad 100 zimowisk. Zaobserwowano, że skład gatunkowy, dominacja i dynamika liczebności są odmienne w różnych typach podziemi. W fortach dominowały mopki (*Barbastella barbastellus*), w piwnicach gacki brunatne, w jaskiniach (zarówno naturalnych, jak i sztucznych) nocki duże (*Myotis myotis*) a w dużych miejskich piwnicach nocki Natterera (*Myotis nattereri*). W jaskiniach szczyt liczebności zimujących nietoperzy przypadał pod koniec zimy, podczas gdy w fortach liczebność tych zwierząt osiągała maksimum dwukrotnie: w październiku oraz

w środku zimy. W dziesięciu podziemiach obserwowano ponad 50 nietoperzy. Miejsca te zasługują na objęcie ochroną — w Polsce tak dużych zimowisk jest jedynie około dwudziestu.

Zmiany liczebności nocków rudych zimujących w południowej Polsce omówił T. Kokurewicz. W ostatnich kilkudziesięciu latach ich liczebność znacznie wzrosła (w niektórych zimowiskach nawet o kilkaset procent!). Autor wyjaśnia to zjawisko faktem, iż nocki rude dojrzewają wcześniej niż inne gatunki. Spowodowane jest to obfitością ich głównej ofiary, jaką są muchówki z rodziny *Chironomidae*, spowodowaną eutrofizacją wód. Tak więc na wzrost liczebności populacji nocka rudego wpłynęło zanieczyszczenie zbiorników wodnych!

B. W. Wołoszyn (Instytut Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN, Kraków) zaprezentował historię fauny nietoperzy okresu polodowcowego południowej Polski. W okresie atlantyckim dominował nocek Bechsteina (*Myotis bechsteini*), stanowiący około 50% brekcji kostnej, oraz nocek Natterera i gacek brunatny. W jaskiniach tatrzańskich pojawił się wtedy nocek duży. Na początku okresu subatlantyckiego klimat ochłodził się i skład tanatocenoz zależał od warunków panujących w jaskini. W górach dominowały gatunki zimnolubne, na przykład nocek wąsatek (*Myotis mystacinus*), na wyżynach — ciepłolubny nocek Natterera. W tym czasie udział nocka Bechsteina znacznie obniżył się. W okresie historycznym pojawiły się gatunki synantropijne i związane z terenami wylesionymi: podkowiec mały (*Rhinolophus hipposideros*), nocek orzęsiony (*Myotis emarginatus*) i gacek szary (*Plecotus austriacus*).

Ostatnie polskie plakaty omawiały wyniki fenetycznej analizy palearktycznych nocków (Joanna Godawa, Instytut Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN, Kraków), sześć lat działalności Centrum Informacji Chiropterologicznej (B. W. Wołoszyn) oraz wstępne wyniki badań nad subfosylną fauną jaskini Cueva Vieja de Villanua w hiszpańskich Pirenejach (B. W. Wołoszyn, J. P. Roca).

Polskie wystąpienia wzbudziły zainteresowanie wśród uczestników sympozjum. Pokazały szerokie spektrum badań, prowadzonych w naszym kraju nad tymi ssakami. Najdłuższe dyskusje odbywały się pod plakatami, dotyczącymi żerowania nietoperzy w różnych środowiskach. Obecnie w Europie badań takich jest prowadzonych sporo i budzą duże zainteresowanie.

Wśród wystąpień o innych zagadnieniach wiele było bardzo interesujących. Nas najbardziej oczarowały badania prowadzone nad zachowaniem nietoperzy, zwłaszcza te, które były połączone z prezentacją zdjęć lub filmu ukazującego nocną aktywność tych zwierząt.

T. Kunz (Uniwersytet w Bostonie, USA) przybliżył słuchaczom grupę kilku gatunków nietoperzy, budujących proste schronienia z liści. Najczęściej nacinają one blaszkę liściową tak, że załamany liść tworzy rodzaj namiotu. Chronią się w nim zarówno pojedyncze samce, jak i grupki samic z młodymi.

Wszystkich zachwyciło także wystąpienie Z. Bruijna (Holandia), dotyczące sposobu zdobywania pokarmu przez nocka rudego. Polując nietoperze te krażą tuż nad powierzchnią wody. Wystąpienie miało charakter pokazu przeżrocy, ukazujących jak nocki rude chwytają owady w błonę łączącą ogon i tylne kończyny i podają do pyszczka. Autorowi udało się wykonać tak znakomite zdjęcia dzięki podkładaniu na powierzchni wody owadów, do których podlatywały nietoperze.

Mogliśmy także obejrzeć film, ukazujący polujące podkowce większe (*Rhinolophus ferrumequinum*) z zasiadki. Jest to sposób charakterystyczny dla niektórych ptaków, na przykład muchołówek. Nietoperze wisały na gałązkach (w tym wypadku na pędach winorośli) i penetrowały okolicę za pomocą radaru. Gdy tylko zlokalizowały owada, natychmiast rzucały się na niego, chwytaly i odlatywały z nim z powrotem na to samo miejsce. Okazało się, że powracają bardzo często na wybrane przez siebie miejsca — w kolejne noce obserwowano nietoperze na tych samych pędach.

Konferencja trwała 5 dni (poniedziałek–piątek), jednak jeden dzień (środa) był przeznaczony na odpoczynek. Rano zwiedzaliśmy miasto, a po południu byliśmy na wycieczce, podczas której mogliśmy poznać okolicę, zwiedzić wytwórnię win i poznać w niej cały proces produkcyjny, a wieczorem oglądać wylot nietoperzy z jaskini.

Po zakończeniu obrad część uczestników pojechała do gór Sierra de Grazalema (Andaluzja, połudnowo-zachodnia Hiszpania), aby wziąć udział w II Europejskich Warsztatach Detektorowych. Spotkały się tam osoby zainteresowane badaniami, do przeprowadzenia których używają detektorów ultradźwiękowych, jak również producenci sprzętu i oprogramowania, służących badaniu charakterystyk dźwięków wydawanych przez nietoperze. W spotkaniu wzięło udział 51 osób z 18 państw. Organizatorami Warsztatów byli Antonio Guillen oraz Carlos Ibanez z Biologicznej Stacji Donana.

Pierwsze warsztaty, zorganizowane w 1991 roku w Holandii, były przeznaczone dla osób nieobeznanych z detektorami i zdominowane przez problem rozpoznawania gatunków nietoperzy po głosach. Obecnie poświęcony temu zagadnieniu był tylko jeden referat, a wśród pozostałych znalazły się zarówno wystąpienia metodyczne, jak i omawiające wyniki oryginalnych badań.

W kilku krajach Europy (m.in. w Danii i Holandii) są realizowane programy, których celem jest opracowanie rozmieszczenia poszczególnych gatunków nietoperzy. Wykorzystanie detektorów pozwoliło na zgromadzenie olbrzymiej liczby danych, bez niepokojenia nietoperzy poprzez odłow w sieci czy penetrację kryjówek. Niestety, w Polsce nie jesteśmy w stanie rozpocząć takiego programu, gdyż dysponujemy jedynie kilkoma najprostszymi detektorami, z pomocą których nie można rozpoznać niektórych gatunków (Holendrzy dysponują około czterystoma urządzeniami tego typu, w tym wieloma najwyższej klasy).

Bardzo ciekawe wystąpienie zaprezentował H. Hollander. W swojej pracy wykorzystał fakt, że samce niektórych gatunków (np. karlików) podczas okresu godowego stają się terytorialne i oznaczają swój rewir głosami. Ponieważ przypomina to zachowanie ptaków, badacz zastosował znaną z ornitologii kartograficzną metodę liczenia ptaków. Prowadził on liczenia samców karlików małych (*Pipistrellus pipistrellus*) na terenie zabudowanym. Była to pierwsza próba ustalenia zagęszczenia nietoperzy. Autor przedstawił wyniki badań oraz problemy metodyczne, jakie pojawiły się podczas ich prowadzenia.

Omówione wyżej badania nie pozwoliły jednak na ustalenie liczebności wszystkich nietoperzy na danym terenie. Poznanie liczebności i zagęszczenia nietoperzy jest jednym z problemów, przed jakimi stoją obecnie badacze tych ssaków. Pierwszymi próbami są liczenia nietoperzy na transektach. Uzyskane wyniki są liczbami względnymi, jednak dają możliwość porównania występowa-

nia nietoperzy na różnych terenach. Ponadto uzyskujemy w ten sposób informacje o wybiórczości środowiskowej żerujących nietoperzy, ich aktywności w zależności od warunków pogodowych. Obecnie w kilku państwach Europy (na przykład w Polsce, Niemczech i Zjednoczonym Królestwie) podjęto takie prace, jednak metody przyjęte przez poszczególnych badaczy bardzo różnią się między sobą. Powoduje to nieporównywalność wyników uzyskiwanych w różnych krajach. Postanowiono zatem, że metodyka tych prac powinna zostać ujednoczona. Wszyscy zainteresowani mają sporządzić dokładny opis swojej metody i przedstawić go pozostałym i po zebraniu opinii wybrany zespół przygotuje projekt jednolitej metody prowadzenia takich prac.

Na spotkaniu obecni byli także producenci detektorów oraz programów komputerowych. W Europie detektory są produkowane przez trzy firmy. Niestety, różnią się między sobą na tyle, że badania prowadzone z wykorzystaniem różnego sprzętu nie zawsze są między sobą porównywalne. Udowodniło to jedno z wystąpień, porównujące kilka typów prostych detektorów. Okazało się, że różniły się one znacznie, między innymi odległością, z jakiej wychwytywały nietoperze.

Każdego wieczora były organizowane wycieczki, w trakcie których mogliśmy lepiej poznać głosy nietoperzy. Wyjazd nad rzekę usatysfakcjonował wszystkich — mogliśmy usłyszeć 8 gatunków nietoperzy, w tym kilka nie występujących w Polsce: borowca olbrzymiego (*Nyctalus lasiopterus*), podkasańca (*Miniopterus schreibersi*), karlika Kuhla (*Pipistrellus kuhlii*) czy molosa (*Tadarida teniotis*). Obfitość owadów spowodowała, że poszczególne osobniki długo krążyły w jednym miejscu, co pozwoliło osłuchać się z ich głosami. Wycieczka do jaskini, będącej miejscem dziennego przebywania kilkuset nietoperzy, była dla nas mniej ciekawa. Każdego nietoperza słyszeliśmy przez bardzo krótki okres, nie pozwalający na rozpoznanie gatunku. Nie przeszkadzało to posiadaczom najlepszych detektorów — ich sprzęt ma możliwość wielokrotnego odtwarzania kilkusekundowych zapamiętanych fragmentów głosów nietoperzy. Dodatkowo mogą one ten fragment odtwarzać przy szybkości dziesięciokrotnie niższej, co pozwala lepiej uchwycić różnice pomiędzy gatunkami. Podczas ostatniej wycieczki wędrowaliśmy dolinami górskimi, jednak silny wiatr spowodował, że aktywność nietoperzy była bardzo mała.

W celu obniżenia kosztów, ponoszonych przez uczestników na dojazdy, warsztaty odbywają się razem z europejskimi sympozjami badaczy nietoperzy. Na kolejne sympozjum, które odbędzie się w 1996 roku, zostaliśmy zaproszeni do Holandii, a na warsztaty do Luksemburga. Uzgodniono także, że spotkanie europejskich badaczy nietoperzy w 1999 roku odbędzie się w Polsce.

Marek Kowalski

Kampinoski Park Narodowy
Kraśińskiego 49, 05-080 Izabelin

APEL DO PRZYRODNIKÓW O ILUSTRACJE OKRZEMEK

Niedawno ukazał się artykuł R. E. M. ARCHIBALDA (*Bacillaria*, t. 7, 1984) poruszający problem konieczności dokumentowania gatunków okrzemek, będących przedmiotem badań. Dokumentacja taka, w postaci fotografii z mikroskopu skaningowego lub transmisyjnego, a co najmniej rysunku albo fotografii z mikroskopu świetlnego, podnosi, zdaniem autora, wartość praktyczną publikowanych wyników. Istotnym jest fakt, że apel ten jest adresowany nie tylko do taksonomów, którzy szczególnie w przypadku rzadkich gatunków okrzemek powinni zamieszczać dobrą dokumentację w celu uwiarygodnienia własnych obserwacji, ale także do biochemików, fizjologów, ekologów i geologów.

Wbrew pozorom problem ten dotyczy zarówno badaczy prowadzących doświadczenia na materiale zebrany w terenie, jak i tych, którzy materiał badawczy nabywają ze specjalistycznych kolekcji, gdzie dokumentacja oznaczeń wydaje się być niewątpliwa. Archibald podaje dwa przykłady badań prowadzonych na gatunkach okrzemek, których identyfikacja okazała się błędna. Pierwszy z nich dotyczy doświadczeń na często używanym w badaniach w USA gatunku *Navicula pelliculosa* (BRÉBISSON ex KÜTZING) HILSE. Materiał do doświadczeń nabywano w Culture of Algae University of Texas (UTEX). W kolekcji tej wyróżniono 7 „typów odkształceń” tego gatunku, wyizolowanych z różnych stanowisk w USA. Z tego źródła wielu badaczy otrzymało materiał hodowlany do własnych eksperymentów. Część badaczy zamieściło w swoich pracach numer katalogowy badanego obiektu (np. SPENCER I GREEN 1979: Numer katalogowy badanego obiektu UTEX No 668), podczas gdy inni nie zamieścili takiej informacji. Po pewnym czasie, w wyniku porównania z materiałem typowym dla *Navicula pelliculosa* SCHOEMANN, ARCHIBALD I BARLOW (1976) wykazali, że oznaczenie tego właśnie odkształcenia (UTEX no. 668) było błędne, a materiał ten był identyczny z *Navicula permittis* HUSTEDT (1945). W wyniku tego odkrycia, badacze, którzy zamieścili informacje o badanym obiekcie w postaci numeru katalogowego, mogli skrygować swoje wyniki, tak jak i ci, którzy zamieścili dokumentację obiektu badań. (Nie wiadomo również, czy sześć pozostałych typów odkształceń *N. pelliculosa* stanowi faktycznie różne jego formy, czy też mógł nastąpić podobny błąd w oznaczeniu).

Drugi z cytowanych przykładów dotyczy badań ANDERSONA (1975) nad ultrastrukturą oraz cytochemią *Amphora coffeaeformis* (AGARDH) KÜTZING. Ponieważ Anderson podaje, że materiał do przeprowadzonych badań uzyskał ze środowiska nietypowego dla powyższego gatunku — z głębiny morskiej — nasunęło to wątpliwości dotyczące poprawności oznaczenia. Na szczęście Anderson opatrzył swoją pracę dokumentacją w postaci fotografii z mikroskopu transmisyjnego, na podstawie której stwierdzono, że badanym obiektem nie była *Amphora coffeaeformis*, ale blisko spokrewniony z nią gatunek, którego identyfikacja pozostawała niepewna do tego czasu. Nie załączenie przez Andersona powyższej dokumentacji obiektu badań, obliłowałoby późniejszych badaczy do zaakceptowania wyników badań, jako danych odnoszących się do źle oznaczonego gatunku. Zamieszczenie dobrych ilustracji pozwala badaczom na zabezpieczenie się w ten sposób, że bez

względu na to, czy oznaczenie pierwotne było właściwe, czy nie, zawsze można uzyskane informacje odnieść do konkretnego gatunku. Dokumentacja taka pozwoli uznać uzyskane, w większości przypadków z niemałym trudem, informacje i zwiększy ich wartość praktyczną.

W ekologii i geologii użycie okrzemek, na przykład jako gatunków wskaźnikowych, opiera się z jednej strony na dokładnej identyfikacji gatunków, a z drugiej na oszacowaniu ich liczebności. Archibald pokreśla, że w zasadzie bez poprawnego oznaczenia gatunków nie można mówić o poprawnym oszacowaniu ich liczebności.

Tak więc zamieszczanie w miarę możliwości dokładnej dokumentacji graficznej — szczególnie gatunków rzadkich, słabo poznanych, lub których identyfikacja może się wydawać wątpliwa — pozwoli wykorzystać uzyskane informacje z większym zaufaniem. Tę samą uwagę można odnieść także do gatunków glonów z innych grup systematycznych. Ponadto warto pamiętać, że badania na roślinach oznaczonych tylko do rodzaju nie dają porównywalnych wyników.

Agata Wojtal
Zakład Algologii Instytutu Botaniki PAN
Lubicz 46, 31-512 Kraków

JOSEF H. REICHHOLF, *Der schöpferische Impuls. Eine neue Sicht der Evolution*, Stuttgart 1992, Deutsche Verlags - Anstalt, ISBN 3-421-02763-3, ss. 256.

Miliony organizmów żywych żyją na Ziemi. Odpowiedź na pytanie: Skąd się one wzięły? — znamy od 1859 roku, kiedy K. Darwin przyjął ewolucję jako podstawowy proces biologii. Ze wzajemnego oddziaływania przypadków i doboru naturalnego kształtuje się — według koncepcji Darwina — postęp ewolucji. Chociaż „ewolucja” pozostała nadal podstawowym pojęciem biologii, to mnożą się jednak krytyczne głosy odnośnie jej mechanizmów sprawczych. Niełatwo jest odpowiedzieć na takie pytania: Dlaczego życie nie pozostało na poziomie najprostszych form, które były przecież przystosowane do środowiska? Dlaczego rozwinęło się ono także na lądzie stałym, chociaż w dawnych morzach istniały szerokie możliwości jego rozwoju? Na te i podobne pytania trudno jest odpowiedzieć zgodnie z logiką klasycznego darwinizmu, czy też nawet późniejszej syntetycznej teorii ewolucji, która włączyła szeroko genetykę do swoich rozważań. W roku 1989 znany paleontolog i teoretyk ewolucji, S. J. Gould, rozwinął odmienny pogląd na ewolucję traktując ją jako powiązanie niezliczonych wprost przypadków — „loterię życia”. W miejsce ciągłego — stopniowego rozwoju organizmów przyjmuje on przypadkowy obraz loterii życia.

Klasyczny darwinowski model ewolucji lub „loterii życia” S. J. Goulda posiadają nadal dwie podstawowe słabości. Nie dostarczają one wyjaśnienia przyczyn przemian ewolucyjnych, a zwłaszcza powstania nowych linii filogenetycznych. I tak różnorodność ptaków na pewno jest skutkiem działania doboru naturalnego. Natomiast trudno jest zrozumieć przyczyny pojawienia się samych ptaków. W ujęciu niektórych biologów ewolucyjnych „wielkie przełomy” nie polegają na zmianach dziedzictwa genetycznego, ale na zmianach dotyczących funkcji organizmów. Świadczy o tym między innymi genetyczne porównanie pomiędzy szympansem i człowiekiem, gdzie materiał genetyczny szympansa różni się jedynie o 1,2% od człowieka.

Próbie przezwyciężenia niektórych słabości dotychczasowej teorii ewolucji podjął ostatnio Josef H. Reichholf w głośnej już w Niemczech książce *Twórczy impuls. Nowy pogląd na ewolucję*. Uważa on, że dotychczasowy sposób podejścia do ewolucji nie uwzględnia w dostateczny sposób jej mechanizmów sprawczych. Określa on też jako niezadawalającą dotychczasową genetyczną korektę klasycznego darwinizmu. W jego ujęciu nie przedstawia się też prawidłowo wzajemnych oddziaływań pomiędzy organizmem a jego środowiskiem. Błędne jest zwłaszcza przyjmowanie równowagi, gdy przyczynami wielkich ewolucyjnych zmian są właśnie stany nierównowagi w przyrodzie — nadwyżka lub niedobór. J. H. Reichholf buduje swoją teorię ewolucji na przekonaniu o aktywnej roli organizmów jako partnerze genów. Organizm żywy nie jest wcale czymś pasywnym, ale właśnie aktywnym czynnikiem postępu ewolucyjnego. Warunki środowiskowe — nadwyżka lub niedobór zasobów przyrody — zmniejszają pierwszoplanową rolę przypadku w ewolucji przyjmowanego między innymi przez S. J. Goulda. W procesie ewolucji staje się też widoczny podstawowy trend rozwojowy — emancypacja organizmu od wpływów środowiska i dyktatu jego genów.

Książka J. H. Reichholf'a jest niewątpliwie obszerna, gdyż porusza wiele podstawowych problemów ewolucji. Składa się z trzech podstawowych części: część pierwsza — *Jedenaście rozdziałów z życia*, część druga — *Sześć rozdziałów o siłach sprawczych ewolucji*, część trzecia — *Pięć rozdziałów o życiu*. Całość jest uzupełniona obszerną bibliografią z ciekawymi komentarzami autora (łącznie z literaturą z 1991 roku), a także skorowidzem najważniejszych pojęć z zakresu teorii ewolucji i historii życia.

W pierwszej części swojej książki szkicuje J. H. Reichholf — w sposób bardzo sugestywny — historię życia na Ziemi od najdawniejszych czasów. W jego ujęciu minerały znajdują się w centrum aktywności organizmów żywych. Świadcami najstarszych organizmów mogą być występujące jeszcze dzisiaj bakterie żelazowe. Przełomowym momentem w ewolucji organizmów żywych był rozwój fotosyntezy, który wystąpił już przed dwoma miliardami lat. Skutkiem tego procesu jest zarówno tlen w atmosferze, jak też osłona ozonowa chroniąca życie na lądzie. Chociaż życie rozwinęło się w morzu, to jednak decydujący jego postęp dokonał się na lądzie — dzięki nowemu źródłu energii, mianowicie tlenowi. Pierwsze rośliny pojawiły się na lądzie w okresie syluru, a więc 438 do 408 milionów lat temu. W końcu dewonu przed 380 do 360 milionów lat temu istniały już pierwsze zwierzęta lądowe. Były to kręgowce i stawonogi. Obie grupy zwierząt były drapieżcami. Przejście na ląd umożliwiło stawonogom posiadanie pancerza z chityny. Natomiast pierwsze kręgowce lądowe pochodziły od ryb. Dinozaury były największymi zwierzętami lądowymi, które kiedykolwiek żyły na Ziemi. Ich „pano-

wanie" trwało około 100 milionów lat. Wyginięły gwałtownie przed 65 milionami lat. Przypuszcza się, że ich wyginięcie oraz wszystkich pozostałych zwierząt lądowych powyżej 10 kilogramów było skutkiem uderzenia w Ziemię wielkiego meteorytu, który wywołał falę zniszczenia sięgającą całej ówczesnej biosfery.

W historii życia na Ziemi są znane inne podobne katastrofy, które prowadziły do wymarcia 90% wszystkich ówczesnych gatunków zwierząt i roślin. Stwierdzono nawet, że takie katastrofy biosfery na ogromną skalę są dość regularne (co 26 milionów lat), chociaż nie wyjaśniono jeszcze w pełni ich przyczyn.

W epoce dinozaurów żyły największe zwierzęta lądowe, które sięgały 20–25 metrów długości i ważyły do 30–50 ton (*Diplodocus*, *Apatosaurus*, *Brachiosaurus*). Wiele dyskusji wywołuje nadal gigantyzm tych zwierząt. Stąd też J. H. Reichhoff przedstawia wyjaśnienie gigantyzmu dinozaurów: Być może ich gigantyczne ciała były przede wszystkim komorami fermentacyjnymi, gdzie bakterie przetwarzały pożywienie tych zwierząt?

Już przed 140 milionami lat w jurze żył *Archeopteryx lithographica* — upierzony gad uważany za prapłata. Pióra powstały u ptaków — jak to pokazuje szczegółowa analiza — nie jako ochrona przed zimnem i opadami. Przyczyny właściwego rozwoju ptaków, który wystąpił dopiero po wymarciu gadów, wiążą się z ogromnym rozwojem owadów, a więc z podstawowymi zmianami ekologicznymi. Linii filogenetycznej ptaków brakowało miliony lat odpowiedniego pożywienia. Lot wiąże się z odpowiednim dopływem energii, a białko jest potrzebne do tworzenia piór. Dopiero rozwój owadów związany z koleją z rozwojem roślin kwiatowych stworzył wyjątkową szansę w tym zakresie. *Eozostrodon* — niewątpliwie przedstawiciel ssaków żył już w triasie, a więc przed 220 milionami lat. Odlegli przodkowie ssaków wywodzą się z kotylozaurów — prastarych gadów. Linia ssaków znajdowała się jeszcze dłużej niż ptaków w cieniu „panowania” dinozaurów. Dopiero wymarcie dinozaurów wywołało ogromny rozwój ssaków w okresie trzeciorzędu. Wiele danych przemawia za tezą, że wielka kosmiczna katastrofa otworzyła drogę do rozwoju ssaków.

Paleontologia uczy, że wiele gatunków wymarło w toku procesu ewolucji (nawet 99%). Analiza wymierania gatunków umożliwiła lepsze zrozumienie przeżycia pozostałych. Przeżycie nie występuje jednak według uproszczonego schematu — przeżycie najbardziej przystosowanych (survival of the fitness), jak chce nadal wielu ewolucjonistów, ani też według ślepego przypadku, jak głosi S. J. Gould. Są okresy, kiedy zanika większość charakterystycznych gatunków zwierząt (wskazują na to takie sławne wśród paleontologów wykopaliska, jak zwierzęta z Ediacara w północnej Australii lub skamieniełiny w łupkach ilastych „fantastycznego” świata z Burgess z Kanady). W teorii ewolucji sławny jest spór pomiędzy punktualistami i gradualistami na temat modelu ewolucji. Gradualiści przyjmują powolne zmiany ewolucyjne zgodnie z klasycznym darwinizmem. Odmienne stanowisko — punktualizm wychodzi od krótkookresowych punktowych zmian w historii Ziemi. Dochodzi wtedy do masowego wymierania organizmów żywych. To ostatnie, chociaż tak charakterystyczne dla filogenezy nie doprowadziło jednak do zaniku planów budowy (Baupläne) rodzin i wyższych form taksonomicznych zwierząt. Wymieranie gatunku lub rodzaju zależało głównie od jego rozpowszechnienia i częstości występowania, co wiąże się ściśle z wykorzystaniem środowiska.

Zamknięte cykle obiegu materii w przyrodzie ukształtowały się wszędzie tam, gdzie podstawowe składniki mineralne istnieją w ograniczonych ilościach. Zachodzi to w lasach tropikalnych lub sawannach pełnych wielu dużych zwierząt. Prawie zawsze istnieją opóźnienia w procesach produkcji i rozkładu biologicznego. Rola zwierząt (konsumentów) polega więc na tym, że wykorzystują one odpowiednio „czas opóźnień”. Właśnie owe „opóźnienia” pomiędzy produkcją materii organicznej a jej rozkładem umożliwiły rozwój wyższych form życia.

K. Lorenz nazwał zmiany dziedziczne i dobór naturalny dwoma podstawowymi konstruktorami zmian gatunków. Z obecnego stanu dyskusji między ewolucjonistami wynika jednak, że obok genów należy uwzględnić także rolę żywych organizmów. Wskazuje na to bliższa analiza rozwoju życia lądowego zwierząt i roślin. Decydujące znaczenie miały tutaj zmiany funkcji dotychczasowych organów tych zwierząt. Zmiana funkcji staje się podstawowym czynnikiem procesów ewolucyjnych. Stąd też pióra ptaków rozwinęły się pierwotnie nie po to, aby latać, ale do całkowicie odmiennych funkcji. Podobnie było z wykształceniem się kości, które pierwotnie były tylko wydzieloną wapnienia. Dopiero znacznie później rozwinęły się w pełni ich funkcje, co umożliwiło wszystkie podstawowe osiągnięcia kręgowców. Stąd też pojawia się podstawowe pytanie: Czy istnieje twórczy przypadek w ewolucji? Być może występuje najczęściej w ewolucji wykorzystanie nowych funkcji na podstawie już istniejących struktur i procesów, a nadwyżka i zmiana funkcji wiążą się bezpośrednio z postępowaniem ewolucyjnym.

Wyważony, idealny stosunek poszczególnych części i koniecznych warunków życiowych — a więc stabilna równowaga nigdy w praktyce nie występuje. Organizmy mają ciągle do czynienia albo

z nadwyżką albo z niedoborem. Życie porusza się w przedziale pomiędzy nadwyżką a niedoborem. Nagłe przełomy nowości, które — patrząc retrospektywnie — wytworzyły postęp, polegały na wykorzystaniu nadwyżek. Wykorzystanie nadwyżki oznacza tutaj bezpośrednio jej „użycie” jako podstawy życia, albo też pośrednio jako budulca. Jeśli nadwyżka stanowi siłę sprawczą w ewolucji, to wtedy trzeba przyznać odpowiednią wagę do przemiany materii. W ewolucji nie zachodzi więc jedynie ślepy przypadek, ale wykorzystanie konkretnych możliwości albo konieczności. Wcale nie przypadek odgrywa decydującą rolę, ale struktura funkcji organizmu i jego przemiana materii. Procesy opisywane przez Darwina jako ewolucja stanowią w rzeczywistości proces różnicowania się gatunków. Występowanie niedoborów okazuje się — według J. H. Reichholf’a — prawdziwym konstruktorem gatunków. Tworzenie się gatunków jako odpowiedź istot żywych na niedobór jest logicznie ugruntowaną koncepcją — różnorodność organizmów wyrasta więc z braku elementów środowiska.

Rozwój życia — ewolucja — nie był nigdy jakimś harmonijnym procesem. Gdyby tak było nie można by w historii Ziemi wydzielić określonych okresów. Powstawanie i rozwój gatunków przebiegało według określonego schematu: typogeneza (powstanie nowych linii ewolucyjnych), typostaza (faza ciągłości), typoliza (wymieranie wielu gatunków z określonej linii ewolucyjnej). Taki zarys powstania i przemijania linii filogenetycznych pochodzi od znanego biologa ewolucyjnego, E. Mayra. Pochodzenie linii filogenetycznej — typogeneza odpowiada „przełomowi” w wykorzystaniu nadwyżek. Pojawia się wtedy istotna „nowość” w ewolucji, która napotyka później na granice środowiska reagując zróżnicowaniem. Z różnorodności wariantów utrzymują się jednak jedynie te, które przejdą przez „sito” doboru naturalnego. W okresie typostazy — fazy równowagi — dokonują się tylko niewielkie zmiany, a ewolucja przebiega wtedy według modelu gradualistycznego. Nadwyżka światła i substancji mineralnych była przykładowo decydującą przesłanką rozwoju roślin lądowych.

W myśl współczesnych koncepcji ewolucyjnych trzeba bardziej wyczerpująco zajmować się organizmem żywym. Wewnętrzna równowaga organizmu — homeostaza — wiąże się w świetle współczesnych badań bardziej z jego przemianą materii niż genomem. Przyjmuje się, że przed 3,5 miliardem lat odbyło się przejście od materii nieożywionej do ożywionej. Dokonało się ono w sposób całkowicie naturalny, którego istotę odkrywają stopniowo biologowie. Przyjmuje się obecnie, że przemiana materii i nośniki informacji (DNA) powstały samodzielnie (str. 207). Wraz z powiązaniem obu tych procesów doszło do powstania nowej jakości życia. Pierwsze organizmy były bardzo małe, chociaż wykazywały wszystkie cechy życia. Już wśród organizmów jednokomórkowych istnieje ich ogromne zróżnicowanie (prokarioty i eukarioty). Jedynie te ostatnie posiadają jądro komórkowe (gdzie zawarta jest informacja genetyczna), a także tak zwane organelle, mitochondria i chloroplasty. „Nowoczesne organizmy” powstały zapewne w wyniku procesu symbiozy, gdyż mitochondria i chloroplasty zawierają własną informację genetyczną, niezależną od dziedzictwa jądra komórkowego.

Jest charakterystyczne, że zarówno biologia ewolucyjna jak również ekologia jako swoją podstawową koncepcję przyjmują równowagę. Natomiast fizycy przy analizie procesu życia chętnie wychodzą od stanu nierównowagi. O równowadze, względnie jej braku, możemy mówić w biologii przynajmniej na trzech płaszczyznach: organizmu; organizmu i jego stosunków ze środowiskiem; procesów powstawania i przemijania w historii Ziemi, a więc ewolucji. W przypadku organizmów wyjaśniono, że w okresie swojego życia posiadają one wewnętrzną równowagę — homeostazę, dzięki czemu mogą wykorzystać zewnętrzną nierównowagę. W przypadku systemów ekologicznych można mówić w pewnych przypadkach o „systemach nierówności”, natomiast w innych o „znajdujących się w równowadze” (str. 227). Natomiast w długookresowym procesie ewolucji występują zjawiska nierównowagi, które są czynnikiem podstawowych przemian ewolucyjnych.

J. H. Reichholf szkicuje tak zwaną zintegrowaną teorię ewolucji. Jej istotą jest przekonanie, że ewolucja dokonuje się w warunkach nierównowagi. Pomędzy stanami nierównowagi panuje względna równowaga. Natomiast dobór naturalny w sensie K. Darwina i gradualistów bardziej stabilizuje procesy ewolucyjne niż tworzy coś istotnie nowego. Występuje on w warunkach niedoboru, podczas gdy postęp w ewolucji odbywa się w warunkach nadwyżek lub nowych możliwości życiowych organizmów. Wewnętrzna równowaga organizmów (homeostaza) potrzebuje zewnętrznej nierównowagi dla obu podstawowych funkcji życiowych: przemiany materii i potrzeb energetycznych.

Człowiek staje się coraz bardziej twórcą swojego życia, które wykazuje jednak już obecnie liczne zakłócenia i niekorzystne warunki. Niemożliwa staje się „równowaga z gospodarką przyrody” w sensie ponownego włączenia człowieka do naturalnych cykli przyrodniczych. Byłoby to wówczas możliwe, gdyby dzisiejsza ludzkość uległaby ogromnemu zmniejszeniu. Jedyłą alternatywą dla ludzkości pozostaje kontrolowane wytwarzanie nierównowagi, aby zaopatrzyć się w konieczne surowce i energię. Nie należy jednak dopuścić do całkowitego zniszczenia przyrody. Takie niebezpieczeństwo wywołuje ogromny wciąż przyrost ludności i jej potrzeb.

Książka profesora J. H. Reichholfa stanowi oryginalną pracę z zakresu teorii ewolucji organizmów żywych. Głównym zainteresowaniem autora są siły sprawcze ewolucji, które dotąd nie były przekonywująco przedstawione. Autor książki szkicuje ciekawą zintegrowaną teorię ewolucji, gdzie warunki środowiska, nadyżka lub niedobór, okazują się być konstruktorami gatunków prowadzących do człowieka. „Narodziny” samego człowieka przedstawił J. H. Reicholf w swoim naukowym bestsellerze *Zagadka powstania człowieka*. Byłoby wskazane przetłumaczenie omawianej tutaj książki J. H. Reichholfa jako cennej lektury zarówno dla biologów (zwłaszcza ewolucjonistów, jak i ekologów) i szerokiego grona czytelników, zainteresowanych problematyką przyrodniczą. Jest to tym bardziej uzasadnione, że książka jest napisana jasnym, zrozumiałym językiem, a liczne przykłady z różnych dziedzin biologii świadczą o ogromnej erudycji jej autora.

FRANZ M. WUKETITS, *Gene, Kultur und Moral: Soziobiologie — Pro und Contra*, Darmstadt 1990, Wissenschaftliche Buchgesellschaft, ISBN 3-534-80101-6, ss. 185.

Franz M. Wuketits jest znanym biologiem i filozofem biologii — wykładowcą w Wiedniu i Grazu. Jest autorem 14 książek i redaktorem lub współredaktorem wielu prac zbiorowych, w tym publikowanych w znanej serii *Wymiary nowoczesnej biologii* poświęconej najważniejszym osiągnięciom współczesnej biologii. W XX wieku biologia przyczyniła się również do dalszego zrozumienia głównych problemów człowieka, między innymi poprzez rekonstrukcję jego antropogenezy, rekonstrukcję mechanizmów, które sterowały jej procesami, wyjaśnienie wielu funkcjonalnych i przyczynowych zjawisk i procesów anatomicznych, fizjologicznych i behawioralnych, czy też wreszcie określenia psychofizycznych cech strukturalnych człowieka.

Recenzowana książka *Geny, kultura i moralność: socjobiologia za i przeciw* (tytuł podany w wolnym tłumaczeniu na język polski) jest poświęcona socjobiologii, a szczególnie socjobiologii człowieka i jej próbom wyjaśnienia podstawowych ludzkich problemów. Socjobiologia próbuje wyjaśnić zachowania społeczne organizmów żywych w sposób ewolucyjny przy szerokim uwzględnieniu mechanizmów genetycznych. Taki sposób podejścia przyjmuje ona także wobec ludzkiego zachowania społecznego, włączając w tę problematykę nawet moralność i religię. W ciągu ostatnich lat doszło do wielu burzliwych i gwałtownych polemik pomiędzy socjobiologami i ich krytykami. W swojej książce F. M. Wuketits przedstawia najważniejsze koncepcje i argumenty socjobiologii uwzględniając także argumenty jej przeciwników. Te ostatnie uważa jednak w wielu przypadkach za chybione. Sam autor książki uważa dotychczasową socjobiologię i dyskusję wokół socjobiologii za wyjątkowo interesującą naukowo. Socjobiologia jest oparta na założeniu, że wszystkie dzisiejsze organizmy żywe powstały w procesie długiej filogenezy, a także ich współczesne zachowanie jest rezultatem tej filogenezy. W ujęciu F. M. Wuketitsa „Studium zachowania społecznego w aspekcie ewolucji, względnie selekcji, jest nie tylko w pełni uzasadnione, ale także bardzo wartościowe w ujęciu heurystycznym” (str. 62). Odnosi się to także do socjobiologii człowieka, która zajmuje się rekonstrukcją biologicznych, względnie biogenetycznych postaw ludzkiego zachowania społecznego, ze szczególnym uwzględnieniem genetycznych skłonności w zakresie naszych zachowań społecznych (str. 83-84).

Książka F. M. Wuketitsa składa się z prologu — *Czy człowiek jest więźniem własnych genów*, siedmiu rozdziałów: *Dylemat - natura czy kultura; Ewolucyjny dramat — od jednokomórkowców do człowieka; Ewolucja zachowania społecznego; Homo sociologicus; Ewolucja a moralność; Socjobiologia a ideologia; Możliwe rozwiązania i epilogu — Człowiek nie jest genetyczną maszyną*. Ponadto książka F. M. Wuketitsa składa się jeszcze z obszernych przypisów, słowniczka terminów biologicznych oraz literatury i skorowidzów.

Myśl, że człowiek jest jedynie „więźniem” własnego dziedzictwa biologicznego pojawiła się już w pracy francuskiego filozofa J. O. de Lamettrie — w jego sławnej pracy *Człowiek maszyna*. Ta sama myśl występuje także w pracach socjobiologów, zwłaszcza R. Dawkinsa, który określił organizmy żywe, łącznie z człowiekiem jako „genetycznie zaprogramowane maszyny do przeżycia” (survival machine). Doprowadziło to do rozwoju tak zwanej „pop-socjobiologii”, która redukuje wszelkie zachowania organizmów żywych jedynie do zachowań rozrodczych. W takim przypadku przedstawia się zachowanie jako uwarunkowane jedynie genetycznie, których celem jest rozmnażanie. Takie uproszczone traktowanie zachowania człowieka przez niektórych socjobiologów wywołuje zrozumiałe negatywne nastawienie wobec całej socjobiologii. Stąd też staje się konieczne przedstawienie danych empirycznych, na których opiera się współczesna socjobiologia. Przed tym jednak konieczne jest zajęcie się — jak zauważa słusznie F. M. Wuketits — „podwójną naturą człowieka”.

Pod względem anatomicznym i fizjologicznym człowiek jest podobny do innych zwierząt. Różni się on jednak w sposób jakościowy od pozostałych organizmów żywych posiadaniem kultury, która w dużym stopniu wpływa na ludzkie życie. Jest to podstawowy dylemat do którego muszą się ustosunkować wszyscy filozofowie. Dwa, „podwójna natura człowieka” jest — według F. M. Wuketitsa — jedynie metafora, gdyż nie chodzi tutaj o przeciwieństwo, ale zawsze o współdziałanie owego podwójnego wyposażenia człowieka. Pojawia się tutaj pytanie: W jakim stopniu zdolność do tworzenia kultury jest określana przez czynniki biologiczne? Pytanie to wiąże się ściśle z przedstawioną powyżej problematyką. W tym zakresie ukształtowały się już w XIX wieku dwie wyraźnie zaznaczone koncepcje: biologizm i humanistyczny emergentyzm, które miały charakter wzajemnie się wykluczający. Owe dwie koncepcje: biologiczno-genetyczny determinizm i determinizm kulturowy posiadają też wyraźny charakter ideologiczny. Jest to charakterystyczne, że skłonność do tworzenia dychotomicznych ujęć pojawia się często w kulturze zachodniej: przyroda a duch; ciało i dusza; nauki przyrodnicze a nauki humanistyczne. Znajduje to wyraz w znanym przeciwieństwie dwóch teorii „teorii dziedziczenia” i „teorii środowiska”. Przy tym jako środowisko rozumie się społeczno-kulturowy kontekst stworzony przez samego człowieka. Twórcy socjobiologii chcieli przezwyciężyć ten dylemat „podwójnej natury człowieka”, zaproponowali tak zwaną nową syntezę. W latach siedemdziesiątych zastosowano z dużym sukcesem socjobiologię do wyjaśnienia zachowania społecznego zwierząt.

Socjobiologia wiąże się ściśle z ewolucjonistycznymi koncepcjami w biologii. Stąd też F. M. Wuketits szkicuje krótko historię rozwoju ewolucji, a zwłaszcza wkładu samego K. Darwina w jej rozwój. W jego ujęciu „ewolucja, zmiana organizmów w długim okresie czasu stanowi dzisiaj od dawna udowodniony fakt” (str. 26). Jest charakterystyczna przy tym tendencja do coraz większej kompleksowości istot żywych, a sama ewolucja obejmuje wszystkie aspekty organizmów żywych (struktury anatomiczne, mechanizmy fizjologiczne, sposoby zachowań). Ewolucja jest też podstawą pokrewieństwa wszystkich organizmów żywych, a więc jedności istot żywych (str. 29). Rozpowszechniona obecnie syntetyczna teoria ewolucji rozwinięta się w latach trzydziestych i czterdziestych naszego stulecia i wiąże się nadal ściśle z darwinowską teorią doboru naturalnego. Została ona jednak poważnie uzupełniona o koncepcję genetycznej rekombinacji i mutacji jako „surowego materiału dla ewolucji”. Na powstałą różnorodność genetyczną działa następnie kreatywnie dobór naturalny.

Rodzina *Hominidae* znajduje miejsce w systemie zoologicznym, jako ściśle spokrewniona z małpami człekocształnymi (*Pongidae*). Cechą hominidów była wyprostowana sylwetka i dwunożność. Pierwsze hominidy są znane już z okresu przed 4–5 milionów lat (były to tak zwane australopiteki). Jako generalną tendencję w ewolucji hominidów stwierdza się stopniowo powiększenie mózgu od 500 cm³ u australopiteka do 1500 cm³ u *Homo sapiens*. Prowadziło to do rozwoju świadomości, a tym samym: życia duchowego, które u człowieka stanowi „nowy rodzaj życia” (str. 42). Nie można jednak zapominać, że jego podstawą był ogromny rozwój mózgu.

Od dawna jest znane zjawisko tworzenia grup i różnych elementów życia społecznego u zwierząt. Obecnie rozróżnia się różnorodne typy społeczeństw zwierzęcych (otwarte społeczeństwa, społeczeństwa zamknięte, a w tych ostatnich rozróżnia się społeczności anonimowe i indywidualizowane). Prawdziwe związki społeczne charakteryzują się przy tym intensywną wewnętrzną wymianą informacji, są więc „wspólnotami komunikacyjnymi”. Tworzenie się grup społecznych u zwierząt zwiększa ich szanse przeżycia. Stanowi więc korzyść selekcyjną, przy tym chodzi, jak to stwierdziła nowoczesna biologia, o selekcję krewniaczą (kin selection) i ogólną wartość przystosowawczą (inclusive fitness). W ujęciu socjobiologii „Im bardziej spokrewnione są dwie jednostki, to tym bardziej popierane są ich wspólne geny” (str. 53). W ten sposób socjobiologia wyjaśniła ewolucyjnie formy zachowania się altruistycznego u zwierząt. W kauzalnym wyjaśnieniu różnych aspektów zachowania społecznego (egoizm — altruizm, konkurencja — kooperacja) wychodzi więc socjobiologia od korzyści selekcyjnych wiążących się z takim zachowaniem.

W literaturze socjobiologicznej sławne stały się takie pojęcia, jak: „egoistyczny gen”, „własne korzyści genów”. Ogólnie, chodzi tutaj o pewnego rodzaju skrót myślowy, gdyż zjawiska obserwowalne na płaszczyźnie organizmalnej („egoizm”, „korzyść własna” itp.) posiadają genetyczne przyczyny. Koncepcja „genetycznego egoizmu” była krytykowana przez wielu autorów. Zwrócono uwagę, że geny nie stanowią żadnych jednostek „dla siebie”, ale są zintegrowane z całym organizmem. Przy tym geny w sensie czynników dziedzicznych stanowią określoną rzeczywistość. W przypadku człowieka nadmiernym uproszczeniem było pomijanie społeczno-kulturowych warunków ludzkiej egzystencji. F. M. Wuketits przyjmuje jako w pełni uzasadnione stwierdzenie, że „różnorodne formy zachowania społecznego powstały w ewolucji a tworzenie się grup społecznych przyczyniało się do korzyści selekcyjnych odnośnych istot żywych, a różne strategie społecznego zachowania w tych grupach (np. zachowania altruistyczne) służą jednostkom, a tym samym grupom jako strategii ich przeżycia” (str. 62).

Od czasów Arystotelesa rozpatruje się często człowieka jako „*zoon politicon*”, a więc jako twórcę złożonych systemów społecznych i politycznych. Dopiero jednak niedawno zrekonstruowano główne cechy życia społecznego naszych paleolitycznych przodków. W przypadku człowieka życie w grupie gwarantowało liczne korzyści, głównie jednak ochronę dla słabszych członków grupy i bardziej efektywne zdobywanie żywności. Społeczne życie człowieka i jego przodków charakteryzowało się łowiectwem i zbieractwem w stosunkowo małych grupach. W tych społecznościach była rozwinięta indywidualna zdolność uczenia się, jak też wpływy społeczno-kulturowe, które towarzyszą często indywidualnemu uczeniu się. Stąd też w latach osiemdziesiątych socjobiologowie sformułowali koncepcję koewolucji genów i kultury (*gene-culture coevolution*), a więc zależności pomiędzy rozwojem biologiczno-genetycznym i społeczno-kulturowym. Wraz z uprawą roli i hodowlą zwierząt pojawiły się zasadnicze zmiany ludzkiego społeczeństwa określane najczęściej jako rewolucja neolityczna. Człowiek stał się wtedy istotą produkującą we współczesnym znaczeniu tego słowa, rozwinęły się wtedy kompleksowe formy podziału pracy, a dotychczasowe struktury społeczne uległy zasadniczym przemianom. Stosunki społeczne stają się coraz bardziej kompleksowe. Stąd też socjologia musi uwzględnić wyniki badawcze innych dyscyplin, zwłaszcza socjologii, gdyż jedynie w ten sposób można uzyskać syntezę natury i kultury, a więc bardziej wszechstronny obraz zachowania się człowieka. Przykładowo, znany socjolog, P. Meyer, wyróżnia następujące płaszczyzny zachowania człowieka: popędowo-osobową, bio-społeczną i psycho-kulturową.

Każda społeczność ludzka charakteryzuje się posiadaniem własnych wartości i norm. Także socjologia interesuje się problemem: Jak i w jakich warunkach rozwinęły się normy moralne? Od pewnego czasu rozwinęła się ewolucjonistyczna etyka, która próbuje zrekonstruować podstawy ludzkiego zachowania moralnego. Jak wiadomo etyka stanowi dyscyplinę praktycznej filozofii i zajmuje się odpowiedzią na pytanie: Jak postępować? W ujęciu F. M. Wuketitsa ewolucja nie może dostarczyć żadnych wskazówek odnośnie wartości i norm moralnych. Ewolucjonistyczna etyka nie jest stąd żadną normatywną dyscypliną etyki, ale zajmuje się ona wyłącznie źródłami i filogenetycznym rozwojem naszych wyobrażeń moralnych. Etyka współczesna nie może także — w żadnym przypadku — zrezygnować z empirycznych badań biologii i socjologii. Poszczególne normy moralne wykształciły się w ujęciu socjologii, gdyż dawały poszczególnym społeczeństwom określone korzyści biologiczne lub kulturowe. Moralność rozumiana jako rozpoznawanie dobra i zła rozwinęła się jedynie w ludzkim społeczeństwie. W społeczeństwach zwierzęcych funkcjonują często zachowania analogiczne do moralności (*moralanaloges Verhalten*) — polegają one jednak wyłącznie na zachowaniach dziedzicznych, a nie na normach przekazywanych kulturowo. Kulturowa ewolucja człowieka nie eliminuje wprawdzie ewolucji biologicznej — ta ostatnia przebiega jednak analogicznie do pierwszej, ale rozwija swoją własną dynamikę. Kultura pozostaje jednak nadal związana ze zjawiskami biologicznymi, ponieważ jest tworzona przez żywe istoty. Nie można jednak kultury wyprowadzić z anatomicznych cech lub genetycznych możliwości właściwości człowieka, gdyż jedynie dzięki różnorodnym interakcjom pomiędzy jednostkami rozwija się różnorodny wzór kultury. W przypadku etyki trzeba jednak stwierdzić, że moralne nakazy i zakazy działają tym bardziej efektywnie, im bardziej uwzględniają one zasady biologiczne. Ogólnie, brak jest jakichkolwiek powodów, aby moralność otaczać aurą mistycyzmu i nie wiązać jej z pozostałymi funkcjami życiowymi. Roztrzygnięcia w zachowaniu „dobre” lub „złe” wiąże się więc zawsze z konkretnymi problemami etycznymi i prawnymi.

Duże kontrowersje wzbudza problem ewentualnych stosunków pomiędzy socjologią a ideologią. Wiadomo już od dawna, że teorie naukowe nie powstają w jakiejś pustce społecznej; co więcej, są składnikiem systemów społeczno-kulturowych, a ich twórcy żyją zawsze w określonym społeczeństwie. Przykładowo, darwinowska teoria doboru naturalnego narodziła się w warunkach szybkiego rozwoju kapitalizmu wolnokonkurencyjnego i społecznej dominacji liberalizmu. Także wypowiedzi współczesnych socjologów stosuje się niekiedy do usprawiedliwienia istniejących stosunków społecznych. Jak uważa F. M. Wuketits „Wypowiedzi socjologów nie traktują oni sami jako darwinizm społeczny; są one jednak tak niekiedy interpretowane, przynajmniej przez ich krytyków” (str. 112). Najczęściej przypisuje się socjologii cechy pravicowej, konserwatywnej ideologii z wyraźnymi tendencjami darwinizmu społecznego. Na podstawie możliwości ewentualnego wykorzystania ideologicznego socjologii przez pravicę nie można jednak zakazać socjologicznych badań nad człowiekiem. Silne emocje wywołują też próby socjologicznego wyjaśnienia religii i jej funkcji selekcyjnych dla wierzących lub ewolucyjne próby rekonstrukcji warunków genetyki ludzkich właściwości duchowych. Tak więc najwięcej emocji wywołują antropologiczne implikacje socjologii i ewentualnie jej nadużycia ideologiczne. Natomiast nie ma większego sensu ogólne atakowanie socjologii jako dyscypliny naukowej, jako studium zachowania społecznego organizmów żywych.

Debata wokół socjobiologii człowieka wiąże się nadal ze starym podziałem rozważań o człowieku. Antynomia „dziedziczność” albo „środowisko” prowadzi do bezowocnych kontrowersji, gdyż w zachowaniu człowieka oba te czynniki odgrywają określoną rolę. Dlatego też należy odrzucić dwie skrajne postawy: determinizm genetyczny lub determinizm kulturowy. Natomiast konieczne staje się pogłębienie więzi pomiędzy biologami a socjologami, gdyż człowiek stanowi zawsze biospołeczna jedność (str. 129). Socjobiologia i socjologia nie wyłączają się wcale nawzajem, ale wprost przeciwnie, mogą one oddziaływać na siebie pozytywnie i wzajemnie się uzupełniać. Dialog pomiędzy tymi dyscyplinami staje się więc coraz bardziej konieczny.

Rozwój socjobiologii człowieka prowadzi do bardziej racjonalnego obrazu człowieka i uwalnia go niewątpliwie od wielu niebezpiecznych lub wygodnych iluzji. Jednocześnie ukazuje on, że nasze życie społeczne dalekie jest od wyobrażeń „wolności” i „godności”. Społeczeństwa przemysłowe dalekie są nadal od ideałów humanizmu, a służą raczej zniewoleniu jednostki.

Książka F. M. Wuketitsa stanowi niewątpliwie ciekawą lekturę dla wszystkich czytelników zainteresowanych problematyką socjobiologii i biologicznych uwarunkowań zachowań społecznych. Może stanowić ona ciekawą lekturę zarówno dla przyrodników, jak i humanistów. Książka F. M. Wuketitsa wzbogaca naszą wiedzę o tej ciekawej problematyce. Stara się on nie narzucać swoich poglądów czytelnikom pozostawiając im możliwość refleksji i własnego stanowiska. Można ją gorąco polecić polskim czytelnikom, którzy pragną pogłębienia wiedzy o człowieku.

BETH CHATTO, *Im grünen Reich der Stauden. Der neue englische Staudengarten*, Stuttgart 1991, Eugen Ulmer Verlag, ss. 191, ISBN 3-8001-6452-3

Beth Chatto należy do najwybitniejszych mistrzów sztuki ogrodniczej w XX wieku. Stała się bardzo sławna w Wielkiej Brytanii i w całej Europie poprzez wprowadzenie do uprawy wielu nowych gatunków roślin ozdobnych, jak również ich łączenie w odpowiednie grupy. Swoje bogate doświadczenie botaniczne i ogrodnicze przedstawiła B. Chatto w książce *W zielonym królestwie bylin. O nowym ogrodzie angielskim*. Odrzuca ona tradycyjną, typowo angielską rabatę bylinową, którą tworzone tylko z punktu widzenia nagromadzonych tam kwitnących roślin i ich barwnych efektów. Proponuje ona natomiast całościowe ogrodnicze uwzględnienie roślin, w tym zwłaszcza ich postaci i ubarwienia liści. Cechy te są tak samo ważne jak ubarwienie kwiatów. Przy tym B. Chatto przywiązuje dużą wagę do właściwego stanowiska uprawowego roślin w ogrodzie. Właśnie takie podejście do roślin umożliwiło B. Chatto przekształcenie nieużytków w hrabstwie Essex w światowej sławy ogród pełen rzadkich i niekiedy trudnych do uprawy roślin. Głównym celem autorki jest podzielenie się swoimi doświadczeniami z czytelnikami i przekazanie im swoich osiągnięć. Rośliny ozdobne traktuje autorka jako wspólnoty żywych organizmów przystosowane do różnych warunków środowiska uprawowego. Przedstawiony tutaj ekologiczny punkt widzenia — jako podstawa zakładania ogrodów bylinowych — stanowi najbardziej oryginalny wkład B. Chatto w rozwój sztuki ogrodniczej. Duży wpływ miał mąż autorki — specjalista z zakresu ekologii roślin, jak również zainteresowanie się autorki ogrodami japońskimi. W swojej pracy B. Chatto nawiązała do poglądów W. Robinsona i G. Jekyll, którzy już na początku XX wieku wypowiadali się za najbardziej naturalnym stylem w uprawie roślin ozdobnych. Podobne poglądy reprezentowała później także V. Sackville-West. Wymienieni tutaj autorzy nie mogli jednak znaleźć odpowiedniego zestawu bylin, aby spełnić zaproponowane przez siebie warunki uprawy. Obecnie ogród B. Chatto (znany pod nazwą „The Beth Chatto Gardens”) jest związany ściśle z jej ogrodnictwem, gdzie można kupić wszystkie uprawiane w ogrodzie rośliny. W ciągu ostatniego dziesięciolecia B. Chatto wystawiała regularnie swoje kwiaty na sławnej wystawie kwiatów Chelsea Flower Show, gdzie otrzymała dziesięć złotych medali za swoje osiągnięcia ogrodnicze.

Książka B. Chatto składa się z następujących podstawowych części: *Zasady kształtowania; Ogród przy wejściu; Ogród wodny; Swobodnie kształtowane tereny; Ogród cieniolutny; Ogród na suchych terenach; Tereny przy zbiorniku zaporowym*; a także opisu najważniejszych roślin uprawianych przez autorkę książki. Recenzowana książka posiada przy tym bardzo osobisty charakter, a sama autorka stara się przekazać jak najwięcej informacji botaniczno-ogrodniczych. Ponad 250 barwnych fotografii i rycin towarzyszy nam w wędrówkach przez jej ogród. Jednocześnie te piękne fotografie pokazują nam piękno opisywanych części ogrodu i przedstawiają obrazowo całą filozofię postępowania B. Chatto. Jako podstawową regułę uprawy roślin ozdobnych i kształtowania ogrodów przyjmuje ona następującą zasadę: „Wybieraj takie rośliny, które występują na porównywalnych stanowiskach w przyrodzie, a wtedy możesz być pewny sukcesu w ich uprawie i harmonii pomiędzy roślinami”. W poprzednich epokach ogrody były niezgodne z zarysowanym tutaj programem działa-

nia, gdyż przyroda nie wydawała się ówczesnym ludziom czymś, co można podziwiać lub naśladować. Należało ją raczej podporządkować lub „oswoić”.

Współcześnie dostrzegamy piękno przyrody, gdyż cywilizacja i jej brzydota stały się dla nas wszędzie wszechobecne. Przyroda może z powodzeniem służyć jako wzorzec przy kształtowaniu grup roślin ozdobnych, a także całych ogrodów. Konieczne staje się zwłaszcza uwzględnienie istniejących warunków klimatycznych i glebowych. Przy kształtowaniu swojego ogrodu wykorzystwała B. Chatto niektóre idee i reguły stosowane od dawna przez ogrodników japońskich, między innymi ich koncepcje harmonii. Autorka uważa, że kontrastowe silne barwy kwiatów należy stosować jedynie w małych ilościach. Powinny one stanowić jedynie niewielki akcent w grupach roślin ozdobnych. Natomiast wszystkie rośliny w ogrodach, zwłaszcza mniejszych, powinny oddziaływać na ludzkie zmysły poprzez formę i barwę liści, jak również być wzajemnie między sobą zharmonizowane.

W swojej książce B. Chatto omawia szczegółowo część swojego ogrodu. Należy do nich duża rabata przy wejściu do ogrodu składającego się z drzew, krzewów, bylin i roślin cebulkowych (300 m długości i 6 m szerokości). Szczególne miejsce wśród roślin okrywowych zajmują tutaj bergenie, które zachowują swoje piękno w ciągu całego roku. Do letnich atrakcji tej rabaty należy między innymi krewniak karczocha — kard (*Cynara cardunculus*). Natomiast przez cały rok charakteryzują się wysoką wartością ozdobną także byliny jak: rozchodnik wspaniały *Sedum spectabile* 'Brilliant' lub 'Herbstfreude'. Przy tej rabacie nie potrzeba także zbyt wiele pracy, gdyż rozdrobniona kora hamuje rozwój chwastów.

Istotną częścią całego ogrodu B. Chatto jest również ogród wodny. Nie wszystkie rośliny wodne potrzebują stałej wody, często wystarczają im po prostu wilgotne tereny. Prawdziwą ozdobą ogrodów wodnych są rośliny z dużymi liśćmi, zwłaszcza funkcie (*Hosta*), egzotyczne *Gunnera*, kaczeńce (*Caltha*), rodgersje czy mało jeszcze znane rośliny bagienne *Lysichiton*. Duże możliwości w wykorzystaniu roślin wodnych posiada także rabata przy rowie z wodą (pełniki, rabarbar, paprocie, trawy, pierwiosnki, zwłaszcza tak zwane piętrowe, kosańce).

Obszary określone jako swobodnie ukształtowane tereny obejmują trzy duże rabaty sięgające do ogrodu wodnego i posiadające w swoim tle drzewa i krzewy. Większość roślin stanowią wysokie byliny, które rozwijają się w pełni w ciągu roku. Natomiast wiosną kwitnie tutaj wiele roślin cebulkowych. Celowo stosuje się także kontrasty pomiędzy dużymi i małymi roślinami. Rosną tutaj między innymi takie rośliny, jak: goryczka żółta (*Gentiana lutea*), rabarbar ozdobny (*Rheum palmatum*), dzwonki i bardzo oryginalny, długokwitnący wilczomlec *Euphorbia griffithii* 'Fire Glow'. Do ciekawych roślin należą również bodziszki (zwłaszcza *Geranium psilostemon*), ciemiężyce (*Veratrum*), funkcie, ciemierniki, a także różne gatunki traw, rdestów ozdobnych i wiele innych ciekawych roślin.

Większość roślin cieniolubnych wymaga wilgoci, a tylko nieliczne znoszą suszę. Zazwyczaj wyróżnia się dwa typy cienia: cień drzew i krzewów, a także cień budynków. Większość roślin, które dobrze rosną pod drzewami i krzewami to rośliny wiosenne — wykorzystują one światło słoneczne zanim pojawi się gęsty dach liści. Stąd też ogrody cieniste kwitną w miesiącach od marca do czerwca. Później pozostaje jako główna ich ozdoba — liście. Do znanych roślin cienistych zalicza autorka fiołki alpejskie (*Cyclamen coum* i *C. hederifolium*), przylaszczkę, rośliny cebulowe, zwłaszcza psi ząb (*Erythronium dens-canis* i inne gatunki), kilka gatunków *Epimedium*, a także takie gatunki okrywowe, jak *Waldsteinia ternata* czy *Triarella cordifolia*. Są to stosunkowo niewielkie rośliny nadające się do mniejszych ogrodów ozdobnych. Natomiast do dużych ogrodów — takich jak ogród autorki — najbardziej przydatne są funkcie, serduszki (*Dicentra*), ciemierniki, bergenie, różne gatunki z rodzaju *Pulmonaria*, a także pierwiosnki, liczne paprocie czy trawy. Wybór roślin dla obszarów cienistych okazuje się zdumiewająco duży.

Ogród na tak zwanych suchych terenach znajduje się tam, gdzie przed trzydziestu laty z trudem rosły nawet pospolite chwasty. Obecnie na tym obszarze uprawia się sporo roślin z szarym ulistnieniem, wydzielających obficie olejki eteryczne lub posiadających gruboszowate liście (liczne gatunki rozchodników czy rojników). Wiele z tych roślin pochodzi z basenu Morza Śródziemnego. Wyrzyskują one jednak z powodzeniem łagodne warunki jakimi charakteryzuje się hrabstwo Essex w południowej Anglii. Do najciekawszych roślin ozdobnych tej części ogrodu zalicza autorka liczne gatunki ostów ozdobnych i mikołajków (m.in. *Carlina acaulis* ssp. *simplex*, *Echinops ritro*, *Eryngium agavifolium*, *E. giganteum*, *Onopordum acanthium*), a także wilczomleców, które charakteryzują się piękną barwą liści i kwiatów. Należą tutaj między innymi także gatunki, jak *Euphorbia longifolia*, *E. polychroma*, *E. sikkinensis*, *E. characias* ssp. *wulfenii*. Uprawia się liczne czosnki ozdobne (autorka wymienia tutaj szereg mało znanych gatunków), a także liczne rośliny posiadające piękne ulistnienie (m.in. *Balotta*, *Santolina*, lawenda, jukka).

Tereny przed rolniczym zbiornikiem zaporowym są obsadzone zarówno drzewami i krzewami, jak również różnymi bylinami. Podstawowe znaczenie mają tutaj śliwy ozdobne (*Prunus serrula*

i *P. sargentii*), a także ciekawy gatunek jarzębiny (*Sorbus hupehensis*). W tej części ogrodu B. Chatto uprawia też różne gatunki szachownic, między innymi cesarską koronę (*Fritillaria imperialis*), a także inne ciekawe lub rzadkie gatunki tych roślin. Rosną tutaj liczne gatunki botaniczne narcyzów, zimowitów, kokoryczek i innych roślin cebulkowych. Ta część ogrodu nie osiągnęła jeszcze — zdaniem autorki książki — pełnego swojego rozwoju i „osobowości” ogrodniczej. W ostatnim rozdziale swojej książki omawia B. Chatto najważniejsze lub najbardziej charakterystyczne rośliny uprawiane w jej ogrodzie. Zwraca ona szczególną uwagę na walory ozdobne i botaniczne stosowanych przez siebie roślin, między innymi ich mrozoodporność i warunki siedliskowe.

Książka B. Chatto stanowi interesujące opracowanie o charakterze botaniczno-ogrodniczym. Przedstawia ona nową koncepcję ogrodów bylinowych, gdzie uwzględnia się szerzej wymogi ekologiczne roślin ozdobnych, a same rośliny traktuje się jako powiązaną wzajemnie wspólnotę organizmów. Takie podejście stanowi niewątpliwie nowość w tworzeniu ogrodów bylinowych. Książka B. Chatto stanowi przy tym ciekawą lekturę zarówno dla specjalistów botaników i ogrodników zainteresowanych tą problematyką. Sztuka tworzenia bylinowych ogrodów ozdobnych zasługuje na szersze upowszechnienie w naszym kraju. W wysokiej wartości książki stanowi zarówno interesujący tekst, jak również piękne barwne fotografie i ryciny.

ALFRED FESSLER, *Der Staudengarten*. 110 Farbfotos, 54 Zeichnungen und Pläne, Stuttgart 1991, ISBN 3-8001-6392-6, Eugen Ulmer Verlag, ss. 360, cena 78 DM

Jako byliny określa się trwałe rośliny, najczęściej z silnie rozwiniętymi podziemnymi organami zapasowymi, dzięki którym mogą one przetrwać zimę lub inną niekorzystną porę roku. Z reguły nadziemne części tych roślin zamierają przy końcu okresu wegetacji. Historia ogrodu bylinowego wiąże się ściśle z rozwojem tradycyjnego ogrodu przyklasztornego i chłopskiego. Ciągła selekcja i uprawa doprowadziły stopniowo do powstania mnóstwa odmian bylin, co znacznie utrudnia wybór najbardziej odpowiednich odmian. Obecnie byliny — obok roślin drzewiastych — cieszą się ogromnym zainteresowaniem we wszystkich krajach rozwiniętych gospodarczo. Pięknie kwitnące byliny stanowią radość i powód do dumy posiadaczy różnego rodzaju ogrodów ozdobnych i przydomowych, a także parków. Aby jednak właściwie stosować określone byliny konieczna jest dobra znajomość ich cech botanicznych, jak również ich wymagań ekologicznych.

Problematykę bylin postanowił przybliżyć zainteresowanemu Czytelnikowi jeden z największych ich znawców — prof. Alfred Fessler ze znanej Wyższej Szkoły Zawodowej we Freising — Weihenstephan. Profesor A. Fessler jest także wydawcą najbardziej cenionego na obszarze niemieckojęzycznym czasopisma botaniczno-ogrodniczego „Gartenpraxis”, jak też działa aktywnie we „Wspólnocie Roboczej na Rzecz Kontroli i Selekcji Bylin Kwiatowych”, która zaleca uprawę określonych odmian i bylin ze względu na ich cechy uprawowe (obfitość kwiatów, długotrwałość kwitnienia, brak wylegania, odporność na choroby, jakość ulistnienia, mrozoodporność i inne). Głównym celem książki „Ogród bylinowy” jest dostarczenie miłośnikowi bylin odpowiednich informacji o tych roślinach i ułatwienie wyboru odpowiednich gatunków czy też odmian. Wiele bowiem bylin jest nadal stosunkowo mało znana, chociaż możliwości ich zastosowania w ogrodach są duże. Stąd też omawiana książka powinna umożliwić poznanie ogromnego bogactwa bylin, a także uławić ich wykorzystanie dla celów ozdobnych.

Książka A. Fesslera składa się z dwóch podstawowych części: *Części ogólnej* (str. 9–88) i *Części szczegółowej* (str. 89–349). W części ogólnej zajmuje się podstawowymi problemami związanymi z uprawą bylin. W sposób ciekawy przedstawiono tutaj najważniejsze możliwości zastosowania bylin, problematykę gleby i nawożenia, sposób sadzenia bylin, zabiegi pielęgnacyjne związane z bylinami, rozmnażanie bylin. W ujęciu A. Fesslera byliny rabatowe stanowiąc powinny najważniejszą część ogrodu ozdobnego. Na rabacie powinny w zasadzie dominować dwie barwy i tworzyć kontrasty wobec innych odcieni barwnych. Najważniejsze znaczenie posiadają: ciepła czerwień, kolor pomarańczowy i żółty. Ten ostatni dominuje w okresie pełnego lata.

Byliny rosną i kwitną jedynie wtedy, gdy mają one zapewnione odpowiednie nawożenie (azot, fosfor, potas, wapń, magnez, żelazo, siarkę, a także ważne elementy śladowe). Szczególnie cenione — w ogrodach bylinowych — jest nawożenie kompostem. Zwłaszcza byliny rabatowe potrzebują nawożenia mineralnego (zwłaszcza w marcu–kwietniu). Obecnie byliny są sprzedawane głównie w doniczkach — stąd też można je sadzić w ogrodach w ciągu całego roku. Byliny rabatowe powinny pozostawać w określonym miejscu najwyżej 4–5 lat. Są jednak takie, które nie powinny być nigdy dzielone i przesadzone (sasanki, miłki, dyptam jesionolistny, serduszki). Aby zachować piękno w ogrodzie bylinowym są potrzebne liczne zabiegi pielęgnacyjne, zwłaszcza przycinanie roślin,

podlewanie czy niszczenie chwastów, a także zwalczanie chorób i szkodników. Niektóre rośliny, zwłaszcza zimozielone lub pochodzące z ciepłych regionów wymagają też okrywy na zimę dla zabezpieczenia przed mrozem, wilgocią lub nadmiernym nasłonecznieniem.

Wiele bylin ozdobnych rozmnaża się bardzo łatwo nawet w warunkach ogródków przydomowych. Inne zwłaszcza cenne byliny rabatowe jedynie przez podział lub sadzonki. Rośliny otrzymane z nasion są zazwyczaj „silniejsze” i bardziej odporne na choroby i szkodniki niż otrzymywane za pomocą „metod wegetatywnych”. Większość tak zwanych bylin botanicznych można stosunkowo łatwo otrzymać z wysiewu nasion. Niektóre nasiona trzeba wysiewać natychmiast po zbiorze lub później, ponieważ wymagają przemrożenia przed kiełkowaniem.

Druga część książki A. Fesslera jest znacznie bardziej obszerna niż pierwsza. Przedstawiono tutaj szczegółowo poszczególne rodzaje, gatunki i odmiany bylin ozdobnych. W ramach tej części najważniejsze znaczenie posiada rozdział poświęcony bylinom rabatowym, które są traktowane jako najważniejsze byliny ozdobne. Inne rozdziały omawiają pozostałe byliny przeznaczone na stanowisko słoneczne i półcieniste, rośliny okrywowe, rośliny bulwiaste i cebulowe, trawy w ogrodach bylinowych, paprocie w ogrodach bylinowych, byliny do ogrodów skalnych, byliny w ogrodach bagiennych i wodnych, a także byliny do pojedynczych nasadzeń (tzw. solitery). Nie sposób omówić bardziej szczegółowo tę obszerną część książki. Dlatego zwrócę jedynie uwagę na najciekawsze rośliny, które poleca autor omawianej książki. Z konieczności będą to jednak uwagi ogólne, a pominięte będą sprawy szczegółowe, które mogą mieć duże znaczenie dla miłośników bylin.

Jako byliny rabatowe omówiono między innymi krwawniki, tojady, astry, tawułki, chryzantemy, nacyłki, dzielżany, ostróżki, przymiotna, liliowce, kosańce, wieloletnie łubiny, piwonie, maki wschodnie, floksy wiechowate, rudbekie, mieszańce nawłoci, mieszańce pełników. Większość tych oryginalnych bylin ozdobnych jest powszechnie znana, chociaż niektóre z nich są stosowane nadal w stosunkowo niewielkim stopniu. Do najcenniejszych należą krwawniki będące bardzo trwałymi i odpornymi bylinami, zwłaszcza krwawnik wiązkowaty (*Achillea filipendulina*) z żółtymi kwiatami (czerwiec–sierpień). Z pozostałych krwawników (*A. millefolium* czy *A. ptarmica*) otrzymano bardzo wartościowe odmiany ogrodowe. Trudno też wyobrazić sobie ogród bez astrów. Są one zarówno pochodzenia europejskiego, jak i północnoamerykańskiego. Kwitną one w ciągu lata do późnej jesieni. Do najcenniejszych astrów — z licznymi odmianami — należą aster gawędka (*Aster amellus*), krzaczasty (*A. dumosus*), mirtowy (*A. ericoides*), a także aster nowoangielski i nowobelgijski.

Mniej znane są wspaniałe tawułki (*Astilbe*), które pochodzą z obszaru Chin i Japonii. Wymagają one wyższej wilgotności powietrza i bogatych opadów. Obecnie jest znanych wiele odmian ogrodowych tych pięknych roślin (*Astilbe* — mieszańce *Arendsza*, *Astilbe chinensis* var. *pumila*, *Astilbe* — mieszańce japońska, *Astilbe* mieszańce *simplicifolia*, *Astilbe* — mieszańce *Thunbergii*). Znane powszechnie liliowce i kosańce są coraz częściej stosowane, gdyż przedłużono ich okres kwitnienia, wprowadzono odmiany z odmiennym ubarwieniem i inną formą kwiatów. Do ciekawszych bylin rabatowych należą stosunkowo jeszcze rzadkie monardy, gdzie dominuje barwa czerwona lub liliowa. Piękne barwy żółte w sierpniu-wrześniu tworzą nawłocie, które rosną dobrze w różnych warunkach glebowych. Natomiast pełniki — o barwie żółtej lub pomarańczowej — udają się najlepiej na stanowiskach półcienistych i wilgotnych.

Na stanowiska słoneczne poleca A. Fessler jeszcze szereg innych atrakcyjnych bylin. Do najważniejszych należą gatunki i odmiany omiega, jeżówka purpurowa (*Echinacea purpurea*), pochodząca z południowej Afryki, trytoma (*Kniphofia*), liatria (*Liatris spicata*), wieloletnie wiesiołki (*Oenothera fruticosa*, *O. tetragona*), spokrewniony z dzwonkami platykodon wielkokwiatowy (*Platycodon grandiflorus*), a także takie ciekawe rośliny, jak szalwia omszona (*Salvia nemorosa*), czy driakiew kaukaska (*Scabiosa caucasica*).

Także na stanowiska półcieniste i cieniste nie brakuje pięknych bylin. W takich miejscach rozrastają się łatwo takie byliny, jak: zawilce (*Anemone apennina*, *A. blanda*, *A. intermedia*, *A. nemorosa*, *A. ranunculoides*). Także zawiłe japońskie należą do najpiękniejszych bylin cieniolubnych, kwitnących jesienią. Bardzo wytrzymałe na takich stanowiskach są takie oryginalne byliny jak: bergenie, kaukaska niezapominajka (*Brunnera macrophylla*), jarmzianka większa (*Astrantia major*), bodziszki, barwinek, rdest himalajski (*Polygonum affine*), a także kilka gatunków miodunek (*Pulmonaria angustifolia*, *P. rubra*, *P. saccharata*). Do mniej znanych, ale prawie niezbędnych w każdym ogrodzie bylin należą między innymi: wysokie dzwonki, ciemierniki (*Helleborus*) a przede wszystkim tak popularne obecnie w Europie Zachodniej funkcie (*Hosta*), a także mało znane jeszcze u nas rogersje. Obecnie coraz częściej stosuje się szybko rosnące rośliny okrywowe. Wśród nich występują zarówno rośliny światłolubne, jak i cieniolubne. Do stosunkowo popularnych roślin okrywowych zalicza się gatunki rogownic (*Cerastium*), bodziszki (zwłaszcza *Geranium macrorrhizum*),

wiele gatunków rozchodników oraz waldsteinie. Do mniej znanych bylin okrywowych należy pozłomkówka indyjska (*Duchesnea indica*), którą można uprawiać razem z innymi cebulowymi.

Trudno sobie wyobrazić ogród ozdobny bez roślin cebulowych i bulwiastych. Szczególnie znacznie posiadają tutaj rośliny kwitnące na wiosnę — należące do najwcześniejszej kwitnących roślin (*Chionodoxa*, *Corydalis*, *Crocus*, *Cyclamen*, *Eranthis*, *Erythronium*, *Fritillaria*, *Galanthus*, *Leucojum*, *Muscari*, *Puschkinia*, *Scilla*). Wszystkie one tworzą nie tylko „barwne plamy”, ale często same się rozsiewają. Do ciekawych roślin cebulowych i bulwiastych należą także stosunkowo mało jeszcze znane pustynniki (*Eremurus*), galtonie (*Galtonia candicans*) oraz montbrecja (*Crocsmia crocosmiflora*). Nie można też zapomnieć o powszechnie znanych cebulowych roślinach ozdobnych, takich jak: zimowity, hiacynty, irysy cebulowe, lilie, narcyzy czy tulipany.

Od początku XX wieku coraz większe zastosowanie w ogrodnictwie znajdują trawy. Przy tym do traw w praktyce ogrodniczej zalicza się nie tylko prawdziwe trawy, ale także turzyce i sity. Trawy mogą być stosowane zarówno na stanowiska słoneczne, jak również na stanowiska cieniste, a nawet wilgotne. Na uwagę zasługują niskie trawy w ogrodach skalnych, wysokie trawy stosowane razem z bylinami rabatowymi, a także liczne gatunki ozdobnych bambusów, których wiele jest długowiecznych i wytrzymałych na mrozy lub inne trudne warunki klimatyczne. Paprocie powstały przed 400 milionami lat i należą do najstarszych roślin lądowych. Większość z nich (około 90%) to rośliny leśne wymagające opadów powyżej 600 mm. Czują się one dobrze z ceniolubnymi bylinami ozdobnymi i trawami. Jako szczególnie dobre sąsiedztwo paproci uchodzą funkcie i rodgersje.

Byliny są również stosowane jako rośliny ogródków skalnych. W ogrodach skalnych i alpinariach stosuje się stosunkowo rzadko jedynie rośliny typowo wysokogórskie. Budowa ogrodu skalnego wymaga specjalistycznej wiedzy i zaspokojenia wymagań środowiskowych uprawianych roślin. Ogólnie wyróżnia się światłolubne i ceniolubne rośliny skalne. Znanych jest obecnie wiele pięknych roślin skalnych. Należą do nich między innymi żagwin ogrodowy, różne gatunki gęsiówek (*Arabis*), niskie goździki, dębik ośmiopłatkowy, liczne gatunki skalnic, rozchodników i rojników. W Europie dużym zainteresowaniem cieszą się obecnie rzadkie jeszcze u nas goryczki (*Gentiana*), zwłaszcza kwitnące jesienią gatunki pochodzące z Chin (*Gentiana sinoornata*, *G. farreri*, *G. veitschiorun*, *G. ornata* i ich liczne mieszańce).

Współcześnie stawy ogrodowe cieszą się dużym zainteresowaniem w całej Europie Zachodniej. Obecnie znanych jest wiele interesujących roślin wodnych i bagiennych. Do najbardziej znanych należy grzybień (*Nymphaea*) — popularne „lilie wodne”. Szczególnie piękne duże byliny są stosowane pojedynczo na trawnikach lub przed budynkami. Wtedy można w pełni podziwiać ich piękno. Należą do nich między innymi parzydło leśne (*Aruncus dioicus*), kapusta morska, barszcze (*Heracleum mantegazzianum*, *H. lanatum*) i inne.

Książka A. Fesslerera *Ogród bylinowy* należy do najciekawszych książek poświęconych bylinom. Autor przyjmuje tutaj praktyczny punkt widzenia zajmując się różnymi możliwościami zastosowania tych roślin we współczesnych ogrodach. Przy opisie roślin uwzględnia się szeroko ich wymogi ekologiczne, a także możliwości tworzenia kompozycji ogrodowych z różnych ciekawych roślin. Całość uzupełniają piękne fotografie roślin oraz liczne szkice i plany. Ten niejako „standardowy” przewodnik o bylinach można gorąco polecić wszystkim polskim miłośnikom tych roślin.

EUGENIUSZ KOŚMICKI
Bułgarska 80A m 8,
60-321 Poznań

WSKAZÓWKI DLA AUTORÓW KWARTALNIKA KOSMOS

1. *KOSMOS* publikuje artykuły informujące o stanie wiedzy w różnych dziedzinach szeroko pojętej biologii i jej pogranicza z innymi naukami, opracowane przez specjalistów dla czytelników z wyższym wykształceniem, zainteresowanych problemami biologii. Jest adresowany przede wszystkim do pracowników naukowych, nauczycieli szkół średnich i wyższych oraz studentów.

2. Artykuły powinny być zatem pisane językiem naukowym lecz zrozumiałym dla niespecjalistów w danej dziedzinie. Jest wskazane wyjaśnianie specjalistycznego słownictwa a zwłaszcza wprowadzanych skrótów. Należy unikać nadmiernej liczby cytowań oryginalnych prac, odsyłając czytelników w miarę możliwości do artykułów przeglądowych.

3. Objętość artykułu nie powinna w zasadzie przekraczać 1 arkusza autorskiego, to jest około 20 stron znormalizowanego maszynopisu, łącznie ze spisem literatury, tabelami i ilustracjami. W przypadku zeszytów tematycznych, objętość artykułu należy ustalić w porozumieniu z redaktorem merytorycznym zeszytu.

4. Prace należy nadsyłać w formie maszynopisu w 2 kopiach na białym papierze formatu A4 oraz 1 kopię na dyskietce, napisaną pod dowolnym edytorem tekstu na komputerze klasy IBM PC, bez centrowania tytułów, zaznaczania akapitów, formatowania i wymuszania przenoszenia.

5. Teksty powinny być pisane z podwójnym odstępem między wierszami i lewym marginesem szerokości około 4 cm, bez używania wyróżnień (podkreślenia, spacjeowania, pisania kursywą). Wszelkie wskazówki dotyczące wyróżnień w tekście oraz miejsca włamania ilustracji należy zaznaczać zwykłym ołówkiem na marginesie maszynopisu. Wszystkie śródtytuły piszemy bez numeracji, czcionką tej samej wielkości a ich gradację zaznaczamy na marginesie ołówkiem: I-, II- lub III-rzędu. Strony należy numerować. Na oddzielnej, nie numerowanej stronie tytułowej należy podać tytuł pracy, imię (w pełnym brzmieniu) i nazwisko autora(ów), nazwę i adres zakładu pracy, adres zamieszkania, numer telefonu, telefaksu i adres poczty elektronicznej (E-mail).

6. Cytowane w tekście prace zaznaczamy przez podanie nazwiska autora(ów) i roku publikacji w nawiasie półokrągłym, np. (BROOKS i FROG 1993), (FISHER i współaut. 1992). Cytowaną literaturę należy zestawić na końcu maszynopisu bez numeracji w alfabetycznej kolejności według nazwisk autorów w następujących formatach:

— artykuł: BROOKS W. J., FROG T. K., 1993. Tytuł pracy w języku oryginału. Przyjęty skrót nazwy czasopisma, tom, strony od...do..., np.: *Kosmos* 43, 129-146;

— rozdział: FISHER D., KAY M. D., JUREK Z., 1992. Tytuł rozdziału. [W:] Inicjały i nazwisko(a) redaktora(ów), (red.). Nazwa wydawnictwa miejsce wydania, strony od...do....;

—książka: WÓJCICKI B., 1993. Tytuł. Wydawnictwo, miejsce wydania, str...

7. Do maszynopisu należy dołączyć na oddzielnej kartce tytuł i krótkie streszczenie artykułu w jęz. angielskim (nie przekraczające 1 str.), informujące o zasadniczej jego treści.

8. Rysunki, schematy i fotografie (oryginały + 2 kserokopie) muszą być dostarczone łącznie z maszynopisem w formie nadającej się do reprodukcji. Na odwrocie należy zaznaczyć ołówkiem ich numerację oraz nazwisko(a) autora(ów) i kilka pierwszych słów tytułu pracy. Rysunki powinny być wykonane w skali 1:1 (maksymalna szerokość 13,5 cm a wysokość — 19,5 cm z uwzględnieniem miejsca na podpis pod rysunkiem, dostosowane do wymiarów kolumny 13,5 × 19,5 cm), lub proporcjonalnie większej, czarnym tuszem na kalce (białym papierze wysokiej jakości), a w przypadku rysunków wykonanych techniką komputerową — wydrukowane na białym papierze drukarką laserową (oryginał prosimy przysłać na dyskietce). Opisy na rysunkach powinny być wykonane czcionką odpowiedniej wielkości: nie mniejszą niż 12 punktów dla rysunków w skali 1:1, lub odpowiednio większą, tak aby po zmniejszeniu do druku opis był czytelny. Kolorowe ilustracje mogą być umieszczone wyłącznie na koszt Autora(ów) lub zatrudniającej instytucji.

9. Autorzy otrzymują 25 nadbitek autorskich. Dodatkowe nadbitki są odpłatne i należy je zamawiać wraz ze wzrotem korekty tekstu.

ADRESY REDAKCJI:

Redaktor Naczelny — prof. dr Kazimierz L. Wierzchowski
Instytut Biochemii i Biofizyki, Pawińskiego 5A, 02-106 Warszawa
Sekretarz Redakcji — mgr Barbara Bierzyńska
Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Wilcza 64, 00-679 Warszawa

Adresy, pod którymi można zamówić prenumeratę lub nabyć poszczególne zeszyty KOSMOSU:

Medyczna Agencja Wydawniczo Informacyjna, Złota 60/28
Nr konta: PKO BP IX O/W-wa nr 1599-321004-136.
Amos, Żuga 12, 01-806 Warszawa
Nr konta: PKO VIII O/W-wa nr 1586-77578-136.

SPIS TREŚCI

| | |
|---|-----|
| <i>Bogusław Pawłowski</i> — Altruizm jako fenomen biologiczny | 191 |
| <i>Lech Stempniewicz</i> — Dzieciobójstwo u zwierząt. Interpretacja socjobiologiczna | 201 |
| <i>Andrzej Bodył</i> — Czy Lamarck miał rację? Kilka uwag o dziedziczeniu cech nabytych | 213 |
| <i>Borys Wróbel</i> — Pamięć na poziomie komórkowym i molekularnym | 231 |
| <i>Roman Karczmarczyk</i> — Kukurydza — prastare zboże Indian | 245 |
| <i>Marek Kloss, Izabela Wilpiszewska</i> — Uwagi o rozwoju i funkcjonowaniu ekosystemów torfowiskowych w zagłębieniach bezodpływowych na Pojezierzu Mazurskim | 259 |
| <i>Maria Paprocka</i> — Przeciwciała monoklonalne | 273 |
| <i>Józef Banaszak, Barbara Izdebska</i> — Wpływ skażeń środowiskowych na pszczoły dziko żyjące, pszczołę miodną i produkty pszczele | 285 |
| <i>Stefan M. Janion</i> — Ewolucja ekosystemalna | 303 |
| Dyskusje | 309 |
| Kronika naukowa | 315 |
| Recenzje książek | 333 |

CONTENTS

| | |
|---|-----|
| <i>Bogusław Pawłowski</i> — Altruism as a biological phenomenon | 191 |
| <i>Lech Stempniewicz</i> — Infanticide in animals. A sociobiological approach | 201 |
| <i>Andrzej Bodył</i> — Was Lamarck right? Some remarks on the inheritance of acquired characters | 213 |
| <i>Borys Wróbel</i> — Memory at cellular and molecular level | 231 |
| <i>Roman Karczmarczyk</i> — The maize — an ancient Indian corn | 245 |
| <i>Marek Kloss, Izabela Wilpiszewska</i> — Some remarks on development and functioning of mire ecosystems in hollows without run-off in the Masurian Lakeland | 259 |
| <i>Maria Paprocka</i> — Monoclonal antibodies | 273 |
| <i>Józef Banaszak, Barbara Izdebska</i> — Effect of environmental pollution on wild <i>Apoidea</i> , honey bee and its products | 285 |
| <i>Stefan M. Janion</i> — Ecosystemal evolution | 303 |

SPIS TREŚCI ZESZYTU I TOMU 43

| | |
|--|-----|
| <i>Roman Andrzejewski</i> — „Szczyt Ziemi” i ochrona przyrody w Polsce | 3 |
| <i>Stefan Kozłowski</i> — Deklaracja z Rio — początkiem ery ekologicznej | 11 |
| <i>Andrzej Czyż</i> — Agenda 21 — globalny program działań na rzecz ekorozwoju przyjęty na konferencji ONZ „Środowisko i Rozwój” w Rio de Janeiro w 1992 roku | 17 |
| <i>Joanna Gliwicz</i> — Konwencja o różnorodności biologicznej: jej cele, charakterystyka i skutki dla Polski | 25 |
| <i>Piotr Paschalis</i> — Próby rozwiązania niektórych problemów leśnictwa światowego | 31 |
| <i>Jan Kostrzewski</i> — Na ratunek ginącym lasom | 39 |
| <i>Leszek Lubczyński</i> — Parki narodowe w Polsce | 49 |
| <i>Aleksander W. Sokołowski</i> — Przyroda Puszczy Białowieskiej i jej ochrona | 87 |
| <i>Jerzy Fabiszewski, Jan Jeník</i> — Wartości przyrodnicze i zagrożenia Karkonoskiego Parku Narodowego | 101 |
| <i>Stefan Michalik</i> — Międzynarodowy Rezerwat Biosfery Karpaty Wschodnie | 117 |
| <i>Tadeusz J. Chmielewski</i> — Ekologiczne, społeczne i gospodarcze problemy funkcjonowania Kampinoskiego Parku Narodowego | 129 |
| <i>Zdzisław Pucek</i> — Postępy i zagrożenia restytucji żubra | 147 |
| <i>Jacek Kolbuszewski</i> — Koncepcja edukacji ekologicznej | 171 |
| <i>Recenzje książek</i> | 179 |