

KAZIMIERZ A. DOBROWOLSKI

## Poglądy Stresemanna dotyczące wpływu czynników ekologicznych na ewolucję ptaków

W roku 1943 ukazał się artykuł Stresemanna pt.: „Oekologische Sippen-, Rassen- und Artunterschiede bei Vögeln“ (J.f. Ornith. 91, 1/2). Ponieważ artykuł ten można traktować jako próbę podania koncepcji autora na temat wpływu czynników ekologicznych na procesy ewolucyjne, a literatura zagraniczna z okresu wojny jest trudno dostępna, wydaje się celowe streszczenie i omówienie tej pracy. Warto dodać, że Stresemann w latach 1913—1928 drukował liczne szczegółowe prace z tej dziedziny. Przykładowo można wymienić: „Über die Formen der Gruppe *Corvus coronoides* Vig. et Horst“ — Verhandl. d. Ornith. Gesell. in Bayern, 1914—1916, 12; — „Über die europäischen Matzkopfmeise (Gruppe *Parus atricapillus*)“ — ibidem, 1920, 14; — „Übersicht über die Mutationsstudien I—XXIV und ihre wichtigsten Ergebnisse“ — J.f. Ornith, 1926.

A oto streszczenie omawianej pracy.

Na wstępie autor omawia geograficzną definicję gatunku. Zastanawiając się nad zadaniami systematyki Stresemann dochodzi do wniosku, że istniejący podział ptaków na gatunki względnie podgatunki nie zawsze właściwie przedstawia stopień pokrewieństwa. Sposób usytuowania terenowego jednej formy w stosunku do formy pokrewnej był kryterium, na podstawie którego uznawano daną formę za gatunek względnie podgatunek. O ile areale zazębiały się — uznawano je za dwa odrębne gatunki, o ile nie — za formy (rasy) jednego gatunku.

Dzięki pracom Kleinschmidta zostało ugruntowane pojęcie kręgów form (Formenkreise). Również Stresemann w latach 1913—1928 napisał szereg prac na ten temat. Zastowanie potrójnej nomenklatury (którą wprowadził Hartert) miało dać pełniejszy obraz stosunków pokrewieństwa. Nie przyjęło się to jednak ze względu na umowność przyjętej zasady podziału systematycznego. Nic nie tłumaczy np. (poza przyjętym kryterium niezachodzenia na siebie arealów), dlaczego zaliczono do jednego gatunku kulczyka i kanarka, bądź gila azorskiego (*Pyrrhula murina*) i naszego (*Pyrrhula pyrrhula*).

Autor omawia następnie pojęcie populacji ekologicznej (die ökologische Sippe). Każdy gatunek (nawet o ile nie jest zróżnicowany morfologicznie) składa się z drobnych jednostek — populacji. Systematycy tworzą mniejsze od gatunku jednostki w oparciu o wymiary ciała. Jeśli natomiast zastosujemy inne kryteria, np. barwę jaj, głosy, miejsca

i sposoby budowania gniazd itp. uzyskujemy zupełnie inne podziały. Kryterium morfologiczne jest w zasadzie słuszne, gdyż po pierwsze jest funkcją stosunków genetycznych, a po drugie jest łatwo dostępne i wymieralne. Tym niemniej należy również wyróżnić populacje w oparciu o cechy biologiczne.

Za populację ekologiczną Stresemann uważa określoną jednostkę, obdarzoną jakąś wspólną cechą biologiczną lub fizjologiczną, której istnienie jeszcze się nie uwidocznilo morfologicznie lub uwidocznilo się bardzo słabo. Odpowiada to terminowi Nolla „Stammesgenossenschaften“.

Pod pojęciem rasy rozumie Stresemann „rasę geograficzną albo podgatunek obdarzony wyraźnymi cechami morfologicznymi“. Istnieją gatunki rozpadające się na liczne rasy, oraz pozbawione ras, każdy natomiast składa się z różnych populacji. Populacja taka stanowi zawiązek, z którego mogą powstać nowe gatunki.

Ażeby populacje mogły zachować indywidualność, muszą spełniać dwa warunki: być osiadłe i składać się z określonych zespołów par lęgowych. Ponieważ warunki te są spełniane w naturze, poszczególne populacje w terenie zastępują się wzajemnie nie zachodząc na siebie. Wyjątek stanowią ptaki pasożytnicze (m.in. także i *Cuculus canorus*), u których na określonym terenie może istnieć kilka ras składających jaja do gniazd różnych gospodarzy. Dlaczego nie zachodzi wymieszanie się tych ras — nie wiadomo.

Pojęcie izolacji geograficznej obejmuje izolację chorologiczną i ekologiczną. Terminem „izolacja chorologiczna“ (od greckiego „chóros“ — kraj, ziemia) autor chce zastąpić niefortunne określenie „izolacja terytorialno-geograficzna“. W przypadku takiej izolacji gatunek jest wewnątrz areału ostro, mechanicznie podzielony, a izolowane składniki nie mają możliwości mieszania się. Zjawisko takie powstało wskutek nasuwania się mas lodowca. Izolacja ekologiczna pozwala na istnienie w tym samym biotopie osobników należących do różnych grup. Musiały się one uprzednio z jakichś powodów unikać i przekształcić ekologicznie.

Powstanie nowych populacji ekologicznych prowadzi do tego, że z pierwotnie stenoekologicznej formy tworzy się forma euryekologiczna. Peitzmeier (1942) przypuszcza, że euryekizm gatunku polega na stenoekizmie jego licznych populacji ekologicznych. Gdyby eurybiotyczność gatunku miała się opierać na osobniczej plastyczności ekologicznej (która u ptaków jest w ogóle słaba), nie można by sobie wyobrazić żadnego szeroko rozprzestrzenionego gatunku. Trwanie izolacji ekologicznej doprowadza w konsekwencji do zmian w genotypie populacji i do powstania innego mechanizmu doboru naturalnego. W rezultacie selekcji powstaje nowy typ, lepszy lub gorszy od poprzedniego, ponieważ nowe mutacje tworzą się i selekcionują w nowym środowisku (Promptow 1934). A więc najpierw wytwarza się izolacja ekologiczna, a dopiero z czasem tworzy się stadium izolacji genetycznej rozdzielające populacje (według określenia Promptowa — stadium ekogenetyczne).

Terminu „rasa geograficzna“ używa Stresemann dla określenia istniejących zmian wywoływanych czynnikami ekologicznymi bez względu na to, czy dana rasa zamieszkuje różne biotopy tego samego areału, czy też areały ras sąsiadują ze sobą.

Większość ras geograficznych jest izolowana zarówno chorologicznie jak i ekologicznie. Znane są jednak przypadki istnienia tylko jednego rodzaju izolacji. Wpływa to na wzajemny stosunek ras. O ile występuje tylko izolacja chorologiczna, to z chwilą zniknięcia barier (np. lodowca) następuje mieszanie się (panmiksja ras). Jako przykład podać można mieszanie się wrony czarnej i wrony siwej, bądź zachodniej i wschodniej rasy kowalika. W przypadku występowania izolacji nie tylko chorologicznej, lecz i ekologicznej, ta ostatnia (o ile oczywiście nie była zbyt ścisła), w przypadku zaniku bariery geograficznej odwlecze moment mieszania się ras. Jako przykład Stresemann podaje stosunki panujące między rasami północnymi i środkowo-europejskimi pliszki żółtej w Szwecji, mewy, srebrzystej, żółto- i czerwono- i czerwononogiej w północnej Finlandii, *Calandrella rufescens heinei* i *C. leucoptera* w północno-wschodnim Turkiestanie.

Powtórny kontakt dwóch populacji izolowanych chorologicznie i ekologicznie powoduje liczne kłopoty systematyczne, gdyż w pewnych miejscach styku następuje krzyżowanie się ich, w innych zaś nie (Np. *Passer hispaniolensis* i *Passer domesticus* w Grecji, Jugosławii, Italii i Sycylii).

Nawet przy istnieniu dłuższej izolacji wygląd populacji ekologicznych może nie ulec zmianie. Przykładem tego jest *Carduelis flammes cabaret*, która rozpadła się na dwie populacje ekologiczne, zamieszkujące Alpy i Anglię, a mimo to nie różniące się morfologicznie między sobą. Nie jest to jednak regułą, gdyż liczne przykłady świadczą, że rozpad na populacje ekologiczne wywołuje również pojawianie się nowych cech morfologicznych. Widać to szczególnie wyraźnie na licznych ekologicznych rasach skowronków. Jako ptaki ziemne są one barwą dopasowane do podłoża, przy czym zróżnicowanie barwy obejmuje nie tylko kolor gleby, nie tylko jej spoistość, ale nawet strukturę drobno- bądź gruboziarnistą. (Np. *Galerida theklae*, *G. cristata*, *Podoces hendersoni*, *P. bidulphi*, *Mirafra sabota hoeschi* i *M. africanoides*). Proces powstawania takich ras mógł wyglądać następująco: barwa podłoża była pierwotnie sygnałem pokarmowym, podobnie jak barwa kwiatów czy owoców. Następnie działała selekcja usuwając z danego podłoża osobniki nieprzystosowane, oraz dobór wzmacniający dopasowanie zwierzęcia do środowiska. Obecnie jest to tak silnie ustalone dziedzicznie, że ptaki po przeniesieniu na podłoże nietypowe nie próbują siadać, dopóki nie powrócą na podłoże sobie właściwe. Rasy *Galerida cristata* w Egipcie rozmieszczają się obecnie wzdłuż Nilu i wybrzeży morza wąskimi pasami obejmującymi tereny różnie zabarwione przez wylewy rzek. Im bliżej koryta, tym rasy są ciemniejsze ze względu na kolor mułu wylewowego.

Podobne znaczenie jak u dzierlatek barwa podłoża, miał u krzyżodziobów pokarm.

Pobudkę do tworzenia się ras zarówno u krzyżodziobów jak i u dzierlatek dała izolacja ekologiczna, która doprowadziła w końcu do powstania dwóch „dobrych“ gatunków — *G. cristata* i *G. theklae*, które w Hiszpanii żyją obok siebie i nie krzyżują się. W przypadku krzyżodziobów izolacja doprowadziła do tego, że zachowują się one częściowo jak dwa odrębne gatunki.

Podział ekologiczny populacji może mieć dwojaki przyczyny: 1) izolację chorologiczną; właściwości nowego środowiska nie różnią się wówczas od dawnego i populacja nie zmienia swych cech (np. *Acanthis linaria cabaret* w Anglii); 2) bezpośredni nacisk gęstości zasiedlenia, pod wpływem czego poszczególne pary lub całe grupy (szczególnie młodych) osobników podejmują próby osiedlenia się w środowisku nietypowym. Wystąpić może wtedy wtórnie izolacja chorologiczna zastępując ekologiczną. Jako przykład mogą służyć rasy *Loxia curvirostra*. W przypadku tym przenikanie do nowych biotopów odbywa się poprzez tereny o najmniejszym oporze biocenotycznym. Przykładami mogą być sposoby rozprzestrzeniania się *Passer montanus*, *P. rutilus*, *Parus major*, *Corvus macrorhynchus* w Tybecie, Himalajach i Chinach. Zajmują one przede wszystkim płaskowzgorza, podczas gdy ostre stoki Himalajów nie są zasiedlone. Ptaki rozprzestrzeniają się dolinami rzek. Podobnym przykładem jest zasiedlenie Alp przez rasy *Parus atricapillus*. Przy długo trwającej izolacji różnice wzrastają tak silnie, że poszczególne formy należy uznać już za odrębne gatunki. Np. centralno-azjatycki *Gyps fulvus* i *G. himalayensis*, nowo-gwinejski *Paltops blainwillei* i *P. montanus*, w Andach *Buteo polyosoma* i *B. poecilochrous*.

Jak w takich wypadkach można wyjaśnić brak form przejściowych? W latach 1938—39 usiłował zrobić to Huxley operując pojęciami genetyki. Przy optymalnym przystosowaniu organizmu do jego środowiska ekologicznego geny tworzą całość, której części są nawzajem dokładnie uwarunkowane. Zmiany środowiska doprowadzają do degradacji wartości witalnej tej kombinacji genów, a na jej miejsce pojawiają się inne kombinacje genów. Niekorzystne, pośrednie układy zostają potem usunięte przez selekcję. Dlatego więc rozprzestrzenienie danej rasy w nowym środowisku ekologicznym może również i bez wpływu izolacji chorologicznej doprowadzić do tego, że rasa rozpada się w „miejscu załamania“, i że wąska strefa przejściowa (w której jeszcze obie rasy łączą się przestrzennie) nie rozszerza się. Ten stan rzeczy działa podobnie do izolacji chorologicznej i po dalszym zróżnicowaniu rozdzielonych populacji wytwarza się izolacja genetyczna uniemożliwiająca krzyżowanie.

Huxley uważa, że zmiany środowiska, często zupełnie widocznie selekcyjonujące określone cechy (działa tak np. klimat) są ciągłe, podczas gdy postęp biologiczny odbywa się skokami. Tak więc musi nagromadzić się pewien kapitał zmian wywołanych ciągłym wpływem czynników ekologicznych, ażeby mógł nastąpić dalszy krok postępu biologicznego. Twierdzenie to potwierdzają przykłady zmian wielkości ciała u poszczególnych ras ptaków pod wpływem klimatu.

Dwie populacje żyjące w izolacji chorologicznej zastępują się wzajemnie przebywając praktycznie w tym samym środowisku. Np. w dwóch lasach wyspowych w strefie stepów, na dwóch atolach w grupie wysp itp. Zastępstwo ekologiczne ma miejsce wówczas, gdy do zasiedlenia danej przestrzeni wymagane są od populacji przemiany ekologiczne. W rezultacie mamy do czynienia z populacjami żyjącymi w innych biotopach i w innym klimacie, nawet jeżeli są od siebie izolowane chorologicznie.

Przy czystej izolacji chorologicznej tworzenie się cech jest bezkierunkowe, nieadaptatywne i podlega przypadkowi. Natomiast przy zastępstwie ekologicznym bardzo wyraźnie działa selekcja, ponieważ następuje proces gwałtownego przystosowywania się emigranta do nowych warunków. Środowisko działa tu bezpośrednio jak i pośrednio, i ściśle według poznanych już prawidłowości (np. reguła Bergmanna).

Czas, w którym mogą powstać dobrze wyodrębnione rasy, zależy od wielkości izolowanej populacji i zmienności cech, na które wpływa selekcja. I tak *Galerida cristata nigricans* rozwinęła się w ciągu 10 000 lat, a *G. cristata brachyura* w ciągu 5000 lat. Działanie selekcji szczególnie wyraźnie wpływa na cechy ubarwienia ochronnego. Natomiast działanie selekcji na przystosowanie fizjologiczne nie powoduje widocznych zmian morfologicznych. Ubarwienie piór układa się w ścisłej zależności od wartości wskaźników klimatu. Pogląd, że tego rodzaju cechy nie są stałe, próbował obalić Morau (1950). Trzymał on egipskie dzierlatki na nietypowym dla nich podłożu, a mimo to nie utraciły one nic ze swych cech.

Wszelkie próby przeniesienia jakiegoś gatunku w nietypowe środowisko w zasadzie zawodzą. O ile gatunek utrzymuje się, należy to tłumaczyć jego wielką plastycznością, a następnie nabywaniem nowych cech i zmianami prowadzącymi do przekształceń morfologicznych, które stają się dostrzegalne przy badaniu tego zjawiska. Wówczas jednak obie rasy są już dobrze przystosowane do otoczenia i mogą występować w tym samym środowisku. Za przykład mogą służyć *Alaudidae* lub *Phalacrocorax carbo carbo* i *P.c. subcormoranus* lęgające się w tym samym terenie lecz w innych środowiskach. Analiza różnicowania gatunków wskazuje, że jest ono zależne od rozkładu klimatu i roślinności na ziemi. Czynnikiem dominującym może też być gęstość zaludnienia, jak w przypadku szczygła *Serinus serinus*.

W zakończeniu autor podkreśla, że systematyka obecna dążyć musi do wyraźnej i precyzyjnej definicji gatunku. Jego zdaniem brak jest granicy między gatunkami, którą wyszukuje się w sposób sztuczny. Opierając się na kryterium geograficznym udaje się to oczywiście, ponieważ jako wytyczną przyjmujemy zmienność przestrzenną.

Definicja gatunku podana w roku 1943 przez Bauera i Timoffeę brzmi następująco: „Jako gatunek określamy takie grupy osobników podobnych do siebie pod względem morfologicznym lub fizjologicznym i charakteryzujących się wspólnymi cechami (np. zastępujące się ekologicznie rasy lub populacje), które o ile na to pozwalają bariery ekologiczne lub geograficzne, mogą się między sobą mniej lub bardziej swobodnie krzyżować i dawać populacje mieszane, pomimo że praktycznie osiągnęły zupełną izolację biologiczną w stosunku do innych takich grup“.

Ponieważ ściśle trzymanie się podanej definicji doprowadziłoby do tego, że za podgatunki danego gatunku uznawałoby się zastępujące się grupy osobników bardzo różnej rangi, należy zmienić jej początek na: „jako gatunek albo krąg gatunków (Artenkreis)“...

Przy rewizji dotychczasowej systematyki uwzględnić trzeba możliwie jak najwięcej cech, zastanawiając się, czy poza rozdziałem przestrzennym

nie istnieje inny, np. morfologiczny, fizjologiczny bądź ogólnie mówiąc biologiczny. Tylko to zapewnić może zgodne z nauką ewolucji rozumienie systematyki i jej konsekwentną rewizję. Ponadto należy się opierać nie tylko na materiale palearktycznym, gdyż jest on, głównie ze względu na jednostajność klimatu, niesłychanie wyrównany. W dociekaniach nad tempem ewolucji szczególne znaczenie posiadają dane z terenów tropikalnych, ponieważ gwałtowne zmiany środowiska w gorących szerokościach geograficznych zapewniają wachlarz zmienności. Jest rzeczą pewną, że o ekologii zwierząt wiemy jeszcze o wiele za mało, ażeby całkowicie zrozumieć zagadnienie ewolucji. Należy sobie życzyć jak najściślej współpracy systematyków i biologów.

Omawiając streszczony artykuł należy pamiętać, że Stresemann nie jest ekologiem, lecz systematykiem. Jego zainteresowania ewolucyjne jak i ekologiczne wynikają z faktu zauważenia niedostateczności kryteriów dotąd stosowanych w systematyce. Poglądy i hipotezy natury ewolucyjnej i ekologicznej wysuwane przez Stresemanna są pomocą, są tylko drogą prowadzącą do zrozumienia i uzupełnienia systematyki. Dlatego właśnie można powiedzieć, że sposobem podejścia nawiązuje on nieco do Siewiercowa, który łączył ekologię z ewolucją, a nawet idzie dalej, gdyż wiąże ekologię i ewolucję z systematyką ptaków.

Stresemann operuje pojęciami ekologicznymi zupełnie swobodnie. Poglądy jego są tym ciekawsze, że mają służyć systematyce — a więc można by powiedzieć, że zajmuje się on ekologią stosowaną. Poza tym podaje wiele ciekawych przykładów, które ugruntowują pojęcia takie jak np. populacje elementarne i warunki ich istnienia, izolacja ekologiczna, stałość ekologiczna itp. Rozważa zagadnienia wpływu czynników ekologicznych podając przykłady, w jaki sposób gatunki ptaków reagują na te wpływy, a także próbuje podać prawidłowości zasiedlania przez ptaki nowych terenów, co łączy się w pewnym stopniu z aklimatyzacją.

Bardzo konkretnie precyzuje pojęcie populacji jako reprezentanta gatunku. Zastanawiając się z czego i jaką drogą tworzą się nowe gatunki, uważa, że podłożem procesów ewolucyjnych jest populacja, a nie poszczególne osobniki ani też cały gatunek, który zresztą Stresemann uważa za jednostkę umowną. Oczywiście mechanizmem ewolucji jest dobór naturalny i selekcja, przyczyną zaś — zmienność warunków otoczenia, które oddziałują także i na genotyp.

Ponieważ ostatecznym celem rozważań Stresemanna jest systematyka, nie przedstawia on swych poglądów ekologicznych w sposób sprecyzowany. Celowe więc będzie w zakończeniu podsumować te koncepcje.

1. Każdy gatunek ptaków rozpada się na oddzielne populacje stanowiące konkretne podłoże dla procesów ekologicznych i ewolucyjnych. (Jest to pogląd zgodny i z innymi autorami — ornitologami jak np. Isajew, Naumow, Noll, Promptow).

2. Przystosowanie organizmu do środowiska odbywa się poprzez selekcję i dobór naturalny, a więc może ostro występować zjawisko konkurencji.

3. Zmienność adekwatna jest wywołana izolacją ekologiczną, a bezkierunkowa — chorologiczną. Toteż procesy ewolucji w oparciu o izolację ekologiczną winny zachodzić szybciej niż przy izolacji chorologicznej.

4. Zmiany genotypu prowadzące w konsekwencji do wytworzenia nowej rasy i podgatunku są warunkowane zmianami środowiska. W niezmiennym środowisku genotyp nie ulega zmianom.

5. Postęp biologiczny odbywa się skokami mimo równomiernego (ciągłego) wpływu czynników środowiskowych stanowiących jego siłę napędową.

6. Ostrość granic między gatunkami jest czymś opartym na przyjętej definicji. Stosować należy raczej pojęcie kręgów gatunków. Jednostką, z której powstać może rasa lub gatunek, jest populacja ekologiczna.

#### STRESEMANN'S ANSCHAUUNGEN ÜBER DEN EINFLUSS DER ÖKOLOGISCHEN FAKTOREN AUF DIE EVOLUTION DER VÖGEL

##### Zusammenfassung

Der Verfasser stellt die Anschauungen Stresemanns über die Systematik und Evolution der Vögel dar. Dieser Forscher führt den Begriff der ökologischen Population ein, die sich in der ursprünglich einheitlichen Art unter dem Einfluss der ökologischen Isolation gestaltet und die erste Etappe der Entstehung der neuen Art ist. Er erörtert die Begriffe der geographischen, chorologischen, ökologischen und genetischen Isolation sowie deren Einfluss auf die Entstehung der neuen Art. Stresemann vertritt den Standpunkt einer Revision der bisherigen Systematik der Vögel und ist der Ansicht, dass auf die Bedeutung der ökologischen Faktoren im Prozess ihrer Differenzierung Nachdruck gelegt werden soll.