

Kazimierz Petruszewicz

Instytut Ekologii PAN
Dziekanów Leśny
05-150 Łomianki

Reguła Švarca Švarc's principle

Parę lat temu odszedł od nas na zawsze Stanisław Švarc, wybitny ekolog, twórca i kierownik prężnego ośrodka ekologicznego w Świerdłowsku. Uczony ten wraz ze swoimi współpracownikami rozwinął wszechstronnie oryginalne badania nad przystosowaniami zwierząt do bytowania w różnych warunkach środowiska. Ważną rolę w tych badaniach odegrały metody morfologiczno-fizjologiczne i biochemiczne.

W trakcie swych ponad 20-letnich badań Švarc wykrył i sformułował prawidłowość, która w pełni zasługuje na nadanie jej rangi reguły Švarca, na wzór szeroko krytykowanych, lecz często cytowanych reguł Bergmana i Allena. Švarc (1969) twierdzi, że: gatunek, wyspecjalizowany do życia w jednego typu warunkach środowiska, jest zawsze lepiej przystosowany od najbardziej nawet wyspecjalizowanych form gatunku (podgatunek, populacja) o szerokim zasięgu występowania. Prawidłowość tę ilustruje porównując dane z badań zwierząt stałocieplnych (ptaków i ssaków) rejonów strefy umiarkowanej, których formy występują także w Arktyce czy rejonach górskich, z danymi dla gatunków swoistych dla tych skrajnych środowisk (Švarc 1959, 1963, 1969, Švarc, Smirnov i Dobrinskij 1968).

Podstawą teoretyczną przedstawionej przez Švarca prawidłowości jest dawno znana teza, że każda zmiana warunków życia czy rozmiarów ciała jest w sposób bezpośredni lub pośredni związana ze zmianami sposobów realizacji bilansu energetycznego organizmów. Tak na przykład Kalabuchov (1946) wykazał, że przeniesienie nizinnych okazów rodzaju *Apodemus* w góry (Kaukaz) wywołało u nich początkowo przyspieszenie oddychania. Po pewnym czasie zwiększyła się u badanych zwierząt zawartość erytrocytów we krwi do poziomu mniej więcej takiego, jaki zaobserwowano u osobników górskich. W wyniku tego przyspieszone oddychanie stało się zbędne, zanikło.

Drugą podstawą teoretyczną była teza, że zachodzi bezpośredni związek między intensywnością procesów metabolicznych a względnym ciężarem narządów wewnętrznych (względem ciężaru ciała). Wyjściowym założeniem tej tezy były dwie zające się prawidłowości: (1) reguła mówiąca o zmniejszaniu się względnych rozmiarów narządów wewnętrznych ze wzrostem ciężaru ciała i (2) ogólne bioenergetyczne prawo redukcji przemiany materii ze wzrostem ciężaru ciała. Švarc, Smirnov i Dobrinskij (1968) na podstawie tych prawidłowości zaproponowali metodę zwaną „metodą wskaźników morfofizjologicznych”, w myśl której wzrosty lub spadki względnych ciężarów narządów wewnętrznych badanych organizmów świadczą o zmianach intensywności procesów metabolicznych. Analizując liczne gatunki zwierząt w różnych warunkach środowiska Švarc wykazał, że każde warunki (wewnątrzpopulacyjne, zewnętrzne), które wymagają intensyfikacji przemiany materii, prowadzą

do wzrostu wartości wskaźników narządów wewnętrznych. Dla serca, nerek czy wskaźników hematologicznych, które są szczególnie obciążone intensyfikacją metabolizmu, zjawisko to przejawia się najwyraźniej. Logiczne więc było oczekiwać, że u form żyjących w skrajnie trudnych warunkach, w porównaniu z gatunkami o podobnych rozmiarach ciała a bytujących w optymalnych warunkach klimatycznych, względny ciężar serca będzie znacznie większy.

Wieloletnie i intensywne badania Švarca i współpracowników nad formami polarnymi i górskimi, a więc żyjącymi w niekorzystnych warunkach, wymagających wyraźnej intensyfikacji metabolizmu (termoregulacja, oddychanie), i porównanie wyników z danymi strefy umiarkowanej dały zaskakujące wyniki. Dla ilustracji tej pozornie paradoksalnej tezy z bogatej dokumentacji przytaczam cztery tablice zbiorcze (Švarc 1969). Tabela I dobrze ilustruje tezę, że u gatunków typowo subarktycznych

Tabela I. Porównanie średniej wartości wskaźnika serca (‰) typowych ptaków Subarktyki i bliskich im gatunków szeroko rozprzestrzenionych w strefie umiarkowanej (Švarc 1969)

Comparison of mean heart index (‰) for typical birds of the Subarctic and related species widely distributed in the temperate zone (Švarc 1969)

Rozprzestrzenienie gatunku Distribution of species			
wąskie (Subarktyka) small geographical range (subarctics)		szerokie (strefa umiarkowana) wide (temperate zone)	
<i>Nyroca marila</i> L.	10,0	<i>Nyroca ferina</i> L.	9,4
<i>Buteo lagopus</i> Pont.	7,9	<i>Buteo buteo</i> L.	6,8
<i>Anthus cervina</i> Pall.	17,5	<i>Buteo ferox</i> Gmelin	6,9
<i>Acanthis flammea</i> L.	17,2	<i>Anthus campestris</i> L.	17,9
		<i>Acanthis flavirostris</i> L.	17,2

Tabela II. Porównanie średniej wartości wskaźnika serca (‰) gatunków ptaków wąsko i szeroko rozprzestrzenionych w Subarktyce oraz populacji gatunków szeroko rozprzestrzenionych w Subarktyce i strefie umiarkowanej (lasostep) (Švarc 1969)

Comparison of mean heart index (‰) for species with small and wide range of distribution in the Subarctic and for populations of species widely distributed in the Subarctic and the temperate zone (forest-and-steppe zone) (Švarc 1969)

Rozpowszechnienie gatunku Distribution of species				
wąskie; gatunki subarktyczne small range; Subarctic species		szerokie wide range		
		Subarktyka Subarctic		lasostep forest-and-steppe zone
<i>Anser albifrons</i> Scop.	10,2	<i>Anas penelope</i> L.	12,0	5,8
<i>Clangula hyemalis</i> L.	11,0	<i>Anas platyrhynchos</i> L.	14,0	8,3
<i>Oidemia nigra</i> L.	10,9	<i>Anas crecca</i> L.	13,0	8,2
		<i>Anas querquedula</i> L.	19,0	11,3

Tabela III. Porównanie średnich wartości wskaźnika serca (‰) dolinnych i górskich populacji drobnych ssaków na różnych wysokościach n.p.m. (Švarc 1969)

Comparison of mean values of heart index (‰) for valley and montane populations of small mammals on different levels above the sea (Švarc 1969)

Populacje Populations	Miejsce występowania Place of occurrence	Gatunek Species	Wzniesienie n.p.m. Height above sea level (m)	Wskaźnik serca Heart index
Dolinne Valley	Środkowy Ural Middle Ural Mountains	<i>Clethrionomys rutilus</i> Pall.	podnóże gór foot of the mountain 600–800	6,5 7,9
		<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreb.	podnóże gór foot of the mountain 600–800	6,9 7,4
		<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreb.	100–150 500–600 800	5,5 5,9 6,1
	Południowy Ural Southern Ural Mountains	<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreb.	800	4,9
		<i>Clethrionomys rufocanus</i> Sund.	2300	5,7
		<i>Alticola argentatus</i> Sev.	2500–3000	4,9
Górskie Montane	Ała-Tau			

wskaźniki serca (ciężar serca wyrażony w promilach ciężaru ciała) nie różnią się zasadniczo od wskaźników tego narządu u bliskich im i porównywalnej wielkości gatunków w strefie umiarkowanej. Miejscowe gatunki ptaków, wyspecjalizowane do warunków polarnych, realizują swój bilans energetyczny bez ostro wyrażonych przystosowań morfofunkcjonalnych. Natomiast wyraźne różnice w wartościach wskaźnika serca znaleziono u populacji gatunków o szerokim spektrum występowania (tab. II). Wskaźnik serca populacji ptaków subarktycznych (szeroko rozprzestrzenionych) jest wyraźnie większy w stosunku do wskaźników porównywalnych populacji stref południowych. Innymi słowy, wskaźniki serca mają najwyższe wartości u tych populacji, których właściwy areał leży poza granicami Subarktyki.

U szeroko rozmieszczonych i nie górskich gatunków (*Clethrionomys glareolus* Schreb. i *C. rutilus* Pall.) widać wyraźne zwiększenie wskaźników serca wraz ze wzrostem wzniesienia nad poziomem morza (tab. III). Jednak u *C. rufocanus* Sund., którego spotyka się częściej na dużych wysokościach, wskaźnik serca jest bardzo niski. Nawet biorąc pod uwagę — pisze Švarc — znaczne rozmiary osobników tego gatunku, można by oczekiwać, że wskaźnik serca *C. rufocanus* ze względu na warunki życia będzie większy. W analizowanym przykładzie wyraźnie widać, że mamy do czynienia z innym niż zwiększenie wskaźnika serca sposobem przystosowania do dużych wysokości (ponad 2000 m npm.) u typowo górskiego przedstawiciela rodzaju *Clethrionomys*, a mianowicie *C. frater* Thom. oraz u blisko z tym rodzajem spokrewnionego górskiego *Alticola argentatus* Sev.

Analizując bogaty materiał Švarc (1969) przytacza przykłady pozornie sprzeczne z omawianą regułą. A więc np. u kaczek nurkujących form subarktycznych nie stwierdzono zwiększonego wskaźnika serca w porównaniu z populacjami bytującymi w rejonie lasostepu (tab. IV).

Tabela IV. Porównanie średnich wartości wskaźnika serca (‰) kaczek różnych grup w strefie lasostepu i w Subarktyce (Švarc 1969)

Comparison of mean heart index (‰) for ducks from different groups in the forest-and-steppe zone and the Subarctic (Švarc 1969)

Grupa kaczek Group of ducks	Gatunek Species	Lasostep Forest-and-steppe zone	Subarktyka Subarctic
Kaczki rzeczne River ducks	<i>Anas penelope</i> L.	5,8	12,0
	<i>Anas platyrhynchos</i> L.	8,2	14,0
	<i>Anas crecca</i> L.	8,2	13,0
	<i>Anas querquedula</i> L.	11,3	19,0
Kaczki nurkujące Diving ducks	<i>Nyroca fuligula</i> L.	11,2	12,0
	<i>Nyroca ferina</i> L.	9,4	11,0
	<i>Clangula hyemalis</i> L.	11,3	11,0
	<i>Mergus albellus</i> L.	16,6	19,1

Jednakże jest to wyjątek pozorny, ponieważ kaczki nurkujące w każdej szerokości geograficznej prowadzą tryb życia (długotrwałe nurkowanie) wymagający wytężonej pracy układu naczyniowo-sercowego. Dlatego też mają w szerokościach południowych znacznie wyższy wskaźnik serca niż

porównywane z nimi kaczki rzeczne. Stąd u kaczek nurkujących przy przesuwaniu się na północ wskaźnik serca nie zmienia się, natomiast u kaczek rzecznych wyraźnie wzrasta.

W rezultacie wieloletnich badań licznych wskaźników organów, których praca musi być zintensyfikowana w niekorzystnych (klimat) warunkach środowiska, na przykładzie wielu gatunków, Š v a r c (1969) formułuje w pełni uzasadnioną regułę: „zmiana trybu i warunków życia zwierząt wywołuje znacznie silniej wyrażone zmiany morfofunkcjonalne w ramach gatunku niż u różnych gatunków”. Wreszcie, stawiając kropkę nad i, pisze on: „przystosowanie wyspecjalizowanego gatunku jest zawsze głębsze niż wyspecjalizowanej formy wewnątrzgatunkowej”.

Powstawanie nowego gatunku jest procesem przystosowawczym. Specjacja — akt powstawania gatunku — jest etapem przystosowania, adaptacji. Przystosowania populacji, podgatunku, mają inny charakter niż gatunku. W pierwszym przypadku większość adaptacji polega na zmianach morfofunkcjonalnych w organizmie i jego wskaźnikach hematologicznych, dzięki którym populacja czy podgatunek może jedynie dostosować swoje możliwości do zmieniających się warunków życia.

Nowy gatunek przystosowuje się w nowy, inny sposób, zmieniając typ metabolizmu, reakcji biochemicznych na inne, bardziej energetycznie ekonomiczne. Przystosowania te pozwalają żyć organizmom w warunkach natężonego bilansu energetycznego bez ostro wyrażonych zmian anatomicznych, które w tym przypadku mają znaczenie drugorzędne. Forma wewnątrzgatunkowa (podgatunek, populacja) gatunku szeroko rozprzeszczerzonego dostosowuje swoje możliwości do zmienionych warunków. Stąd w zimniejszych strefach (Arktyka, góry) populacje tych gatunków mogą przeżyć kosztem zwiększenia metabolizmu na drodze większego obciążenia np. układu krążenia, dającego w efekcie zwiększenie wskaźnika serca. U gatunków swoistych dla tych środowisk przystosowanie (adaptacja) dokonuje się na poziomie komórkowym i polega na głębokich biochemicznych zmianach, w wyniku których koszt przeżycia jest mniejszy, bardziej korzystny energetycznie.

Švarc ze swoimi współpracownikami zebrał i opracował ogromny materiał ilustrujący powyższe tezy. Opracowanie materiału jest wyjątkowo staranne i poprawnie dokonane. Oparł się na licznych wskaźnikach morfofizjologicznych u kilkudziesięciu gatunków. Wszystkie te dane potwierdzają tezę: powstanie gatunku jest wyraźnym etapem adaptacji, wytworzeniem nowego, bardziej energetycznie skutecznego przystosowania; stąd wyspecjalizowane gatunki są zawsze lepiej przystosowane niż wyspecjalizowane formy wewnątrzgatunkowe. Wydaje mi się, że zjawisko to ma istotne i ogólnobiologiczne znaczenie. Dlatego też należy mu nadać rangę reguły Švarca.

Piśmiennictwo

K a l a b u c h o v N. I. 1946 — Sochranenie énergetičeskogo balansa organizma kak osnova adaptacii — Ž. obšč. Biol. 7.

Š v a r c S. S. 1959 — O nekotorych putijach prisposoblenija mlekopitajuščich (prejmuščestvenno *Micromammalia*) k uslovijam suščestvovanija v Subarktike — Trudy Salechardskogo Sta, Tjumen', 1: 177—219.

Švarc S. S. 1963 — Puti prisposoblenija nazemnych pozvonočnych životnyh k uslovijam suščestvovanija v Subarktike. Mlekopitajuščie — Trudy Inst. Biol., Sverdlovsk, 33: 1—300.

Švarc S. S. 1969 — Evoljucionnaja ékologija životnyh. Ékologičeskie mehanizmy évoljucionnogo processa — Trudy Inst. Ékol. Rast. Život. 65: 1—198.

Švarc S. S., Smirnov V. S., Dobrinskij L. N. 1968 — Metod morfofiziologičeskich indikatorov v ékologii nazemnych pozvonočnych — Trudy Inst. Ékol. Rast. Život. 58: 368—384.

Summary

Intense studies over many years on several homothermic species have allowed S. S. Švarc to reach the following thesis: species specialized for extreme conditions (Arctic, montane) are adapted better (energetically, economically) than the co-occurring interspecific forms (subspecies, population) of species having a broad range of occurrence. This thesis is illustrated by four tables where the vast documentation of Švarc and his school is compiled. This concerns the heart index expressed in per milles of weight of this organ. Table I and IV show that the heart index of arctic species and those from high mountains does not differ basically from the heart index of species in the temperate zone. However, the heart index of polar populations or those from high mountains, species of temperate zones but with a broad range of occurrence, is much higher than for populations of temperate zones (Tables II and III). It seems that this thesis is significant, enough to be called Švarc's principle.